

**ТРИАСОВЫЕ
БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ
И РАСТЕНИЯ
ВОСТОКА СССР**



Владивосток ● 1970

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
THE KOMAROV FAR EAST SCIENTIFIC CENTRE
FAR EAST GEOLOGICAL INSTITUTE

TRIASSIC
INVERTEBRATES AND PLANTS
OF EAST OF THE USSR

Vladivostok

1970

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

Т Р И А С О В Ы Е
Б Е С П О З В О Н О Ч Н Ы Е И Р А С Т Е Ё М Ы Я
В О С Т О К А С С С Р

Владивосток

1970

Сборник посвящен вопросам систематики и эволюционной морфологии некоторых групп триасовых аммоноидей из бассейна р. Оленек, остракод из Южного Приморья и растений из Северного Приморья. На основе детального исследования гидростатического аппарата и онтогенеза перегородочной линии представителей *Olenekites* и *Keyserlingites* устанавливается новое семейство *Keyserlingitidae*. Описываются новые представители остракод сем. *Healdiidae* и излагаются новые данные о строении их мускульного отпечатка, который оценивается как важный систематический признак. Описываются два новых рода птеридоспермов *Imania* и *Tudovakia*, рассматриваются вопросы эволюции мезозойских птеридофиллов и происхождения листа покрытосеменных.

This book comprises three articles dealing with some aspects of taxonomy and evolutionary morphology of some groups of Triassic ammonoids from the Olenek river basin, ostracods from Southern Primorye and plants from Northern Primorye. On the basis of a detailed investigation of the inner structures and sutural ontogeny of *Olenekites* and *Keyserlingites* a new family - *Keyserlingitidae* - is erected. New representatives of the ostracod family *Healdiidae* are described and new data on the pattern of their adductor muscle-scars are given. Two new pteridosperm genera are described and some problems of the pteridophyll evolution as well as the origin of angiosperms are discussed.

Печатается по постановлению

Ученого Совета
ДВГИ ДВНЦ АН СССР

Редактор Е.В. Краснов
Editor E.V. Krasnov

Ю. Д. Захаров

РАННЕТРИАСОВЫЕ *OLENEKITES* И *KEYSERLINGITES*
 Р. ОЛЕНЕК (РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ЦЕ-
 РАТИТОВ В ПРОЗРАЧНЫХ ШЛИФАХ)

Olenekites и *Keyserlingites* относятся к числу наи- более распространенных цератитов Борзальной области позд- неоленекского времени, однако онтогенетическое развитие представителей этих родов до сих пор оставалось мало по- следственным. Единственная, но, к сожалению, неопублико- ванная иллюстрация, посвященная онтогену холмистой линии одной из форм *Olenekites*, приведена лишь в диссертации Д. Н. Попова. Вследствие недостаточной изученности *Olenekites* и *Keyserlingites* в настоящее время нет единого мнения об их филогенетическом взаимоотношении. Л. Д. Кишарисова (Ос- новы палеонтологии, 1958) и Б. Каммел (Kummel, 1969) счи- тают их родственно близкими и рассматривают в составе об- щей группы *Sibiritidae*. Д. Н. Попов (1961) включает *Oleneki- tes* в надсемейство *Xenodiscioseae*, а *Keyserlingites* - в надсемейство *Moritaceae*; А. А. Шавырев (1968) предлагает оставить *Olenekites* в составе семейства *Sibiritidae*, но включить *Keyserlingites* в семейство *Prionitidae*, в ре- зультате чего они также оказываются в пределах разных над- семейств (*Dinaritaceae* и *Ceratitaceae*). Э. Т. Тозер (То- зер, 1965), частично следуя за Э. Мойсисовичем, который от- носил *Olenekites*, а также и *Keyserlingites* в подсемейство *Dinaritinae*, оставляет *Olenekites* в составе семейства *Dinaritidae*, но *Keyserlingites* описывает под рубрикой семейства *Sibiritidae*.

Приводимые в статье сведения, не укладываются в рам- ки ни одной из отмеченных выше интерпретаций; очевидно, ближе к истине те исследователи, которые включают *Olene- kites* и *Keyserlingites* в разные семейственные группы.

Для выяснения систематического положения этих аммоидей мы проследили их онтогенетическое развитие; большое внимание было уделено изучению органов, образовавшихся в эмбриональной стадии развития (протоконх, "просифон", цекум и др.). Данные по эмбриогенезу различных групп аммоидей, как известно, имеют большое значение для филогенетических построений. Цератиты, представителями которых являются *Olenekites* и *Keyserlingites*, изучены в этом отношении значительно меньше, чем гонититы и аммониты (Branson, 1879, 1880; Hyatt, Smith, 1905; Schindewolf, 1931, 1941, 1967; Brath, 1950; Шевырев, 1968; Захаров, 1970). Мелкие детали тех или иных органов рассматриваемых цератитов изучались в прозрачных шлифах. Автор придерживается развиваемых им взглядов о половом диморфизме у цератитов (Захаров, 1969).

Рисунки исследованных раковин выполнены по фотографии; рисунки лопастных линий цератитов составлены в результате фотографирования их отдельных элементов.

Автор выражает свою признательность В.Ф.Возину, любезно предоставившему сведения о разрезах триасовых отложений приустьевой части р. Оленек, коллектору В.И.Конаху, принявшему участие в полевых исследованиях в этом районе в 1967 году, а также Т.С.Балдиной за помощь при фотографировании.

Некоторые особенности строения раковин

Olenekites и *Keyserlingites*

Молодые особи рассматриваемых родов имеют сходство во внешнем строении (в скульптуре, форме поперечного сечения оборотов и др.), что затрудняет их диагностику. Приводимый ниже сравнительно-морфологический анализ раковин *Olenekites* и *Keyserlingites* позволяет обнаружить их основные отличительные особенности.

1. Р а з м е р ы п р о т о к о н х, а м м о н и т е л л ы, ц е к у м а и " п р о с и ф о н а" (ц е - к у м н о г о б и с с у с а). В размерах эмбриональных

образований *Olenekites* и *Keyserlingites* наблюдается существенное различие (Захаров, 1970). Протоконх *Keyserlingites* в 1,8 раза крупнее соответствующего образования раковины *Olenekites* (замеры протоконхов рода *Keyserlingites* получены по экземплярам, принадлежащим двум отчетливо различающимся видам - *K. middendorffi* и *K. subrobustus*). Протоконх *Olenekites* имеет эллипсоидальную форму (0,28-0,40x0,31-0,36x0,45мм); форма протоконха *Keyserlingites* также эллипсоидальная (0,64-0,69x0,52-0,64x0,81-0,82мм). Первичный (непионичеоский) валик у *Keyserlingites* появляется при $D = 1,29-1,31$ мм, а у *Olenekites* - при $D = 0,72$ мм. Таким образом, аммонителлы *Keyserlingites* в 1,9 раза крупнее аммонителлы *Olenekites*. Углы, характеризующие положение первичного валика у сравниваемых родов одинаковые (около 300°). Цекум *Keyserlingites* более чем в 2 раза крупнее цекума *Olenekites*; соответствующее различие наблюдается и в длине "просифона", а также в размере апикального края сифона. Напомним, что чератиты, обладающие сравнительно крупными эмбриональными образованиями, встречаются довольно редко.

Цекумный биссус ("просифон") *Keyserlingites* состоит из очень короткого конуса, с помощью которого осуществляется прикрепление к апикальному краю цекума (табл. VI, фиг. 6), и длинной ленты, соединяющей конус с внутренней поверхностью протоконха. Морфология цекумного биссуса и его положение внутри первичной камеры (протоконха) убеждают в том, что последний выполнял не функцию первичного сифона, как предполагали Мюнье-Шальма (предложивший термин "просифон") и М.И. Шульга-Нестеренко (1926), а являлся скорее всего органом прикрепления цекума.

Цекумный биссус *Olenekites* состоит из весьма короткого конуса и двух отходящих от него лент, прикрепленных в разных точках внутренней поверхности протоконха. Рассматриваемый орган имеет, по-видимому, более сложное строение, чем это представляется в настоящее время. В строго медиальном сечении некоторых раковин заметно образование, напоминающее продольную пластинку, верхний контур которой наб-

дается на некотором удалении от конуса (табл. IV, фиг. I,2).

2. Кромка протоконха. *Olenekites* и *Keuserlingites* принадлежат к числу цератитов, обладающих слабо выраженной кромкой протоконха (по имеющимся у нас данным длинной кромкой обладают предоцаниты *Columbitidae*).

3. Положение сифона в пределах начальных оборотов раковины. *Olenekites* существенно отличается от *Keuserlingites* по положению сифона. В пределах первого оборота раковины *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.) сифон занимает центральное и субцентральное положение, сменяющееся на втором обороте на привентральное; крайнее вентральное положение приобретает только на третьем обороте раковины при $D = 1,2-1,5$ мм (рис. I). У *Keuserlingites middendorffi* (Keus.) первоначальное положение сифона привентральное; крайнее вентральное его положение приобретает в самом начале первого оборота (у третьей перегородки) при $D = 0,86$ мм.

4. Лопастная линия (табл. I в тексте). Кейзерлингиты имеют более расчлененную линию, чем оленекиты, но пути онтогенетического развития линий у них довольно сходные.

5. Типы септальных трубок. В онтогенезе *Olenekites* наблюдается заметное отставание в развитии септальных трубок по сравнению с *Keuserlingites*. Раковины, достоверно принадлежащие к роду *Olenekites*, имеют ретрохованитовый тип септальных трубок (при $D = 1,9-15,5$ мм). Ретрохованитовые трубки *Keuserlingites*, наблюдаемые при диаметре раковины не более 5 мм, сменяются в онтогенезе на амфихованитовые, близкие к прохованитовым.

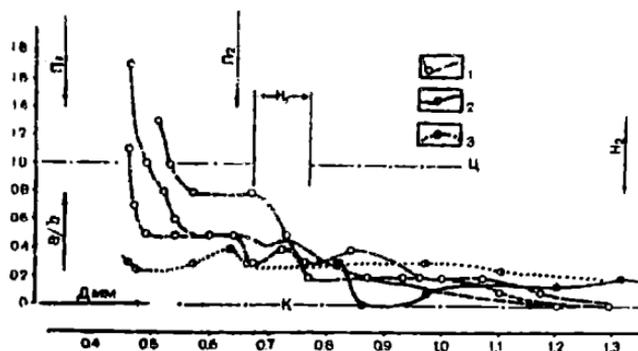


Рис. 1. Положение сифона на ранних стадиях онтогенетического развития раковин *Olenekites*, *Keuserlingites* и *Sibirites*. Условные обозначения: Д - диаметр раковины, а - расстояние между вентральной стенкой раковины и ближайшей к ней оболочкой сифона, б - расстояние между дорсальной стенкой и ближайшей оболочкой сифона, Π_1 - положение протоконха в раковинах *Olenekites* и *Sibirites*, Π_2 - положение протоконха в раковинах *Keuserlingites*, H_1 - положение первичного (непионического) валика в раковинах *Olenekites* и *Sibirites*, H_2 - положение первичного валика в раковинах *Keuserlingites*, Ц - центральное положение сифона, К - крайнее вентральное положение сифона, 1 - положение сифона в раковине *Olenekites* *vrinciplicatus* (Mojs.) (эка. № 417/802, 377/802, 435/802); 2 - положение сифона в раковине *Keuserlingites* *middendorffi* (Keuss.) (эка. № 440/802). 3 - положение сифона в раковине *Sibirites* *sp. n.* (эка. № 416/802).

Таблица I
Онтогенетические изменения лопастных линий
у *Olenekites* и *Keyserlingites*

<i>Olenekites</i>			<i>Keyserlingites</i>		
В, мм	Ш, мм	Формула	В, мм	Ш, мм	Формула
-	-	-	9,1	10,0	$(V_1 V_1) U U^4 U^2$, $U^3 I (D_1 D_1)$
1,95- 3,0	2,15- 3,5	$(V_1 V_1) U U^4 : I (D_1 D_1)$	4,6	5,7	$(V_1 V_1) U U^4 U^2$, $(U^3) I (D_1 D_1)$
1,02	1,18	$(V_1 V_1) U U^4 : ID$	1,25	1,40	$(V_1 V_1) U U^4 : ID$
-	0,30- 0,42	$VU : ID$	-	0,84?	$VU : ID$

Систематическое положение *Keyserlingites* и *Olenekites*

Значительные различия между *Olenekites* и *Keyserlingites*, касающиеся в первую очередь величины эмбриональных образований и положения сифона на ранних стадиях развития, позволяют предполагать более отдаленное их родство, чем это представляется Б.Каммелу (Kummel, 1969) и Л.Д.Кипарицовой (Основы..., 1958). Рассматриваемые цератиты принадлежат скорее всего разным, хотя и близким семействам (пути онтогенетического развития линий у *Keyserlingites* и *Olenekites*, как отмечалось выше, сходные). Э.Т.Тозер (Tozer, 1965), рассматривающий *Keyserlingites* в составе семейства *Sibiritidae*, вероятно, допускает ошибку: *Keyserlingites* и *Sibirites* различаются по степени развития спиральных трубок, положению сифона и размерами эмбриональных образований. В отношении этих черт к *Sibirites* ближе стоит *Olenekites*, исключенный Э.Т.Тозером из семейства *Sibiritidae*. От *Hemiprionitidae* кейзерлингиты отличаются своеобразной формой раковины и скульптурой, крупными протоконхами, а также (за исключением *Arctoprionites*) иным

строением септальных трубок; поэтому нельзя согласиться и с отнесением *Keyserlingites* к семейству *Prionitidae* (Шевырев, 1968).

Указанные выше особенности рода *Keyserlingites* позволяют выделить его в особое семейство в составе надсемейства *Ceratitaceae*. Род *Olenekites*, представители которого обнаруживают сходство во внутреннем строении раковины с *Sibirites*, следует оставить в составе семейства *Sibiritidae*.

Ниже приводится детальное описание двух представителей рассматриваемых родов. Коллекция описанных аммонитов хранится в Дальневосточном геологическом институте (ДВГИ), г. Владивосток, под номером 802.

НАДСЕМЕЙСТВО CERATITACEAE. MOJSISOVICS, 1879

СЕМЕЙСТВО SIBIRITIDAE MOJSISOVICS, 1886'

Род *Olenekites* Hyatt, 1900

Olenekites spiniplicatus (Mojsisovics, 1886), *dimorpha* MOC?

Табл. I, фиг. I-5, I2; табл. II,

фиг. I; табл. III, фиг. I-4, 6.

Dinarites volutus: Mojsisovics, 1886, стр. I4, табл. I, фиг. 6, табл. II, фиг. 6; Mojsisovics, 1888, стр. 4, табл. I, фиг. 5,6.

Dinarites (Olenekites) volutus: Diener, 1915, стр. I24.

Olenekites spiniplicatus: Попов, 1961, стр. 34, табл. XIV, фиг. 3-4.

Olenekites spiniplicatus (part.): Возин, Тихомирова, 1964, табл. XXXIII, фиг. 4; Kummel, 1969, стр. 488.

Л е к т о т и п - экз. № 456/294I, ИГГД АН СССР (Mojsisovics, 1886, табл. I, фиг. 6); приустьевая часть р. Оленек, руч. Менгилах; оленекский ярус.

Ф о р м а (рис. 2,3). Раковина толстодискоидальная, эволютная, с довольно низкими оборотами. Вентральная сторона округлая, вентральные перегибы не выражены. Боковые стороны более или менее вилукные; умбиликальная стенка чаще всего круглая, с округленным краем; умбиликус широкий.

Полная длина жилой камеры при $D = 17,0$ мм составляет $2/3$ длины последнего оборота. Устье серповидного очертания; дорсальный и особенно вентральный края устья образуют пологие выступы.

Протококс в медианном сечении имеет округлую форму: $D_{пр. I} = 0,37-0,40$ мм, $D_{пр. II} = 0,31-0,34$ мм. Диаметр аммонителы $0,62-0,69$ мм.

Размеры, мм и соотношения

№	D	B	Ш _I	Ш ₂	D _y	B/D	Ш _I /D	Ш ₂ /D	D _y /D
366/802	36,0	12,8?	-	-	14,7	0,36	-	-	0,41
352/802	29,1	9,9	8,1?	9,0?	12,0	0,36	0,28	0,31	0,41
407/802	22,6	7,1	8,8	9,0	9,0	0,31	0,39	0,40	0,40
335/802	22,5	7,4	7,8	8,1	9,2	0,33	0,35	0,36	0,41
28/802	20,7	6,3	6,1	7,1	9,0	0,30	0,29	0,34	0,44
13/802	20,0	6,9	6,9	7,9	7,8	0,35	0,35	0,40	0,39
13/802	16,4	5,9	6,2	7,1	6,0	0,36	0,38	0,43	0,37
13/802	12,9	5,1	5,3	5,8	4,3	0,40	0,41	0,45	0,33
13/802	10,1	4,0	3,9	4,1	3,1	0,40	0,39	0,41	0,31

Примечание: здесь и далее Ш_I - ширина раковины в промежутке между шипами, Ш₂ - ширина раковины с учетом шипов и ребер.

С к у л ь п т у р а. Боковые стороны раковины несут радиальные ребра, бифуркирующие на умбиликальном крае, где они усложнены удлиненными или шиповидными бугорками. Ребра обычно затухают у вентрального перегиба. Жилая камера взрослых экземпляров имеет, как правило, менее резко выраженную скульптуру. Некоторые радиальные ребра жилых камер разделены отчетливо выраженными пережимами. Линии роста приустьевой части камеры на вентральной стороне дугообразно изгибаются вперед, повторяя очертания устьевоего края раковины.

С и ф о н. Началом сифона служит цекум, имеющий в медианном сечении овальную форму (0,10-0,11 мм x 0,06-0,07 мм).

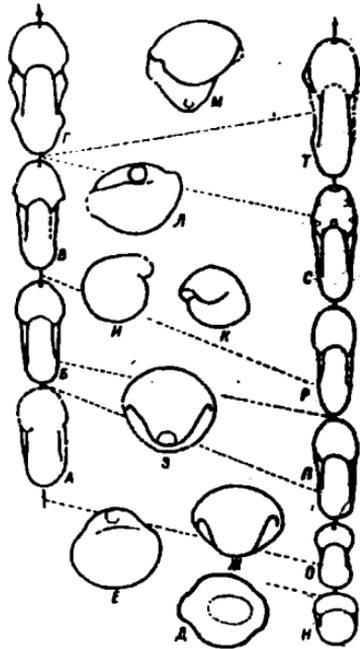


Рис. 2 Онтогенетическое развитие раковины *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.)

А-Г - *dimorpha* А [♀ ?], экз. № 16/802 :

А - при $D=2,12$ мм (х 7,6), Б - при $D=3,5$ мм (х 6,8),
В - при $D=6,4$ мм (х 2,7), Г - при $D=9,0$ мм (х 2,3).

Д-М - конфигурация протоконха *dimorpha* В [♂ ?]

в разных его положениях: Д, Е, И - экз.

№ 25/802 (х 33); на поверхности ядра протоконха
заметно проблематичное образование в виде овала,
контуры которого показаны пунктиром; З-М - экз.
№ 17/802 (х 33).

Н-Т - форма поперечного сечения раковины *dimorpha* В [♂ ?] на разных стадиях онтогенеза: Н -
при $D=3,67$ мм (х 12,5), О - при $D=1,27$ мм (х 8,0),
П - при $D=3,17$ мм (х 4,8), Р - при $D=4,75$ мм (х 3,5),
С - при $D=6,9$ мм (х 2,7), Т - при $D=7,5$ мм (х 2,8).

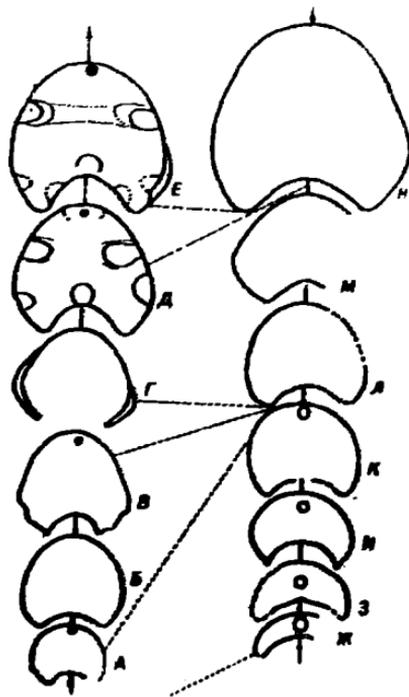


Рис. 3. Формы перегородок раковин *Ocenebra multiplicatus* (Mojs.) на разных стадиях индивидуального развития.

А-Е - *dimorpha* А [♀ ?] , экз. № 16/802: А - при $V=0,81$ мм и $III=0,98$ мм (х 9,1), Б - при $V=1,23$ мм и $III=1,35$ мм (х 9,1), В - при $V=2,75$ мм и $III=3,02$ мм (х 4,5), Г - при $V=2,75$ мм и $III=3,10$ мм (х 4,5), Д - при $V=3,64$ мм и $III=3,86$ мм (х 4,5), Е - при $V=4,28$ мм и $III=4,26$ мм (х 4,5).

Ж-Н - *dimorpha* В [♂ ?] , экз. № 17/802: Ж - при $V=0,18$ мм и $III=0,37$ мм (х 31,0), З - при $V=0,24$ мм и $III=0,39$ мм (х 31,0), И - при $V=0,49$ мм и $III=0,67$ мм (х 19), К - при $V=0,76$ мм и $III=0,90$ мм (х 15,5), Л - при $V=2,94$ мм и $III=3,38$ мм (х 4,5), М - при $V=3,32$ мм и $III=4,43$ мм (х 4,3), Н - при $V=5,74$ мм и $III=6,00$ мм (х 4,3).

Длина цекимного биссуса ("просифона") достигает 0,114мм. Начальный диаметр сифона 0,057мм; в конце первого, второго и пятого оборотов его диаметр достигает соответственно 0,064мм, 0,093мм и 0,27мм. Первоначальное положение сифона центральное и субцентральное. Привентральное положение сифона можно наблюдать на втором обороте раковины или в самом конце первого. Крайнее вентральное положение его приобретает не ранее середины или конца второго оборота (при $D=1,10-1,60$ мм).

С е п т а л ь н ы е т р у б к и. У первых двух септ трубки короткие, амфиоканитовые (?) у всех последующих септ (конечное наблюдение при $D=15,5$ мм) у дорсальной стороны сифона трубки ретроканитовые.

Л о п а с т н а я л и н и я. (рис. 4-6). Вентральная лопасть широкая, двураздельная; основания ветвей остроколючные или зазубренные. Первое и второе наружные седла широкие. Первичная умбиликальная лопасть узкая, глубокая, со слабо зазубренным основанием. Вторая умбиликальная лопасть вдвое короче первичной, ее основание слабо зазубрено. Внутренняя боковая лопасть остроколючная. Дорсальная лопасть двураздельная, очень узкая и глубокая.

Первая лопастная линия латиселлетная. На шестой и седьмой линиях (при $B=0,31$ мм и $Ш=0,50$ мм) заметно появление лопасти U^1 . Раздвоение вентральной лопасти зафиксировано при B более 0,31мм и $Ш$ более 0,50мм. Расчленение дорсальной лопасти наблюдается на более поздних стадиях (при B более 0,75мм и $Ш$ более 1,00мм). Зазубренность первичной умбиликальной лопасти заметна при B не менее 3,6мм и $Ш$ не менее 3,8мм.

Формулы лопастных линий раковин на разных стадиях онтогенеза: $VU:ID \rightarrow VUJ^1:ID \rightarrow (V_1V_1)UU^1:ID \rightarrow (V_1V_1)UU^1: I(D_1D_1)$.

Г и д р о с т а т и ч е с к и е к а м е р ы. В онтогенезе наблюдается периодически повторяющиеся редуциции длины гидростатических камер (рис. 7).

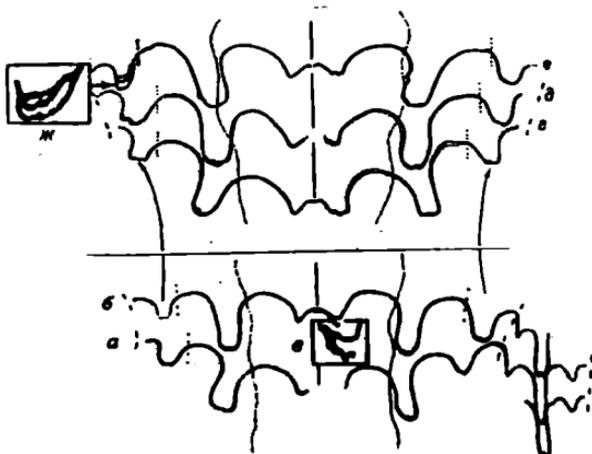


Рис. 4. Лопастные линии пяти последних переперодок раковины *Olenakites spiniplicatus* (Мож.), A[♀ ?] , экз. № 16/802: а - 56 линия при $V=4,0\text{мм}$ и $\text{III}=4,6\text{мм}$ (x 4,5), б - 57 линия при $V=4,6\text{мм}$ и $\text{III}=4,8\text{мм}$ (x 4,5), в - деталь предыдущего рисунка (x II,5); г - 58 линия при $V=4,6\text{мм}$ и $\text{III}=5,7\text{мм}$ (x 4,5); д - 59 линия при $V=4,7\text{мм}$ и $\text{III}=6,0\text{мм}$ (x 4,5); е - 60 линия при $V=5,4\text{мм}$ и $\text{III}=6,1\text{мм}$ (x 4,5); ж - деталь предыдущего рисунка. На рис. 4в и 4ж показаны "недоразвитые" септы, образовавшиеся в результате перемещения отдельных участков органа, отлагающего раковинное вещество.

Изменчивость и асимметричность. Имеет место некоторая изменчивость (1) размеров протоконок, (2) положения сифона (наибольшая индивидуальная изменчивость отмечается при $D=0,46-0,62\text{мм}$), (3) конфигурации лопастной линии (изменчивость пропорций седел и

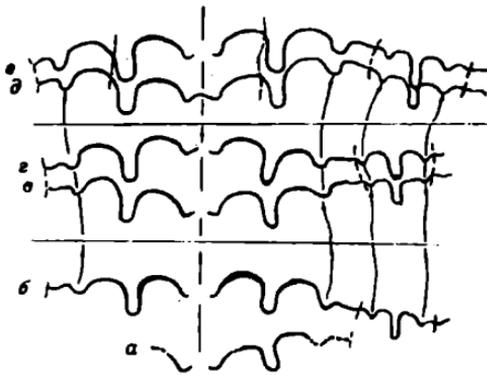


Рис. 5. Лопастные линии преимущественно не-
внической стадии развития раковины *Olenakites*
spiniplicatus (Mojs.), Δ[♀?], экз. № 16/802: а -
- 35 линия при $V=2,55$ мм и $Ш=2,25$ мм (x 6,6), б -
- 36 линия при $V=2,65$ мм и $Ш=2,50$ мм (x 6,6), в -
- 41 линия при $V=3,0$ мм и $Ш=3,5$ мм (x 4,5), г - 42
линия при $V=3,4$ мм и $Ш=3,0$ мм (x 4,5), д - 48 ли-
ния при $V=3,6$ мм и $Ш=3,8$ мм (x 4,5), е - 49 линия
при $V=3,8$ мм и $Ш=3,7$ мм (x 4,5).

лопастей; степень зубченности лопастей, также не посто-
янна, известны случаи, когда симметрично расположенные до-
пастей одной и той же линии имеют разное строение) (рис. 4г,
д, е), (4) изменчивость ширины раковины. Наряду с плос-
коспиральными раковинами встречаются особи со слабо выра-
женным асимметричным наворачиванием оборотов. На таблице III,
фиг. I-4 приведены фотографии левой и правой сторон моло-
дых оборотов одной и той же раковины. Очертания окружаю-
щих протоконых оборотов позволяют судить о некотором смеще-
нии протоконых относительно медианной плоскости первого
оборота. Различная глубина левого и правого умбиликусов
некоторых особей заметна визуально. Ниже приведены замеры

(мм) некоторых раковин, позволяющие судить о степени их асимметричности:

№ экз.	Д	В	Ш	Ду		Г	
				лев.	прав.	лев.	прав.
27/802	22,9	8,0	8,2	9,0	9,0	3,9	4,3
I/802	19,1	6,8	7,0	8,8	7,4	2,2	3,9
I6/802	18,2	6,4	7,8	8,0	-	2,5	2,9
I6/802	9,0	3,6	3,8	3,0	-	1,7	2,0
I6/802	6,4	2,8	3,0	2,2	-	1,0	1,2
I6/802	4,8	2,0	2,2	1,9	-	0,8	1,0
4/802	17,2	5,8	6,0	7,0	7,0	3,4	2,7
I4/802	13,0	4,9	4,8	5,0	5,1	1,8	2,1

Примечание: лев. - левый (при естественном положении), прав. - правый, Г - глубине умбиликуса.

С р а в н е н и е. Описываемая форма происходит из того же разреза, что и "*Dinarites volutus*", исследованный Э. Мойсисовичем. По скульптуре, лопастной линии и общему облику раковины она имеет сходство с "*Dinarites spiniplicatus*", отличаясь на поздних стадиях онтогенеза меньшей высотой оборотов и большей эволюционностью. Обоснование принадлежности ее к *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.) приведено в работе Захарова (1969).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Оленекский ярус северной части Лено-Оленекского междуречья и Восточного верховья.

М а т е р и а л. Из 1700 экз. *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), встречаемых в оленекских отложениях приустьевой части р.Оленек (руч. Менгилах) и на побережье Оленекского залива (1,8 км западнее пос. Станнах-Хочо), 500 взрослых раковин определены как *O. spiniplicatus* (Mojs.), A [♀?]. Совместно с ними встречаются *O. spiniplicatus* (Mojs.), B [♂?].

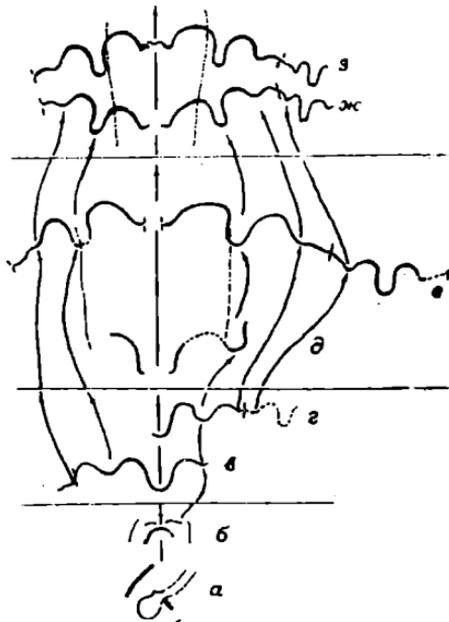


Рис. 6. Изменение лопастных линий *Olenites spiniplicatus* (Mojs.), Δ [♀ ?] на ранних стадиях онтогенеза; экз. № 16/802: а - цекум (x 33), вид сбоку, б - детали двух начальных линий при $\text{Ш}=0,3\text{мм}$ (x 33); в, г - шестая и седьмая линии при $\text{В}=0,31\text{мм}$ и $\text{Ш}=0,50\text{мм}$ (x 33); д, е - 21 и 22 линии при $\text{В}=0,75\text{мм}$ и $\text{Ш}=1,00\text{мм}$ (x 19); ж, з - 29 и 30 линии при $\text{В}=1,95\text{мм}$ и $\text{Ш}=2,15\text{мм}$ (x 9,1).

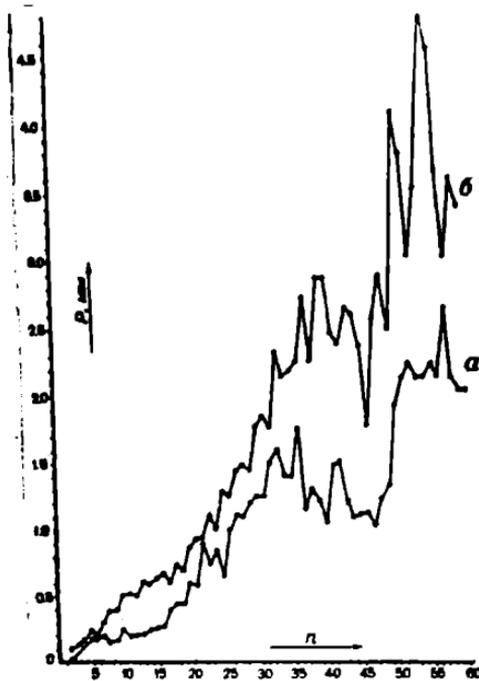


Рис.7. Периодически повторяющиеся редукции размеров гидростатических камер у раковин перетитов. а - *Olenekites spiniplicatus* (Моjs.), А [♀?], экз. № 16/802; б - *Keuserlingites middendorffi* (Keus.), В [♂?]; экз. №440/802; р - расстояние между перегородками в мм, n - порядковые номера перегородок.

Olenekites spiniplicatus (Mojsisovics, 1886),
dimorpha В [♂?].

Табл. I, фиг. 6-II; табл. II, фиг. 2; табл. III,
фиг. 5-10, II; табл. IV, фиг. 6.

Dinarites spiniplicatus : Mojsisovics , 1886, стр. 10, табл. I, фиг. I-5, 8-16, 18-26; Mojsisovics , 1888, стр. 2, табл. I, фиг. I-3.

Dinarites densiplicatus : Mojsisovics , 1888, стр. 2, табл. I, фиг. 7; Mojsisovics , 1886, стр. 15, табл. I, фиг. 7.

Dinarites tolli : Mojsisovics , 1888, стр. 5, табл. I, фиг. II.

Dinarites (Olenekites) spiniplicatus : Diener , 1915, стр. 123.

Dinarites (Olenekites) tolli : Diener , 1915, стр. 124.

Olenekites spiniplicatus (part.): Возня, Тихомирова, 1964, стр. 67, табл. XXXIII, фиг. 5-7; Kummel , 1969, стр. 488.

Л е к т о т и п - экз. №429/294I, ИГГД АН СССР (Mojsisovics, 1886, табл. I, фиг. 2); приустьевая часть р. Оленек, руч. Менгилах; оленекский ярус.

Ф о р м а (рис. 2, 3). Раковина полуэволютная, с оборотами умеренной высоты. Умбиликус от умеренно широкого до широкого. Форма поперечного сечения оборотов близкая к овальной, причем привентральная часть ее чаще всего узкая. Полная длина жилой камеры при $D=17,0$ мм составляет $2/3$ длины последнего оборота. У более крупных раковин (при $D=23,0$ мм) она достигает почти $3/4$ (72%) длины оборота. Устье жилой камеры и прочие признаки как у *O. spiniplicatus* (Mojs.), A [♀?].

Протоконх имеет эллипсоидальную форму, облекая размеры: $D_{пр}^1 = 0,34-0,35$ мм; $D_{пр}^2 = 0,28-0,30$ мм; Шпр. = 0,45 мм. Диаметр аммонителлы 0,70 мм. Форма раковины на ранней стадии развития бочковидная, причем обороты ее очень низкие (см. рис. 2 и, 3 ж).

С к у л ь п т у р а. Скульптура как у *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), A [♀?]. Первое появление радиальных ребер и бугорков отмечается в олигоцене при $V=0,32$ млн

Размеры, мм и соотношения:

№	Д	В	Ш _I	Ш ₂	Ду	В/Д	Ш _I /Д	Ш ₂ /Д	Ду/Д
367/802	33,3	14,2	11,0	-	10,7	0,43	0,33	-	0,33
363/802	29,8	11,5	9,0	-	10,0	0,39	0,30	-	0,33
368/802	25,0	9,9	9,1	-	8,3	0,40	0,36	-	0,33
374/802	20,4	7,8	7,3	7,9	7,2	0,38	0,36	0,39	0,35
294/802	20,4	8,1	7,2	-	6,9	0,40	0,35	-	0,34
369/802	19,8	7,1	7,3	8,6	7,1	0,36	0,37	0,44	0,36
369/802	16,4	6,2	6,1	6,8	5,8	0,38	0,37	0,42	0,35
369/802	12,4	4,8	5,8?	7,2?	4,0	0,38	0,47?	0,58?	0,32
369/802	9,9	4,3	4,1	5,0	3,0	0,43	0,41	0,51	0,32

(табл. I, фиг. 5). На более поздних стадиях скульптура выражена неравномерно. Например, при Д=3,17мм наружный оборот одной из исследованных раковин совершенно лишен ребер и бугорков (табл. I, фиг. 6).

С и ф о н. Цекум имеет форму, близкую к эллипсоидальной (0,06-0,13?мм x 0,08мм x 0,06мм). У шейки цекума сифон достигает 0,06мм в поперечнике. В конце первого, второго, третьего и четвертого оборотов диаметр поперечного сечения сифона составляет соответственно 0,07мм; 0,11мм; 0,18мм и 0,27мм. Начальное положение сифона центральное и субцентрального. Крайнее вентральное положение сифона наблюдается на третьем обороте раковины при Д=1,2мм.

С е п т а л ь н ы е т р у б к и. Ретрохоанитовый тип септальных трубок достоверно зафиксирован при Д=1,9-8,0мм.

Л о п а с т ь я л и н и я (рис. 8,9). Лопастная линия взрослых экземпляров как у *dimorpha* A [♀?]. Первая лопастная линия летисеялетняя, вентральное седло ее

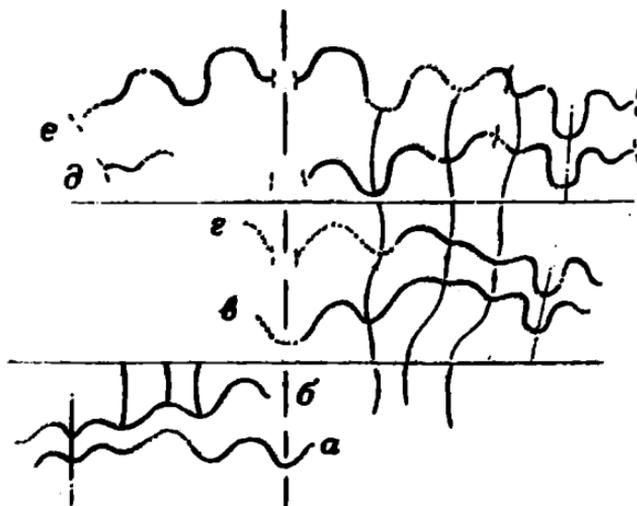


Рис. 8. Лопастные линии незначительной стадии развития *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), В(б) эка. № 17/802: а-б - при $V=0,27$ мм и $H=0,47$ мм ($\times 33$), в-г - при $V=0,50$ мм и $H=0,67$ мм ($\times 25$); д-е - при $V=0,76$ мм и $H=0,89$ мм ($\times 19$). На рисунке фиксируется узловый момент морфогенеза: переход от четырехлопастной (а, б) линии к пятилопастной (в; ДД \rightarrow VII, ID)

в средней части имеет мелкое углубление. Наружная часть второй лопастной линии состоит из мелкой вентральной лопасти и довольно широкой первичной умбиликальной лопасти. Каких-либо заметных различий в толщине первых трех перегородок не наблюдается. Заложение второй умбиликальной лопасти отмечается при $V=0,50$ мм и $W=0,67$ мм. Раздвоение вентральной лопасти имело место на той стадии развития, когда V достигла $0,50-0,76$ мм, а $W - 0,67-0,89$ мм. Расчленение дорсальной лопасти происходило лишь при V более $1,02$ мм и W более $1,18$ мм.

Формулы лопастных линий на разных стадиях онтогенеза:
 $VUU^1 : ID \rightarrow (V_1V_1)UU^1 : ID \rightarrow (V_1V_1)UU^1 : I(D_1D_1)$

И з м е н ч и в о с т ь. Наряду с особями, обладающими глубокими лопастями лопастной линии, встречаются раковины с довольно мелкими и низкими элементами (рис. 9, к-о). Прочие признаки варьируют как у *dimorpha* A!♀ ?).

С р а в н е н и е. Описываемая форма происходит из тех же слоев в районе руч. Менгилях, что и "*Dinarites spiniplicatus*", описанные Э.Мойсисовичем. По форме раковины описываемый вид имеет сходство с *Olanakites sava-densis* Tozer (1961, стр. 73, табл. XVШ, фиг. I-3; Tozer, 1965, стр. 32, табл. IV, фиг. I-8) из отложений спатского яруса Арктической Канады, отличаясь от него округлой формой вентральной стороны взрослых раковин и менее глубокой вентральной лопастью лопастной линии. По степени эволютивности раковины, лопастной линии и скульптуре рассматриваемая форма несколько напоминает также *O. venticus* Yu. Zakharov (Захаров, 1968, стр. 132, табл. XXVI, фиг. I) из оленекских отложений Ю. Приморья, отличаясь меньшими размерами и меньшей эволютивностью раковины, а также более глубокой вентральной лопастью лопастной линии.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Оленекский ярус северной части Лено-Оленекского междуречья, Восточного Верхоянья; по-видимому, в бассейне р. Инь, в верховьях р. Ин-

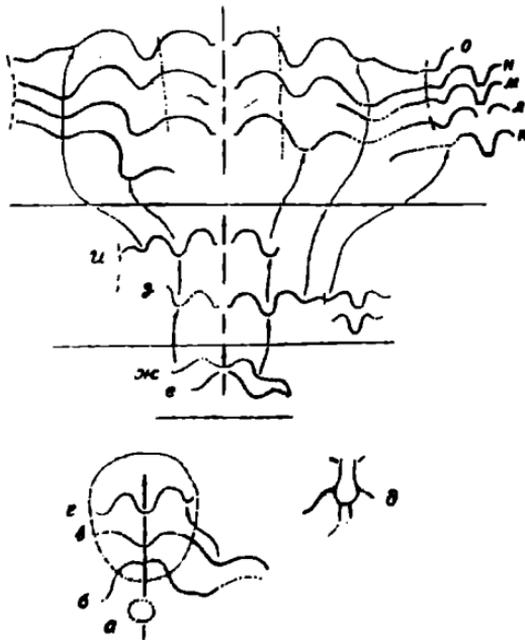


Рис. 9. Онтогенетическое развитие лопастных линий *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), В [67].

а-г - экз. №21/802: в - проблематичное образование в виде овала на поверхности ядра протококса, имеющее размеры 0,08мм x 0,10мм, б-в - первая и вторая линии при $B=0,15$ мм и $Ш=0,42$ мм (x 33), г - третья линия при $Ш=0,45$ мм (x 33).

д - экз. № 23/802; первая линия, цекум и просифон (x 50). Внутри цекума в проходящем свете просматривается округлое образование.

е-о - экз. №19/802: е-ж - первая и вторая лопастные линии при $Ш=0,45$ мм (x 26), з-и - линии при $B=1,02$ мм и $Ш=1,18$ мм (x 9,1), к-о - линии при $B=4,9$ мм и $Ш=4,2$ мм (x 5,1).

дигирки и Колымы (Аян-Юрях).

М а т е р и а л. Из 1700 экз. *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), встречаемых в оленекоких отложениях приустьевой части р. Оленек (руч. Менгилах) и побережья Оленекокого залива (1,8 км западнее пос. Станнах-Уочо), 200 экз. взрослых особей определены как *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), В [♂ ?].

СЕМЕЙСТВО KEYSERLINGITIDAE YU. ZAKHAROV, FAM. NOV.

Д и а г н о з. Раковина толстодискоидальная, радиально-ребристая, достигающая гигантских размеров. Лопастная линия цератитовая, с хорошо выраженной зубчатостью лопастей - $(v_1, v_1) uv^1 u^2 : u^3 \text{ I } (D_1, D_1)$.

Протоконх и цекум крупные, просифон длинный; первичное привентральное положение сифона сменяется на вентральное в начале первого оборота; тип септальных трубок на последних оборотах взрослых особей амфиоханитовый, близкий к прооханитовому.

Р о д о в о й с о с т а в. 1. Род *Keyserlingites* Hyatt (1900). 2. Род *Durgaites* Diener (?=1905).

С р а в н е н и е. По способу развития лопастной линии имеет сходство с представителями *Sibiritidae*, отличается от них значительно большей рассеченностью лопастей, крупным размером эмбриональных образований, более сложным способом развития септальных трубок, а также более крайним положением сифона в пределах первых оборотов раковины.

Род *Keyserlingites* Hyatt, 1900

Keyserlingites middendorffi (Keyserling, 1845),
dimorpha A [♀ ?]

Табл. V, фиг. 1-4; табл. VI, фиг. 4

Ceratites middendorffi (part): Keyserling, 1845, табл. II, фиг. 3; Mojsisovics, 1886, табл. III, фиг. а-в, табл. XX, фиг. IO.

Keyserlingites middendorffi (part): Kummel, 1969, стр. 486.

Ceratites nikitini: Mojsisovics, 1888, стр. 6, табл. I, *

фиг. 12,13.

Keuserlingites nikitini: Diener, 1915, стр. 179; Попов, 1961, стр. 56; табл. XV, фиг. 4.

Л е к т о т и п - экз. № 578/2942, ИГГД АН СССР (Mojsisovics, 1888, табл. I, фиг. 12); приустьевая часть р. Оленек, руч. Менгилах; оленекский ярус.

Ф о р м а (рис. 10). Раковина толстодискоидальная, от эволютной до полуэволютной (полуинволютной у гигантских форм). Вентральная сторона округленная, слегка уплощенная. Вентральный перегиб округленный, боковые стороны уплощенные. Умбиликальная стенка низкая, с плохо выраженным краем; умбиликус широкий (от умеренно широкого до довольно узкого у гигантских форм).

Размеры, мм и соотношения:

№№	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
94/802	360,0	170,0	150 ?	85,0	0,48	0,42	0,24
94/802	290,0	90,0	120,0	74,0	0,31	0,41	0,26
100/802	104,6	35,2	34,0	40,8	0,34	0,32	0,39
100/802	92,6	29,8	27,2	36,4	0,32	0,29	0,39
81/802	42,2	13,4	12,1	18,0	0,32	0,29	0,43
81/802	19,5	7,2	8,1	6,7	0,37	0,42	0,34
81/802	14,6	6,0	7,1	4,9	0,41	0,49	0,34
81/802	8,8	4,0	6,0	3,0	0,45	0,68	0,34
268/802	40,7	14,3	13,0	14,2	0,35	0,32	0,35
275/802	37,2	12,2	11,2	14,1	0,33	0,30	0,38

С к у л ь п т у р а. Боковые стороны несут часто бифуркирующие радиальные ребра, перекидывающиеся через вентральную сторону. В приумбиликальной части раковины ребра снабжены шиповидными бугорками или удлиненными вздутиями. По возрастной изменчивости скульптуры, очевидно, можно судить о начале половозрелой стадии развития. Скульптура жилых камер взрослых экземпляров обычно менее резко выражена и только у немногочисленных особей, достигших геронтической стадии развития, жилая камера несет своеобразную ску-

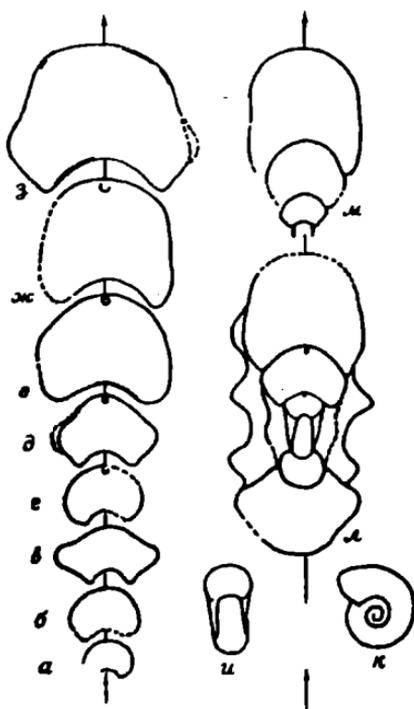


Рис. 10. Онтогенетические изменения формы раковины *Keyserlingites middendorffi* (Кеув.)
 а-з - dimorpha A [♀ ?], экз. № 81/802: а - при В=2,6мм и Ш=3,2мм (х 1,9), б - при В= 3,5мм и Ш=4,5мм (х 1,9), в - при В=3,8мм и Ш=6,8мм (х 5,3), г - при В=3,8мм и Ш=5,1мм (х 1,9), д - при В=4,9мм и Ш=6,5мм (х 1,9), е - при В=7,3мм и Ш=8,0мм (х 1,9), ж - при В=8,8мм и Ш=8,9мм (х 1,9), з - при В=10,4мм и Ш=12,1 (х 1,9).
 и-к - dimorpha B [♂ ?], экз. № 76/802: и-к - при Д=4,1мм (х 2,7); л - при Д=25,3мм (х 1,5) ; м - при В=10,8мм (х 1,5).

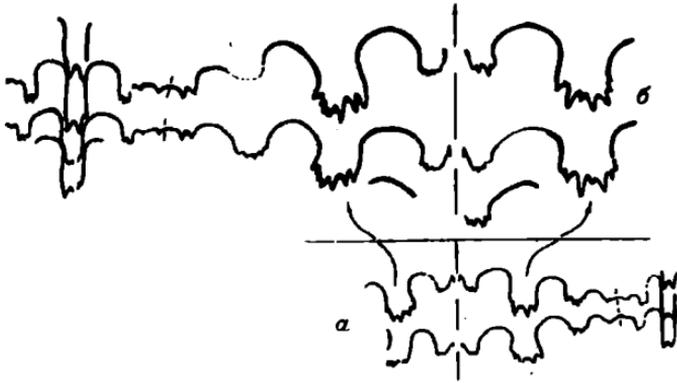


Рис. II. Лопастные линии афебрической стадии развития раковины *Keuserlingites midden-dorffi* (Keus.), A [♀ ?], экз. № 81/802: а - при В=4,6мм и Ш=5,7мм (х 3,2), б - при В=9,1мм и Ш=10,0мм (х 3,2).

льштуру: привентральные и умбиликальные бугорки. Если наша интерпретация верна, то половозрелая стадия у одних особей наступает при $D=32,0\text{мм} - 36,0\text{мм}$, в других - при достижении более крупных размеров. Привентральные шипы геронтической стадии отчетливо заметны лишь при D не менее 270мм .

Л о п е с т н а я л и н и я (рис. II). Вентральная лопасть двурездельная, короткие ветви несут в основании до 5 зубчиков. Боковые седла широкие. Первичная умбиликальная лопасть глубокая с 7 удлиненными зубцами. Вторая умбиликальная лопасть короткая, зезубренная. Дорсальная лопасть узкая, глубокая, в ее основании обнаружено не менее 2 зубцов. Всего лопастей семь.

Формулы лопастных линий на разных стадиях онтогенеза:
 $VU:ID \rightarrow VUU^1:ID \rightarrow (V_1V_1)UU^1:ID \rightarrow (V_1V_1)UU^1\sigma^2:(U^3) I (D_1D_1) \rightarrow (V_1V_1)UU^1\sigma^2:U^3 I (D_1D_1)$.

С р а в н е н и е. *Keuserlingites middendorffi* (Keus.), A [♀ ?] происходит из того же местонахождения, что и форма, описанная Э. Мойсисовичем как *Ceratites nikitini* и идентична с ней. От сходных по лопастной линии и скульптуре *Ceratites middendorffi*, в понимании Э. Мойсисовича, ее отличает лишь большая эволютность и меньшая высота оборотов взрослых экземпляров. Раковины "*Ceratites nikitini*", достигшие геронтической стадии развития, вероятно, крупнее соответствующих особей "*Ceratites middendorffi*", так как первые отчетливо выраженные привентральные бугорки, фиксирующие, по-видимому, эту стадию, отмечаются у первых при $D=270$ мм, а у вторых - при $D=130-170$ мм. Молодые экземпляры сравниваемых форм при D менее 14,0 - 18,0 мм практически неотличимы. Вместе с тем молодые экземпляры рассматриваемых цератитов можно отличить от молодых раковин *K. subrobustus* (Mojs.), поскольку в отличие от последних они не имеют широкой и уплощенной вентральной стороны и им не свойственно раннее появление привентральных бугорков.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Оленекский ярус северной части Лено-Оленекского междуречья и верховьев Колымы.

М а т е р и а л. Из 176 экз. взрослых особей *Keuserlingites middendorffi* (Keus.) встреченных в приустьевой части р. Оленек (руч. Менгилах), 50 раковин определены как *dimorpha* A [♀ ?]. Ювенильные особи представлены не менее, чем 50 экз.

Keuserlingites middendorffi (Keuserling, 1845),
dimorpha B [♂ ?]

Табл. III, фиг. 12; табл. V, фиг. 5-10

Ceratites middendorffi (part.): Keuserling, 1845, стр. 169, табл. I, табл. II, фиг. 1, 2; Mojsisovics, 1886, по-видимому, табл. II, фиг. 12, 13 (juv.).

Keuserlingites middendorffi : Diener, 1915, стр. 178;

Попов, 1961, вероятно, стр. 54, табл. XV, фиг. 2,3 (juv.).
Keuserlingites middendorffi (part.): Kummel, 1969, стр. 486.

Л е к т о т и п - экз. № 6/93 (Keuserling, 1845, табл. I) ИГД АН СССР; по-видимому, приустьевая часть р. Оленок; оленокский ярус.

Ф о р м а (рис. 10). Раковина от полуинвольтной до полуэвольтной, с округленной вентральной стороной. Наибольшая ширина раковины приходится на приумбиликальную часть. Умбиликус умеренно широкий.

Протококонх имеет эллипсоидальную форму: $D_{пр.}^I = 0,64$ мм; $D_{пр.}^2 = 0,52-0,59$ мм; $Ш_{пр.} = 0,81-0,82$ мм. Диаметр аммонителы I,3 мм. Прочие признаки как у *dimorpha A* [♀ ?].

Размеры, мм и соотношения:

№№	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
287/802	107,??	47,0	32,0?	31,0	0,44	0,30?	0,29
289/802	98,0	41,0	33,0	29,1	0,42	0,34	0,30
285/802	95,2	34,8	-	30,2	0,37	-	0,32
286/802	70,3	31,2	24,2?	17,2	0,44	0,34	0,24
298/802	40,0	15,0	13,2	13,1	0,38	0,33	0,33
78/802	37,0	13,9	14,4	12,0	0,38	0,39	0,32
78/802	28,0	12,0	11,3	8,0	0,42	0,40	0,28
78/802	14,2	6,5	7,8	3,8	0,46	0,55	0,27
78/802	4,3	1,9	2,0	1,3	0,44	0,47	0,30
78/802	2,2	0,9	-	0,??	0,41	-	0,32?

С к у л ь п т у р а . Скульптура как у *dimorpha A* [♀ ?]. На вентральном перегибе бугорки отчетливо выражены лишь у раковин, достигших в диаметре 130-170 мм (начало геронтической стадии).

С и ф о н . Цекум грушевидной формы (0,21 мм х 0,15 мм). Длина цекумного биссуса ("просифона") - 0,258 мм. Диаметр поперечного сечения сифона у шейки цекума 0,079 мм, у тре-

твей перегородки 0,064мм, в конце первого оборота 0,110мм, в конце последующих оборотов соответственно 0,150 мм, 0,260мм и 0,570мм. Первоначальное положение сифона привентральное. Крайнее вентральное положение его в онтогенезе приобретает при $D=0,86$ мм (в начале первого оборота).

Септальны е т р у б к и . Ретроховнитовый тип трубок удалось наблюдать, начиная со второго оборота (при $D=1,43$ мм). Последующие септальные трубки амфиховнитовые, в конце фрагмокона близкие к проховнитовым.

Л о п а с т в я л и н и я (рис. 12,13). Лопастная линия как у *dinorpha* A [♀ ?] .

Г и д р о с т а т и ч е с к и е к а м е р ы . В онтогенезе имеют место периодически повторяющиеся редукции длины камер (рис. 7).

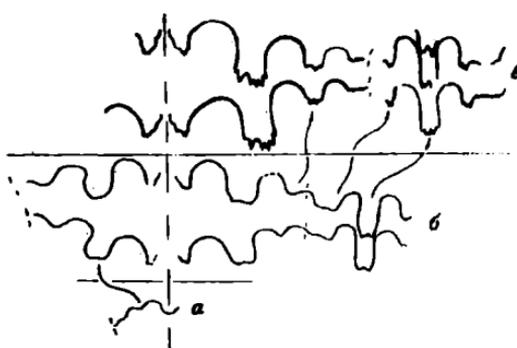


Рис. 12. Изменение лопастных линий на неэвической стадии развития раковины *Keuserlingites middendorffi* (Кеуз.), В [♂ ?] , эка. № 76/802 : а - при $B=1,1$ мм и $Ш=1,3$ мм (x 9,1), б - при $B=1,4$ мм и $Ш=1,9$ мм (x 9,1), в - при $B=6,1$ мм и $Ш=7,8$ мм .

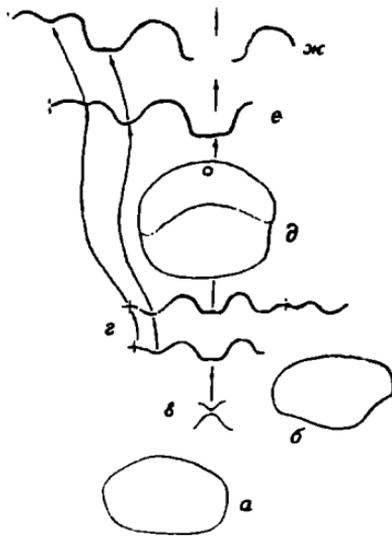


Рис. 13. Изменение лопастных линий и формы раковины на ранних стадиях онтогенеза *Keulelingites middendorffi* (Keuls.), В [σ ?], экз. № 106/802: а-б - протоконх (х 19), в - первая и вторая лопастные линии при Ш=0,84? мм (х II), г - смежные линии при В=0,53мм и Ш=0,9мм (х 19), д - протоконх и начальный оборот (х 33?), е - лопастная линия при В=0,55мм и Ш=1,1мм (х 19), ж - лопастная линия при В=1,25мм и Ш= 1,4мм (х 19).

Возникновение двузубчатого очертания дорсальной лопасти приходится на стадию при В=1,4мм и Ш=1,9мм.

С р а в н е н и е. Рассматриваемая форма идентична с лектотипом.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Океанский ярус се-

верной части Лено-Оленекского междуречья, Таймыра, Верхоянья и Колымы.

М а т е р и а л. Из 176 экз. взрослых особей данного виде, встреченных в отложениях приустьевой части р. Оленек (руч. Менгилах), 126 определены как *dimorpha* В [♂ ?] .

ЛИТЕРАТУРА

- Возни В.Ф., Тихомирова В.В. 1964. Полевой атлас двустворчатых и головоногих моллюсков триасовых отложений Северо-Востока СССР. "Наука", М.: 1-196.
- Захаров Д.Д. 1968. Биостратиграфия и аммоноидеи нижнего триаса Южного Приморья. "Наука", М.: 1-175.
- Захаров Д.Д. 1969. Проблема полового диморфизма ископаемых цефалопод как один из трудноразрешимых вопросов современной систематики. В сб.: "Проблемы филогении и систематики". Владивосток: 108-127.
- Захаров Д.Д. 1970. Сравнительно-морфологический анализ раковин триасовых цератитов Якутии. В сб.: Вопросы геологии, геохимии и металлогении северо-западного сектора Тихоокеанского пояса". Владивосток: 52-54.
- Основы палеонтологии. 1958. Моллюски-головоногие. П. Госгеолтехиздат, М: 1-359.
- Попов Ю.Н. 1961. Триасовые аммоноидеи Северо-Востока СССР. Труды НИИГА, 79: 1-179.
- Шевырев А.А. 1968. Триасовые аммоноидеи юга СССР. "Наука", М: 1-272.
- Шульга-Нестеренко М.И. 1926. Внутреннее строение раковин эртинских аммонитов. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол., 4, 1-2: 81-100.
- Branco W. 1879. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. Theil I. Die Ammoniten. Palaeontographica, 26, 1: 15-50.
- Branco W. 1880. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. Teil II. Die Goniatiten, Cly-

- menien, Nautiliden, Belemniten und Spiruliden. Palaeontographica, 27, 1: 12-81.
- Diener C. 1915. Fossilium Catalogus. I. Animalia. Pars 8, Cephalopoda Triadica. Berlin: 1-369.
- Ryatt A., Smith J.P. 1905. The Triassic cephalopod genera of America. Prof. Pap. U.S. Geol. Surv., 40: 1-394.
- Keyserling A. 1845. Beschreibung einiger von Dr. Th. v. Middendorff mitgebrachten Ceratiten des Arctischen Sibiriens. - Bull. Acad. Imp. Sci. St. - Petersburg, 5, 107: 161-174.
- Kummel B. 1969. Ammonoids of the Late Scythian (Lower Triassic). - Bull. Mus. Comp. Zool., 137 (3): 1-701.
- Mojsisovics E. 1886. Arctische Triasfaunen. Beiträge zur palaeontologischen Charakteristik der Arktisch - Pacifischen Triasprovinz. - Mém. Acad. Imp. Sci. Nat. St. Petersburg, ser. 7, 33: 1-159.
- Mojsisovics E. 1888. Über einige arktische Trias-Ammoniten des nördlichen Sibiriens. Mém. Acad. Imp. Sci. Nat. St. Petersburg, Ser. 7, 36: 1-21.
- Schindewolf O.H. 1931. Über den Ammoniten-Sipho. Sitzungsb. Preuss. geol. Landesanst., 6: 197-209.
- Schindewolf O.H. 1941. Über den Sipho einiger triadischer Ammoniten. Jahrb. Reichsst. Bodenforsch, 60, Berlin: 143-147.
- Schindewolf O.H. 1967. Analyse eines Ammoniten-Gehäuses. Akad. Wiss. Lit. Mainz., Abhandl., Math.-nat. Kl., 8: 139-188.
- Spath L.F. 1950. The study of ammonites in thin median sections. Geol. Mag., 87: 77-84.
- Tozer E.T. 1965. Latest Lower Triassic ammonoids from Ellesmere Island and northeastern British Columbia. Bull. Geol. Surv. Canada, 123: 1-45.

Yu. D. Z a k h a r o v

LOWER TRIASSIC OLENEKITES AND KEYSERLINGITES
OF THE OLENEK RIVER (SOME RESULTS OF STUDY
OF THE CERATITIDS IN THIN SECTIONS)

The most characteristic and abundant genera in the Late Olenekites ammonoid faunas of the Boreale province are Olenekites and Keyserlingites. At present there are many different interpretations of the systematic status of Olenekites and Keyserlingites. The paper deals with the inner structure of these shells (which have been examined in thin sections) and the sutural ontogeny. On the basis of this information a new family Keyserlingitidae Yu.Zakharov (superfamily Ceratitaceae) is erected. In Keyserlingitidae the suture lobes are strongly denticulated, the protoconch, caecum and "prosiphon" are large, the siphuncle may become ventral at a beginning of the first whorl, the latest septal necks are amphichoanitic, near to prochoanitic.

Объяснения к таблицам I-VI
статьи П.Д.Захарова

Таблица I

Фиг. I-5. Онтогенетическое развитие раковины *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), A [♀ ?], экз. № I6/802: I - при D= 2,0мм (x 9,3); 2-3 - при D=3,5мм (x 6,0); 4 - при D=6,4мм (x 4,5); 5 - при D=9,0мм (x 4,5).

Фиг. 6-10. Онтогенетическое развитие раковины *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), B [♂ ?], экз. №19/802: 6-7 - при D=I,58мм (x I9); 8-9 - при D=3,17мм (x 9,3); 10 - перегородка, отделяющая жилую камеру от фрагмокона, при B= 4,7мм и Ш=4,0мм (x 4,8).

Фиг. II. *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), B [♂ ?], экз. №377/802 (x 47,7); в конце первого оборота отчетливо виден неплюмический валик.

Фиг. I2. *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), A [♀ ?], экз. №435/802 (x I3,2); фотография иллюстрирует положение сифона в пределах трех первых оборотов раковины.

Таблица II

Фиг. I. Строение начальных оборотов раковины *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), A [♀ ?], экз. № 435/802 (x 64,4).

Фиг. 2. Поперечное сечение начальных оборотов раковины *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), B [♂ ?], экз. №431/802 (x I3,2).

Фиг. 3. Строение начальных оборотов молодой особи *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), экз. №421/802 (x 26,8).

Фиг. 4. Положение цекумного биссуса ("проосифона"), цекума и сифона у ювенильной раковины *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), экз. №422/802 (x 47,7).

Таблица III

Фиг. 1-4. *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), A[♀?]
экс. №1/802: 1 и 3 - общий вид раковины (x 1), отчетливо
заметно асимметричное положение протоконха относительно
медианной плоскости; 2 и 4 - вид левой и правой сторон
первого оборота той же раковины, просвеченной лучком све-
та (раковина не пришлифована, ее ядро сложено прозрачным
кальцитом).

Фиг. 5. *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), B[♂?],
экс. №19/802. Общий вид раковины (x 1).

Фиг. 6-9. Протоконх и окружающий его оборот у
Olenekites spiniplicatus (Mojs.): 6-dimorpha A[♀?], экс.
№435/802 (x 71,6); 7 - ювенильная особь, экс. № 421/802
(x 71,6); 8 - ювенильная особь, экс. №422/802 (x 71,6);
9 - ювенильная особь, экс. №420/802 (x 71,6).

Фиг. 10. Протоконх раковины *Olenekites spinipli-
catus* (Mojs.), B[♂?], экс. №17/802 (x 67,0).

Фиг. 11. Амфиоханитовый тип септальных трубок
у раковины *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), B[♂?]
при B=2,86мм, экс. №377/802 (x 71,6).

Фиг. 12. Деталь строения амфиоханитовой трубки
Keuserlingites middendorffi (Keus.), B[♂?], при B=
1,8мм, экс. №441/802 (x 71,6).

Таблица IV

Фиг. 1-2. Цекум и цекумный биссус ("просифон")
ювенильной особи *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.) : 1 -
экс. № 422/802 (x 156,2); 2 - тот же экс. (x 343,6).

Фиг. 3. Начальные обороты и жилая камера юве-
нильной раковины *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), экс.
№422/802 (x 13,2).

Фиг. 4. Септальные трубки ювенильной раковины
Olenekites spiniplicatus (Mojs.), экс. №422/802 при B=
0,43мм (x 156,2).

Фиг. 5. Положение сифона и первичного (непнионического) валика ювенильной особи *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), экз. №422/802 (x 156,2).

Фиг. 6. Деталь строения амфиоханитовой септальной трубки *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.), В[σ?], при В=0,79мм; экз. №377/802 (x 156,2).

Таблица У

Фиг. 1-4. Онтогенетическое развитие раковины *Keuserlingites middendorffi* (Keus.), А[♀?], экз. №81/802 (x 1).

Фиг. 5-7. Онтогенетическое развитие раковины *Keuserlingites middendorffi* (Keus.), В[σ?], экз. №81/802 (x 1).

Фиг. 8. Деталь строения амфиоханитовой трубки *Keuserlingites middendorffi* (Keus.), В[σ?], экз. №440/802 (x 24,4).

Фиг. 9-10. *Keuserlingites middendorffi* (Keus.), В[σ?]: 9 - начальные обороты раковины, экз. №440/802 (x 26,8); крайнее вентральное положение сифона наблюдается в начале первого оборота (у четвертой перегородки); 10 - протококк и начало первого оборота того же экз. (x 71,6).

Таблица VI

Фиг. 1-3,5,6. *Keuserlingites middendorffi* (Keus.), В[σ?]: 1 - положение сифона у первичного (непнионического) валика, экз. №440/802 (x 156,2); 2 - поперечное сечение сифона и части вентральной стенки раковины при В=5мм, экз. №442/802 (x 71,6); 3 - цекум и начало сифона, экз. №440/802 (x 156,2); 5 - цекум и цекумный биосус ("просифон"), экз. №440/802 (x 156,2); 6 - конус цекумного биосуса, тот же экз. (x 230,0).

Фиг. 4. Амфиоханитовый тип септальной трубки раковины *Keuserlingites middendorffi* (Keus.), А[♀?], экз. №313/802 (x 71,6). при В=2,54мм.

М. Н. Г р а м м

ОСТРАКОДЫ СЕМЕЙСТВА HEALDIIIDAE ИЗ ТРИАСОВЫХ
ОТЛОЖЕНИЙ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ

Введение

Вопрос о систематическом положении хеальдиид, об их взаимоотношении с другими группами остракод, и в частности с кавеллинидами и цитереллидами, на протяжении ряда лет привлекает внимание исследователей. Изучение представителей семейства *Healdiidae* Harlton, 1933, впервые обнаруженных в среднетриасовых (верхнеанизийских) отложениях близ с. Раковки (Грамм и Харникова, 1966; Грамм, 1968, 1969а) и среднетриасовых (ладинских?) отложениях близ с. Коркаменки (Грамм, 1968, 1970), доставило некоторые новые данные. В статье описываются новые виды триасовых хеальдиид из указанных районов и рассматриваются некоторые вопросы их систематики. Большое внимание уделено выяснению строения и развития отпечатка аддуктора хеальдиид.

Т.С.Балдина, В.П.Резникова, Л.И.Сокур, Т.П.Кочиркевич оказали большую помощь при подготовке настоящей статьи к печати; автор выражает им свою признательность.

К истории изучения хеальдиид

Род *Healdia* с типовым видом *H. simplex* Roundy из пенсильванских отложений (формация Грэхэм) был установлен П.Роунди (Roundy) в 1962 г. и условно отнесен к семейству *Bairdiidae*. Позднее Б.Харлтон (Harlton, 1933) не привел никакого обоснования, почему именно в учрежденное им семейство *Healdiidae* наряду с *Healdia* включен также род *Cavellina*, хотя оба рода обладают такими существенными морфологическими отличиями как различное соотношение створок, очертания раковин, строение замочного края. Такое объединение

не было принято Б.Келлетт (Kellet, 1935), рассматривавшей эти роды раздельно в составе семейств *Healdiidae* и *Cytherellidae* (соответственно).

После того как независимо друг от друга разными авторами (Triebel, 1941; Scott, 1944; Шнейдер, 1948) было установлено, что отпечаток аддуктора у карбоновых и пермских *Healdia* представляет скопление довольно значительного количества пятен, появилась возможность рассматривать вопрос более обоснованно. Г.Скотт (Scott, 1944), принимая во внимание сходство отпечатков позднекарбоновых *Bairdia*, *Bythosyrpis*, *Healdia* и *Cavellina*, считал это достаточно веским аргументом для объединения их в рамках семейства *Bairdiidae*; выделение семейства *Healdiidae* представлялось ему излишним. Э.Трибель (Triebel, 1941) и Г.Ф.Шнейдер (1948), напротив, пришли к выводу, что строение отпечатка аддуктора у *Healdia* подтверждает самостоятельность *Healdiidae*. Аналогичную точку зрения высказал В.М.Познер (1951), включивший в это семейство (на основании сходства отпечатков) палеозойские виды битоципридного облика под новым родовым названием *Healdianella*. Условно относя *Cavellina* к *Healdiidae*, Познер отметил отличия в их мускульных отпечатках: у *Cavellina* бугорки расположены рядами и число их достигает 50; у *Healdiidae* бугорки общим количеством 38-42 расположены концентрически.

Значительную остроту приобрел вопрос о подотрядной принадлежности.

Э.Трибель полагал, что *Healdiidae* (к которым он отнес также *Cavellina*) принадлежат *Platysora* (Triebel, 1941). В.Покорны (Fokstuf, 1958) включил *Healdiidae* в подотряд *Platysora*; сюда же, но в составе семейства *Cytherellidae* Vase, 1865, было включено подсемейство *Cavellininae* Egorov, 1950. Так же поступил К.Мертенс (Mertens, 1958) с той лишь разницей, что в состав *Healdiidae* он включил подсемейство *Cavellininae*. Р.Шейвер (Shaver, 1958) также рассматривал *хеальдийд* в составе *Platysora*.

В "Основах палеонтологии" (1960) И.Е.Занина, Н.П.Ка-

Мезарова и Е.Н. Поленова поместили *Healdiidae* в подотряд *Podocopa* (надсемейство *Healdiacea*); там же семейство *Cavellinidae* было отнесено Поленовой к подотряду *Platycopa*. Несколько позже в "Treatise..." (1961) *Healdiidae* вместе с *Cavellinidae* на основании сходства отпечатков аддуктора были помещены в составе надсемейства *Healdiacea* во вновь установленный подотряд *Metacopina* *Sylvester-Bradley*; в подотряде *Platycopina* было оставлено только семейство *Cytherellidae*, которое при этом рассматривалось как происходящее от кавеллинид.

Как показала П. Сильвестер-Брэдли (*Sylvester-Bradley*; 1962), в советском справочнике за основу была принята "вертикальная" классификация, объединившая предковые формы - кавеллиниды (с агрегатным отпечатком) с потомками - цитереллидами (с двухрядным отпечатком); в американском - была принята "горизонтальная" классификация, объединившая все одновременно существовавшие формы с агрегатным отпечатком, т.е. хеальдиид и кавеллинид.

В пользу принадлежности *Healdiidae* и *Cytherellidae* к *Platycopa* высказался Ф. Моркховен (*van Morkhoven*, 1962, 1963); в качестве наиболее веского доказательства он привел тот факт, что *Ogmocopa* и *Cytherella* обладают примитивным типом внутренней пластинки.

Против классификации принятой в "Treatise..." выступил И. Грюндель (*Gründel*, 1964a); по его мнению, помещение кавеллинид и цитереллид в разные отряды приводило к разрыву единой филогенетической ветви. На лейасовых хеальдидах он доказывал превращение хеальдиидного отпечатка аддуктора в цитереллоидный (и дарвинулоидный) и, следовательно, принадлежность *Healdiidae* и *Healdiacea* к *Platycopa*. В дальнейшем он изменил свою точку зрения, поместив хеальдиид в подотряд *Metacopina*, а кавеллинид и цитереллид в *Platycopina* (*Gründel*, 1967).

На самостоятельность *Healdiacea* и *Platycopa* указал И. Зон; проведя сравнение морфологических и анатомических особенностей, он пришел к выводу, что это не связанные

друг с другом линии (Sohn, 1965).

Ф.Адамчак (Adamczak, 1966), говоря о сходстве отпечатков аддуктора *Healdia* и *Cavellina*, указал на гомеоморфный характер этого явления. По мнению этого автора *Healdiidae* и *Cytherellidae* (в которые он включает *Cavellina*) не связаны в своем происхождении друг с другом и поэтому должны относиться к разным подотрядам.

В последнее время вопрос о хеальдидах усложнился появлением новых данных, связанных с ископаемым родом *Cardobairdia van den Bold, 1960* и современным *Saipanetta McKenzie, 1967*. К.МакКензи (McKenzie, 1967, 1968), а также Я.Щехура и Я.Блашик (Szczuchura and Blaszyk, 1968) относят эти роды к *Metacopina*, надсемейство *Healdiaceae*, семейство *Saipanettidae McKenzie, 1967*. Раковины этих родов обладают агрегатным отпечатком, а также замком и внутренней пластинкой. На основании изучения юрского вида *Cardobairdia inflata Szczuchura et Blaszyk, 1968*, делается вывод о том, что "*Metacopina* и вероятнее всего его надсемейство *Healdiaceae* были исходной группой для подотряда *Platycopina*" (Szczuchura and Blaszyk, 1968:191); кавеллиниды при этом удерживаются в составе *Healdiaceae*.

Сделанный обзор показывает несколько велики разногласия по следующим вопросам: 1. взаимоотношения *Healdiidae* и *Cavellinidae* 2. систематическое положение *Healdiidae* 3. диагностические критерии *Healdiidae*. Первые два вопроса нами были кратко рассмотрены (Грэм, 1969а).

Представляется, что некоторая ясность может быть внесена в результате детальных исследований отпечатка аддуктора хеальдиид и выяснения хода его развития. При этом нельзя забывать о чрезвычайной ограниченности имеющихся данных.

О морфологии отпечатка трисовых *Healdiidae*

Сведения об отпечатках аддуктора у палеозойских *Healdia* немногочисленны. Только Трибель приводит хорошую фотографию отпечатка повднекаменноугольной *Healdia sp.* из Техаса (Triebel, 1941). Очень схематизированные ри-

сунки отпечатков разных видов *Healdia* из верхнего карбона Иллинойса (Scott, 1944) показывают округлые окопленния пятен (до 35), расположенных концентрически; более крупные пятна расположены внутри. Схематический отпечаток *Healdia* из перми Русской платформы дает Шнейдер (1948).

Для *Dythosyrpis* из верхнего карбона Иллинойса (Scott, 1944) и *Healdianella* из нижнего карбона Подмосковной котловины (Познер, 1951) известны схематические рисунки отпечатков, принципиально не отличающихся от таковых у *Healdia*. Обычно отмечается концентрическое расположение пятен и более крупные размеры внутренних пятен.

Сравнительно недавно опубликован удовлетворительный рисунок отпечатка *Healdia ogmosconchelloides* из пермских отложений Тюрингии (Knüpfel, 1967).

Для лейасовых хевльдиид Германии известны хорошая фотография отпечатка аддуктора *Ogmosconcha* (Triebel, 1941) и несколько рисунков (Gründel, 1964a, 1968).

Схематические (иногда довольно правильные) рисунки отпечатков аддуктора *Ogmosconcha* из лейасовых отложений Норд-

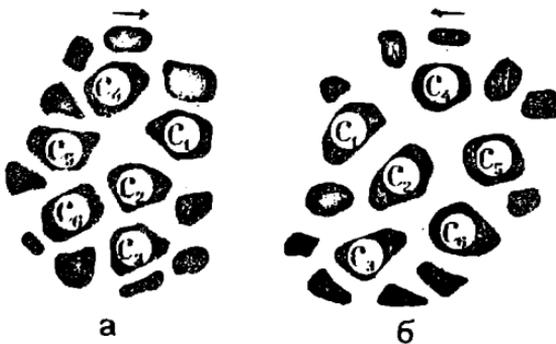


Рис. I. Схема расположения пятен внутренней (константной) группы отпечатка аддуктора у среднетриасовых хевльдиид; а, б - отпечатки аддуктора ПС и ЛС *Healdia zharnikovae* sp.n.

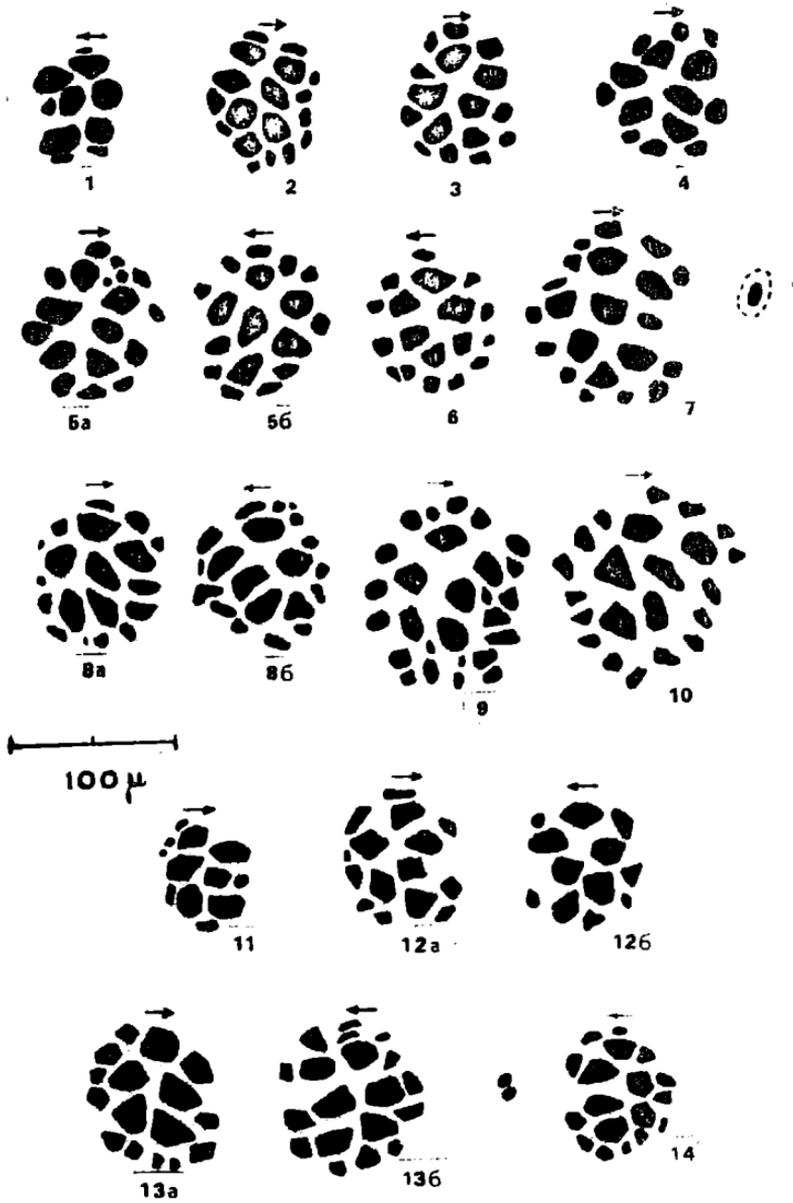


Рис. 2

викского и Лено-Оленекского районов имеются в работе О.М. Лев (1958).

Нами были детально изучены отпечатки позднесибирских (район с. Раковки) и среднетриасовых (район с. Коркамекки) *Healdiidae* из Южного Приморья. Полученные довольно многочисленные фотографии и изготовленные по ним рисунки дают представление о строении отпечатков эддуктора, показывают их типичность и одновременно значительную изменчивость.

На рисунках 1-6 показаны отпечатки эддуктора различных *Healdiidae*: *Healdia*, *Bythosyrpoides*, *Labratella* gen. n., *Healdianella?*, *Ogmosonchella?*, *Healdiidae* gen. A, B, gen. B, H. gen. C. Общее количество пятен лишь иногда достигает до 23-27, чаще же оно ограничивается 15-20.

Рис. 2. Отпечатки эддуктора хеальдинд. 1-5 - *Healdia zharikovae* sp. n.: 1 - экз. № II03/Д37/1, 2 - экз. № II03/Д7, 3 - экз. № II03/Д37/2, 4 - экз. № II03/Д4, 5 - экз. № II03/Д1; 6 - H. sp. 2: экз. № II03/Д8; 7 - H. sp. 3: экз. № II03/Д34; 8 - H. sp. 4: экз. № II06/Д1; 9 - H. sp. a: экз. № II06/Д22/1; 10 - H. sp. b: экз. № II06/Д2; 11-13 - H. *unitumulata* sp. n.: 11 - экз. № II03/Д30, 12 - экз. № II03/Д23, 13 - экз. № II03/Д25; 14 - H. sp. б: экз. № II03/Д71; 1-7, 11-14 - Южное Приморье, с. Раковка, верхняя часть эвразийского яруса; 8-10 - Приморский край, Южный Сихотэ-Алинь, с. Коркамекка, средний триас. Здесь и во всех последующих рисунках отпечатки изображены по фотографиям с внутренней стороны и отраженном свете; стрелки указывают положение переднего конуса; в, в - правая, левая стороны одной и той же П.

В расположении пятен имеется определенная закономерность. Часть располагается по периферии отпечатка, образуя как бы контур неправильно чередующихся пятен разной величины; на отдельных раковинах общее число этих периферических пятен колеблется от 7-9 до II-13, редко доходя до I7-21. Наибольший интерес представляют внутренние пятна, отличающиеся обычно более крупными размерами, постоянством количества и характерной группировкой: они образуют два ряда (две дуги) по три пятна в каждом. Эти ряды (дуги) наклонены вперед и при этом часто (в задний ряд всегда) выгнуты в сторону заднего конца или заднеспинного угла раковины. Задний ряд (дуга) обычно несколько смещен вверх относительно переднего. Постоянство количества, группировки пятен и ориентировки рядов позволяет обозначить пятна индексами C_1, C_2, C_3 в переднем ряду и C_4, C_5, C_6 в заднем (рис. 1). Пятно C_4 обычно расположено наиболее высоко и несколько обособленно. Иногда некоторые из внутренних пятен бывают сдвинуты во внешний контур, но и в этих случаях удается установить их принадлежность. Лишь на немногих отпечатках трудно определить, какие именно пятна относятся к константной группе и ограничивается ли их количество шестью (рис. 3, 7; рис. 4, 4б; рис. 5, 7а, 10). На рисунке 6, 3 пятно C_3 , возможно, двойное вследствие патологического (?) расщепления.

У лейасовых хельдиид *Osmosoncha contractula* (Triebe1, 1941, табл. 14, рис. 160), *O. nordvikensis* Lev et Gerke (Лев, 1958, табл. II, фиг. 2), *O. ?* sp. (Gründel, 1964а, табл., фиг. 11) строение отпечатка и группировка внутренних пятен такие же, как у триасовых.

В морфологии константных (внутренних) пятен и в их группировке проявляется изменчивость, наблюдающаяся даже на разных створках одной и той же раковины; она выражается в размерах пятен, в их очертаниях, в их взаимной ориентировке. Несмотря на это, отмеченные выше характерные особенности выступают вполне отчетливо.

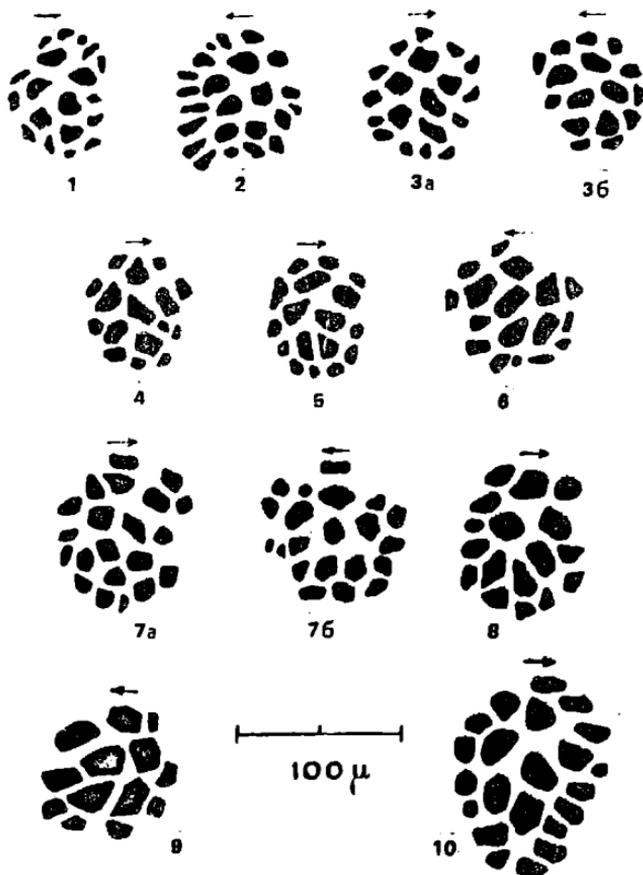


Рис. 3. Отпечатки аддуктора трисовых хвельдинид. 1-3 - *Lebratella buryi* sp. n.: 1 - экз. № П106/Д39/1, 2 - экз. № П106/Д31/2, 3 - экз. № П106/Д39/2; Приморский край, Южный Сихотэ - Алинъ, с. Коркамейка, средний трисов; 4-8 - *L. ussuriensis* sp. n.: 4 - экз. № П103/Д26, 5 - экз. № П103/Д17, 6 - экз. № П103/Д3, 7 - экз. № П103/Д14, 8 - экз. № П103/Д29; 9 - *L.* sp. 1: экз. № П103/Д44; 10 - *L.* sp. 2: экз. № П103/Д19; 4-10 - Южное Приморье, с. Раковка, верхняя часть анизийского яруса.

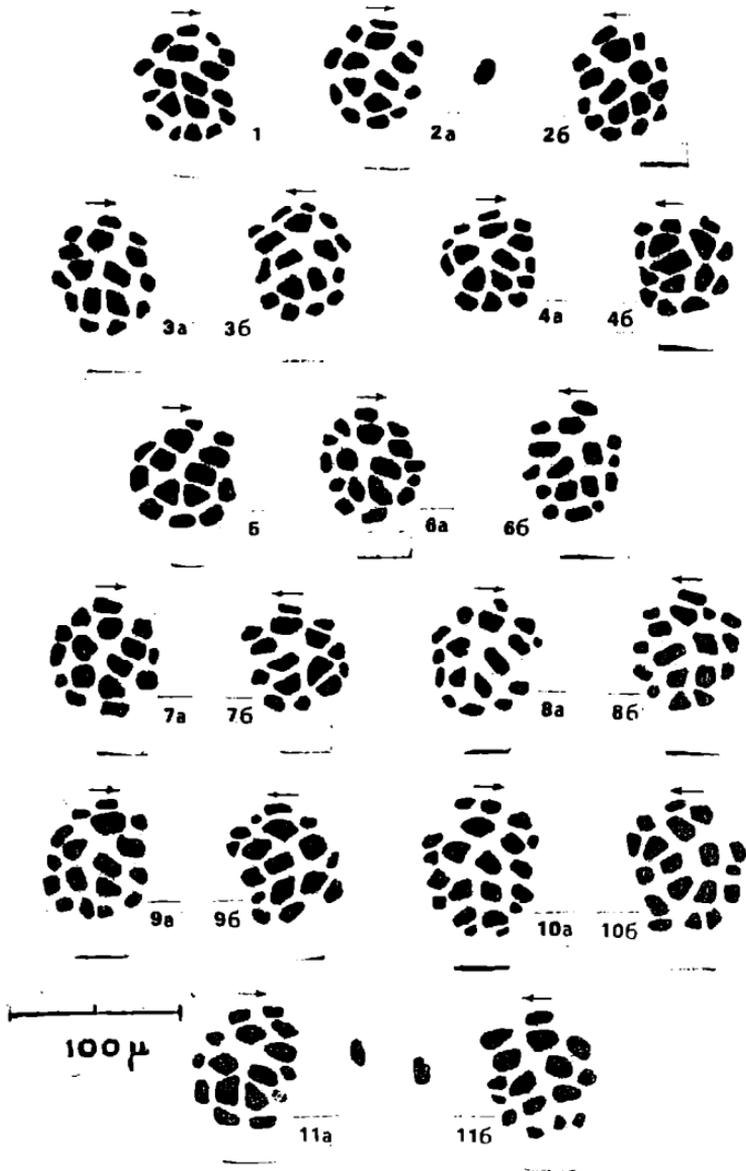


Рис. 4

Периферические пятна также подвержены значительной изменчивости, выражающейся особенно заметно в колебаниях их численности, размеров, формы. Представление об этом дает рисунок 4, I-II и 5, I-5, на которых изображены отпечатки *Ogmosconchella? bogatchovi* sp. n. взятых из одного образца.

Некоторое представление об онтогенезе дает ряд отпечатков *Healdia zharkikovaе* sp. n. (рис. 2, I-5), принадлежащий пяти постепенно возрастающим экземплярам (длина раковин последовательно 375мк, 425мк, 437мк, 455мк, 500мк) и ряд *H. unitumulata* sp. n. (рис. 2, II-13; длина последовательно 400мк, 475мк, 490мк). Эти ряды недостаточны для того, чтобы судить об индивидуальном развитии отпечатка, но тем не менее обращает внимание, что у наименьших отпечатков (рис. 2, I, II) отчетливо выражена константная группа и имеется всего четыре-шесть периферических пятна. Это наводит на мысль, что в онтогенезе первыми появлялись пятна константной группы.

Отпечатки представителей *Healdianella?* и *Healdiidae* gen., т.е. родов битоципридного облика, имеют такое же строение как и отпечатки *Healdia*. Это свидетельствует об их бесспорной принадлежности к *Healdiidae*.

Рис. 4. Отпечатки вдулятора *Ogmosconchella? bogatchovi* sp. n.: I - экз. № II03/Д62/4 (470), 2 - экз. № II03/Д58 (475), 3 - экз. № II03/Д56 (475), 4 - экз. № II03/Д63/2 (473), 5 - экз. № II03/Д63/3 (475), 6 - экз. № II03/Д61/4 (485), 7 - № II03/Д63/4 (>475), 8 - экз. № II03/Д61/2 (500), 9 - экз. № II03/Д61/1 (500), 10 - экз. № II03/Д61/3 (500), 11 - экз. № II03/Д62/3 (520); Южное Приморье, с. Раковка, верхняя часть низкийского яруса; 2а, II - впереди фронтальные пятна; все отпечатки принадлежат раковинам, извлеченным из одного образца (№ 53); в скобках длина раковин, мк.

Об эволюции отпечатка эддуктора

Хевльдиид

И.Грундель обратил внимание на то, что начиная с позднего палеозоя, отпечаток хевльдиид испытывал изменения включавшиеся в увеличении размеров центральных пятен и постепенной редукции наружных; он считал, что это приводит к превращению хевльдиидного отпечатка в цитереллоидный дарвинулоидный (Gründel, 1964a, 1964b, 1968).

Ф.Адамчек полагает, что первые хевльдииды появились в среднем ордовике; для описываемой им хевльдиидной формы *Kuresmaria gotlandica* из силура он не приводит данных об отпечатке (Adamczak, 1967). По-видимому, для докарбоновых хевльдиид такие сведения в литературе отсутствуют и можно лишь предполагать, что отпечаток представлял скопление пятен.

Немногочисленные надежные отпечатки эддуктора *Healdia* известны только из среднего карбона (московский ярус) Днепроовско-Донецкой впадины (материал получен в 1969 г. от Е.Я.Гуревич, которой автор выражает свою благодарность) и из пенсильванских отложений Техаса. Есть основание утверждать, что уже в карбоне отпечаток представлял не беспорядочное скопление пятен, а, напротив, демонстрирует определенную дифференциацию: отчетливо выделяются периферические и внутренние пятна (рис. 7, I). Последние начинают складываться в специфическую константную группу. Периферические пятна образывали почти непрерывный нередко двойной контур, а общее число пятен было значительным (32-48).

Для пермских хевльдиид факты весьма ограничены. Данные Ю.Кнүпфера (Knüpfert, 1967), позволяют предполагать, что уже в перми отпечаток приобрел черты, которые особенно сильно проявились в триасе.

К середине триаса отпечаток приобрел следующие осо-

бности: а) уменьшилось общее количество пятен (максимально 23-27), б) периферические пятна четко обособились, в) внутренние пятна образовали характерную группу, состоящую из двух рядов (дуг) по три пятна, выгнутых преимущественно в сторону заднего конца.

Эти черты продолжали существовать и в лейясе.

Вместе с тем в триасе у некоторых хеальдиид развитие пошло еще дальше: у форм *Healdiidae* gen. A (рис. 6,7), B. gen. B (рис. 6,8) и H. gen. C (рис. 6,9) почти полностью или полностью редуцировались периферические пятна и значительно усилилась внутренняя константная группа. При этом наблюдаются некоторые морфологические изменения: ряд C_1-C_3 изгибается вперед и пятна этого ряда имеют удлиненную форму (рис. 6,8,9). Основой для этих изменений явились те тенденции, которые заметны у приморских хеальдиид: на многих экземплярах отчетливо видно, что пятна C_1-C_3 нередко имеют удлиненную форму, в то время как пятна C_4-C_6 преимущественно изометричны (рис. 2,4,8; рис. 3,3,4,6; рис. 4); на некоторых экземплярах также заметно, что ряд C_1-C_3 либо выпрямляется, либо выгнут вперед (рис. 2,6,14; рис. 3,8; рис. 4,8; рис. 5,7б), при этом наибольшее перемещение вперед испытывает пятно C_2 .

Редукция периферических пятен наблюдается также у некоторых хеальдиид лейяса - *Pseudohealdia septenaria* Gründel, Ps. *pseudohealdiidae* Gründel - здесь также сохраняются только пятна внутренней группы (Gründel, 1964a).

Наши наблюдения приводят нас к выводу, что у триасовых хеальдиид (и кавеллинид) уменьшение количества периферических пятен происходило не путем их слияния, а именно путем редукции.

Таким образом, эволюция аддуктора хеальдиид выражалась в уменьшении числа мышечных пучков, которыми аддуктор прикреплялся к раковине. Поскольку в данном случае главной функцией аддуктора (закрывание раковины) сохраня-

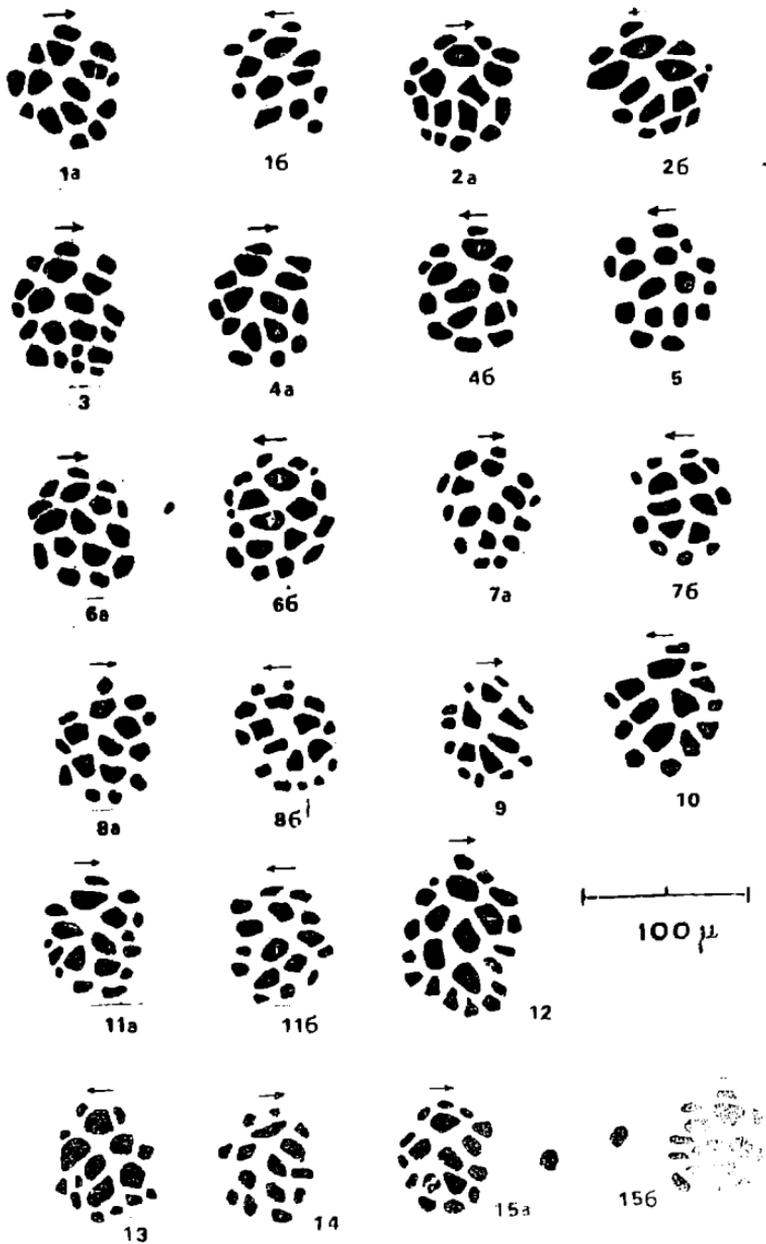


FIG. 5

Рис. 5. Отпечатки аддуктора триасовых хемеллиид. 1-7 - *Ogmococonchella ? bogatchevi* sp. n.: 1 - экз. № П103/Д41/1 (475), 2 - экз. № П103/Д41/2 (475), 3 - экз. № П103/Д33/2 (475), 4 - экз. № П103/Д33/1 (475), 5 - экз. № П103/Д24 (500), 6 - экз. № П103/Д2 (475), 7 - экз. № П103/Д27 (462); 1-5 - раковины из образца № 53; Южное Приморье, с. Раковка, верхняя часть аннанийского яруса; 8-14 - *O. ? aladatovi* sp. n.: 8 - экз. № П106/Д17/2 (470), 9 - экз. № П106/Д9/1 (475), 10 - экз. № П106/Д7 (475), 11 - экз. № П106/Д17/1 (500), 12 - экз. № П106/Д14 (505), 13 - экз. № П106/Д17/3 (450), 14 - экз. № П106/Д21 (462); Приморский край, Южный Сихотэ-Алинь, с. Коркамёнка, средний триас; 15 - *O. ? ex gr. aladatovi*: экз. № П103/Д73 (475); Южное Приморье, с. Раковка, верхняя часть аннанийского яруса; в скобках длина раковин, мм.

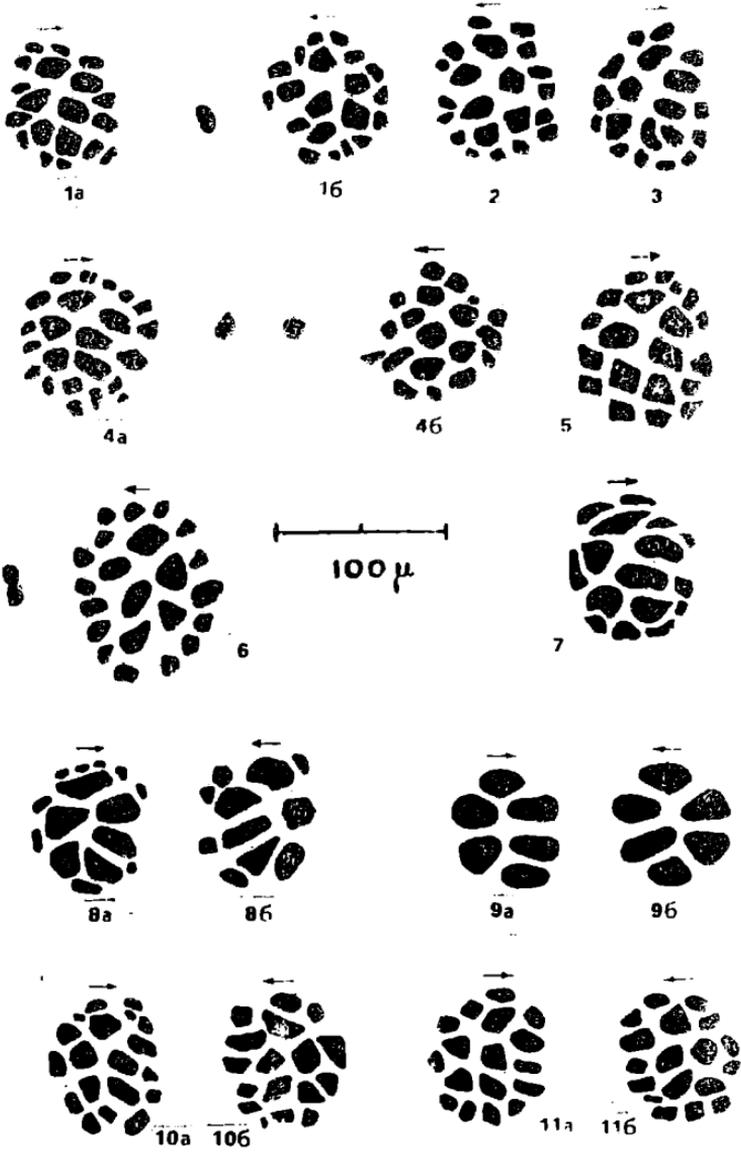


FIG. 6

Рис. 6. Отпечатки аддуктора трисосных хеальдид. 1-5 - *Healdianella? dubia* sp. n.: 1 - экз. № ИОЗ/Д54, 2 - экз. № ИОЗ/Д5, 3 - экз. № ИОЗ/Д66/1, 4 - экз. № ИОЗ/Д67/1, 5 - экз. № ИОЗ/Д21; 1б,2а,б - впереди фронтальное пятно; Южное Приморье, с. Раковка, верхняя часть энзийского яруса; 6 - *Healdiidae* gen.: экз. № ИО6/Д16; 7 - *Healdiidae* gen. А : экз. № ИО6/Д12; 8 - *Healdiidae* gen. В : экз. № ИО6/Д6/1; Приморский край, Южный Сихотэ-Алинь, с. Коркаменка, средний трисос; 9 - *Healdiidae* gen. С : экз. № ИОЗ/Д69; 10 - *Labrattella ussuriensis* sp. n. : экз. № ИОЗ/Д74; 11 - *L. ex gr. ussuriensis* : экз. № ИОЗ/Д70; Южное Приморье, с. Раковка, верхняя часть энзийского яруса.

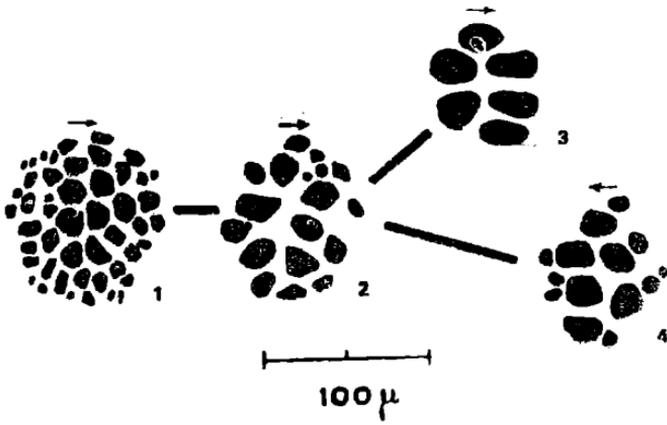


Рис. 7

дась, то процесс может быть охарактеризован как результат количественных филогенетических изменений органа (Северцов, 1949).

В процессе эволюции проходили следующие морфологические изменения отпечатка:

1. Уменьшение размеров и числа периферических пятен и усиление константной группы.

2. Преобразование константной группы посредством:

а) удлинения пятен C_1-C_3 в продольном направлении

б) выдвигания вперед пятна C_2 , в связи с чем происходило выпрямление или даже изгибание вперед дуги C_1-C_3 .

Изменение (1) проявлялось наиболее часто; оно обнаруживается у большинства хеальдиид мезозоя.

Изменения (2) проявлялись, по-видимому, редко. В сочетании с максимальным проявлением (1) они приводили к образованию отпечатков типа *Healdiidae* gen. C (рис. 6, 9).

Сравнительный ряд (рис. 7) дает некоторое представление о направлениях эволюции отпечатка хеальдиид (см.

Рис. 7. Сравнительный ряд, дающий представление о направлениях эволюции отпечатков аддуктора хеальдиид. 1 - *Healdia* sp.: экз. № IIIO/ДI/I, Днепровско-Донецкая впадина, средний карбон, московский ярус; 2 - *Healdia zharnikovae* sp. n.: экз. № II03/ДI; 3 - *Healdiidae* gen. O: экз. № II03/Д69; 2-3 - Южное Приморье, о. Раковка, верхняя часть амурьского яруса; 4 - *Ogmocopa? ornata* Gerke et Lev: экз. № 42I/9, правая сторона с внутренней стороны в проходящем свете, Нордвик, лейаб.

также Gründel, 1964a, 1968). Как далеко зягла эта эволюция и какое место зяняли формы с полностью редуцированными периферическими пятнами - судить трудно из-за немногочисленных данных. Формы *Healdiidae* gen. A, H. gen. B, H. gen. C имеются только в одном экземпляре каждая; как часто подобные структуры встречаются в лейасе нам неизвестно; неясно также связаны ли они общностью происхождения или, напротив, возникали независимо и неоднократно. Пока неизвестно как продолжалась эта эволюция в доггере, в отложениях которого в Средней Азии недавно также были обнаружены представители хеальдиид (Масумов, 1968).

Отсутствие данных об онтогенезе отпечатка хеальдиид не позволяет высказаться сколько-нибудь определенно о типе филогенетических изменений этого органа. Тем не менее единичные пока факты (рис. 2, I, II) и, главным образом, характер строения отпечатка наводит на мысль, что в онтогенезе первыми закладывались внутренние пятна. Это, а также особенности процесса - усиление в ходе эволюции внутренних пятен и филогенетическая редукция периферических пятен - позволяет думать, что личиночная внутренняя группа все более переходила во взрослое состояние, принимая на себя основную функцию. По-видимому, здесь мы встречаемся с явлением аналогичным описанному нами у кавеллинид-цитереллид (Грамм, 1970)^I.

^I Высказанное предположение находит подтверждение в данных Gründel (Gründel J. 1969. Die Ausbildung der Muskelnarben an liassischen Vertretern der Healdiidae (Ostgac.). Freib. Forsch. - N., 0256: 47-63; статья получена после завершения настоящей работы); автор показывает, что в онтогенезе первыми появлялись внутренние пятна и что процессы онтогенеза и филогенеза протекали во взаимно противоположных направлениях ("Proterogenese i. S. Schindewolf's": 57).

Изложенные представления об эволюции хвалдинного аддуктора, основанные главным образом на фактах, полученных по триасу, в лучшем случае намечают какие-то направления этой эволюции. Необходимо подчеркнуть, что большая часть эволюционного пути, приходящаяся на палеозой, нам почти неизвестна и нуждается в изучении, иначе все наши построения будут иметь только умозрительный характер.

Соотношения отпечатков аддуктора
хвалдинид и кавеллинид

Выше было показано, что эволюция отпечатка хвалдинид шла путем усиления внутренних пятен и редукции периферических, т.е. по типу одновременно центральных (прогрессивных) и периферических (регрессивных) изменений.

У кавеллинид, как показывают полученные нами для триаса факты (Грамм, 1968, 1969в), эволюция протекала путем усиления первых двух рядов пятен и редукции задних, т.е. процесс поступательно, последовательно сдвигался вперед в краевую часть отпечатка.

Это совершенно различные типы изменений. Конечные их результаты также различны. Эволюция кавеллинидного отпечатка приводит к цитереллидному; эволюция отпечатка хвалдинид приводит к специфической константной группе, не имеющей ничего общего с цитереллидной. Морфологически и генетически это разные группы отпечатков. Это заставляет предполагать, что уже в девонских (силурийских?) отпечатках скрыты серьезные различия, проявляющиеся в ходе развития. Эти различия заметны в карбоне. Вопрос этот нуждается в тщательном изучении на палеозойском материале.

Принципиально несходные структуры отпечатков хвалдинид и кавеллинид представляют результат независимого развития одного и того же органа - аддуктора - и в этом смысле они могут рассматриваться как гомологии в том понимании, какое вкладывают в этот термин И.И.Шмальгун-

зон (1947) и А.Ремане (Remane, 1961). О независимом развитии свидетельствует также анализ этих структур с точки зрения основных критериев гомологии А.Ремане (Грамм, 1969).

Систематическая принадлежность Healdiidae

Высказанные в предыдущем разделе соображения приводят нас к выводу, что объединение хеальдиид с кавеллинидами на основе сходства отпечатков или на основе превращения хеальдиидного отпечатка в двухрядный цитереллидный вряд ли приемлемо; в основу кладутся лишь внешне сходные явления, хотя за якобы одинаковой формой скрываются совершенно разные типы развития.

Мы принимаем точку зрения М.И.Мандельштам и Е.Н.Положеновой ("Основы палеонтологии", 1960) о необходимости включения Cavellinidae в подотряд Platysora. При этом мы признаем, что цитереллиды являются потомками кавеллинид (Грамм, 1968, 1969б, в, 1970) и, следовательно, вертикальная классификация этих групп, основанная на родственных отношениях, вполне возможна.

Вместе с тем мы полагаем, что Healdiidae должны быть выделены из состава Rodosora. Свообразное строение их отпечатка и особенно внутренней группы пятен, а также те морфологические отличия, на которые указал И.Г. Зон (Zon, 1965) приводят к выводу о целесообразности включения их в особый подотряд Metasora. К этому мнению, хотя и с различных позиций, склоняется ряд авторов (Adamczak, 1967; Blumenstengel, 1965; Gründel, 1967, 1968; Knüpfel, 1967; McKenzie, 1967; Szczechura and Blaszyk, 1968; Грамм, 1969а).

Замечания к диагностике Healdiacea

Вопрос об объеме подотряда Metasora Sylvester-Bradley, 1961 является сложным и трудным. В настоящее время

имеется по крайней мере три существенно различающихся диагноза этого подотряда (Sylvester-Bradley, 1961 in *Treatise...*; Adamczak, 1967; Gründel, 1967). Диагноз Адемчека, ограничивающий круг признаков характерных для подотряда (остракоды "без обызвествленной внутренней пластинки; внутренний свободный край снабжен задерживающими валиками - stop-ridges- или контактными желобком; замочная структура трехэлементная или упрощенная. Мускульное поле содержит много пятен"; Adamczak, 1967 : 467) представляется наиболее приемлемым.

Можно также согласиться с Адемчаком (Adamczak, 1967), указывающим в надсемействе *Healdiacea* только одно семейство *Healdiidae*.

Для надсемейства *Healdiacea* Harlton, 1933, может быть предложен следующий диагноз: остракоды с большей левой створкой, с ребрами и шипами в задней части или гледице, без обызвествленной внутренней пластинки; внутренний свободный край с контактными желобком; замочная структура упрощенная или трехэлементная; отпечаток аддуктора на периферической (подвергающейся редукции) и специфической внутренней групп пятен.

Отпечаток аддуктора при этом мы рассматриваем как признак высокого систематического ранга. Его значение подчеркивал А.В.Швейер (1949). Отпечаток относится к той категории морфологических признаков, которые, несмотря на испытываемые ими изменения во времени, "оставались сравнительно устойчивыми в ходе эволюции, хотя другие изменялись и эти устойчивые признаки могут быть использованы в качестве меры сходства; они пригодны для избрания их "такообязательными" в эволюционной классификации" (Sylvester-Bradley, 1962: 120). Исходя из этого, при отнесении тех или иных форм к *Healdiacea* мы придаем отпечатку аддуктора решающее значение.

При этом следует подчеркнуть, что последний не может рассматриваться только как скопление пятен, т.к. в подобном случае этот важный таксономический признак приобрета-

от чисто формальный характер. Достаточно напомнить роды *Berobicula* Posner, 1951, *Placidea* Schneider, 1956, *Jenningsina* Corryel et Malkin, 1936, *Darwinula* Brady et Robertson, 1885, которые на основании только этого признака в той или иной степени сближаются с *Nealidiidae* ("Основы палеонтологии", 1960; "Treatise..." 1961).

Хеальдиидный отпечаток представляет сложную структуру с вполне определенным типом строения, развивающуюся в определенном направлении. К сожалению, наши знания об этом отпечатке весьма недостаточны и не уходят дальше середины карбона. Однако и то, что, известно, позволяет предполагать, что и докарбоновые отпечатки обладали особым типом строения. Вероятно и в некоторых других группах подокопид именно тип строения отпечатков их ранних представителей определял их дальнейшую структуру.

Существенное значение имеет степень гомологичности отдельных элементов сравниваемых органов (Смирнов, 1959). В различных группах подокопид степень гомологичности отдельных элементов сравниваемых отпечатков может быть весьма различной. Наибольшего значения она достигает у *Cytheregastera*, где зачастую без всяких затруднений гомологизируются все пятна на обеих отворках одной раковины, на створках одного вида, рода, семейства. У *Platysora* чаще возможно гомологизировать отдельные ряды. У *Nealidiacea* степень гомологичности особенно велика у мезозойских представителей, у которых уверенно гомологизируются отдельные пятна константной группы (Грамм, 1969в).

Подобный взгляд на отпечаток аддуктора *Nealidiacea* вынуждает нас признать неприемлемым отнесение к этому надсемейству упомянутых представителей *Saipanetta* и *Cardobairdia*. Отпечатки аддуктора действительно представляют скопление пятен, однако не обладают характерным хеальдиидным строением. При сравнении отпечатков *Saipanetta tumida* и *Cardobairdia balcombensis* (McKenzie, 1967, рис. 3) с отпечатком триасовых хеальдиид устанавливается

только гомология I степени. Для этих форм вряд ли можно предположить возврат к древнему типу отпечатка хвалльид, или, напротив, сохранение последнего и одновременно выработку дубликатуры и замка меродонтного типа. Вероятнее всего это особая ветвь *Podosorida*.

Серьезное значение имеет вопрос о внутренней пластинке. Исследованиями Э.Трибеля установлено, что *Healdiidae* (род *Ogmosoncha*) обладают наиболее примитивным типом внутренней пластинки (Morkhoven, 1963). Это же наблюдается и у *Cytherellidae*. При наличии такой пластинки совершенно не выражены зона сращения, линия сращения и внутренний край.

Очень важные находки сделаны в девоне Тюрингии, где встречены кремнедые *Marginohealdia marginata* (Blumentengel, 1965) и *Healdia vetusta* (Zagora, 1967), обладающие внутренней пластинкой.

У *Healdia vetusta* (ранний девон) на обоих концах хорошо развита внутренняя пластинка, в ее замочном крае и на свободном крае можно различить контактный желобок. Основным признаком, определившим родовую принадлежность, явилась, по-видимому, форма и особенно присутствие двух шипов в задней части. Отпечаток аддуктора неизвестен (Zagora, 1967). Здесь также нет уверенности в принадлежности к *Healdiidae*; шипы в задней части могли возникнуть конвергентно, что наблюдается, например, у рода *Parahealdia* Coryell et Cuskey, 1934 (ранний девон), систематическое положение которого не ясно, в связи с чем его относят то к клодеонеллокопинам ("Treatise...", 1961), то к *Cytherellidae* (Laudin, 1968).

Таким образом, в одних случаях при наличии внутренней пластинки известен отпечаток, не имеющий ничего общего с хвалльидными (*Saracobaia*, *Saipanetta*). В других - при наличии внутренней пластинки отсутствуют какие-либо сведения об отпечатке (*Healdia vetusta*). Все это заставляет высказаться за необходимость проявления осторожности в классификации этих форм.

Нельзя не признать, что сейчас наступил своего рода

кризис в отношении выяснения систематического положения ряда групп. В части *Nealdiidae* он преодолен путем выделения их в отдельный подотряд *Metascora*. Значит ли это, что в этот же подотряд должны быть включены *Condracyprie*, *Ranapeltis*, *Ossalittidae*, *Xrauselidae* и другие группы, для которых основным соображением нередко является неопределенность их положения? Исключение из *Metascora* кавеллинид и рода *Robsoniella* является убедительным доказательством допущенного в свое время искусственного объединения чуждых друг другу, неродственных форм. По-видимому, предстоит еще длительные исследования, в ходе которых, на основе анализа взаимоотношений формы раковины, отпечатка аддуктора, внутренней пластинки и замка будет уточняться состав *Metascora*.

Имеющиеся факты о соотношении кавеллинидного отпечатка и краевых структур позволяют думать, что *Nealdiacea* свойственна только примитивная пластинка подобная той, которая наблюдается у *Ogmosoncha*.

Заметим в заключение, что отпечаток аддуктора, как признак связанный с внутренним органом самого животного, несущий такую жизненно-важную функцию как замыкание раковины, заслуживает серьезного исследования как с точки зрения его морфологии, так и его исторического и индивидуального развития. В этом отношении отпечаток аддуктора некоторых групп подокопид скрывает большие возможности. Очень важно выяснение типов развития отпечатков. При этом огромное значение должно иметь изучение онтогенеза отпечатков. Можно надеяться, что разумное использование результатов детальных исследований отпечатков, как достаточно устойчивого признака высокого систематического ранга (таксобазис), даст возможность выявлять роль конвергенций в развитии других признаков раковин, более связанных с внешней средой и сильнее подвергавшихся ее воздействию. Вполне понятно, что для этого необходима большая работа с привлечением обширных материалов.

Систематическая часть

Ниже приводится описание представителей хевльдиид из триасовых отложений Южного Приморья. Коллекция под номерами II03 и II06 хранится в Дальневосточном геологическом институте (ДВГИ), г. Владивосток.

Сокращения приняты в тексте и в объяснениях к таблицам:

- Р - раковина
- ПС - правая створка
- ЛС - левая створка

ОТРЯД PODOCOPIDA

ПОДОТРЯД METASOPA SYLVESTER-BRADLEY, 1961

НАДСЕМЕЙСТВО HEALDIACEA HAMILTON, 1933

СЕМЕЙСТВО HEALDIIDAE HAMILTON, 1933

Род *Healdia* Roundy, 1926

К этому роду мы относим хевльдиид, обладающих хорошо выраженными более или менее вертикальным ребром в задней части створок или шипиком (бугорком) в заднебершной части ПС.

Healdia zharnikovae Gramm, sp. n.

Табл. УП, фиг. I

Healdia sp. 1. Gramm, 1969a, рис. 4a-в, з-к.

Вид назван в честь Н.К. Жерниковой.

Г о л о т и п - ДВГИ № II03/Д1; целая раковина; Приморский край, с. Раковка; средний триас, верхняя часть анзвийского яруса.

О п и с а н и е. Раковина небольших размеров, удлинено-овальная с наибольшей высотой посредине. Со спинной стороны ледьевидная, умеренно выпуклая с наибольшей толли-

ной в задней трети. ЛС больше ПС и охватывает ее по всей периферии. Оба конца одинаковой высоты, равномерно закругленные, плавно переходящие в спинной и брюшной края. Спинной край полого арковидно выгнутый; брюшной - почти прямой, едва заметно вогнутый посередине. В задней части створок имеется наклонное S-образное ребро. Поверхность створок гладкая. Отпечаток аддуктора типичный для триасовых *Healdia* и состоит из периферической и константной групп (рис. 2, I-5); общее количество пятен колеблется в пределах 14-18; хорошо выделяется константная группа, состоящая из двух дугообразных рядов по три пятна. Внутреннее строение (замок, свободный край) наблюдать не удалось.

Размеры, мк:

Коллекционный номер	Длина	Высота	Толщина раковины
Голотип, экз. № II03/Д1, P	500	300	275
Экз. № II03/Д37/1, P	375	245	200
Экз. № II03/Д7, P	425	-	-
Экз. № II03/Д37/2, P	437	275	250
Экз. № II03/Д4, P	455	-	-
Экз. № II03/Д9, P	490	275	275

С р а в н е н и е и з м е ч а н и я. От типового вида данного рода - *H. simplex* Roundy - описываемый вид существенно отличается своими очертаниями, почти прямым брюшным краем, полого арковидным, а не угловатым спинным краем и S-образно выгнутым ребром. От типичных палеозойских *Healdia* новый вид отличается строением мускульного отпечатка. Среди триасовых представителей этого рода наиболее близка форме описываемая ниже как *H. sp.* 4 из Коркаменки, обладающая, однако, более выгнутым спинным краем и менее наклоненным ребром, расположенным к тому же ближе к заднему концу, а также параллельным положением створок при рассматривании со спинной стороны. Лейасовая *H. telata* (Drexler, 1959; стр. 507, табл. 21, фиг. 6, табл. 25, фиг. 5-8) отличается большей изогнутостью перед-

него конце и хорошо выраженным шипом, которым заканчивается ребро в заднебрюшном углу. Внешне очень близок лейсесовый вид *Pseudohelidia* (*Ledahia*) *septenaria* Gründel, отличающийся тем не менее отсутствием "входящего угла" в задней половине спинного края и строением отпечатка эддуктора, в котором (Gründel, 1964a, таблица, фиг. 4) почти полностью редуцирована периферическая группа.

Р а з о п р о с т р а н е н и е. Средний триас, верхняя часть эвразийского яруса; Южное Приморье, с. Раковка.

М а т е р и а л. Семь *P* различной степени сохранности; отпечатки эддуктора наблюдаются почти на всех экземплярах. Одно ядро.

Helidia sp. 3

Табл. УП, фиг. 2

Helidia sp. 3. Грамм, 1969, рис. 4г-д, л.

О п и с а н и е. Раковина средних размеров с поврежденной правой створкой, толстостенная, неровностворчатая - ЛС больше ПС. Наибольшая высота в средней части *P*. Со спинной стороны ледьевидная с более притупленной короткой задней частью; умеренно-выпуклая с наибольшей выпуклостью в задней трети. Передний конец немного ниже заднего; оба конца широко закруглены. Спинной край полого арковидный со слегка более круто наклоненной передней ветвью. Брюшной край прямой. Поверхность створок гладкая; только близ заднего конца имеется вертикальное ребро, изгибающееся вперед в спинной части и назад в заднебрюшном углу.

Замок и строение свободного края наблюдать не удалось. Отпечаток эддуктора (рис. 2, 2) с периферической и коготчатой группами; в последней шесть крупных пятен, расположенных двумя изогнутыми назад дугами; крупное пятно, находящееся ниже пятен C_3-C_6 , относится к периферической группе; имеется фронтальное пятно.

Размеры, мм:

Экз. № II03/Д34 Длина 600 Высота 400 Толщина 325

З а м е ч а н и я. Данная форма отличается от остальных представителей *Nealdia*, обладающих вертикальным ребром, крупными размерами отпечатка аддуктора. Наличие одного лишь экземпляра не позволяет выделить ее как самостоятельный вид.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний триас, верхняя часть анизийского яруса; Южное Приморье, с. Раковка.

М а т е р и а л. Поврежденная P.

Nealdia sp. 4

Табл. УП, фиг. 3

О п и с а н и е. Раковина небольшого размера, впереди поврежденная, удлинненно-овальных очертаний, неравностворчатая - ДС больше ПС. Наибольшая высота в средней части. Со спинной стороны слабо выпуклая с параллельными боковыми сторонами, приостренным передним концом и притупленным задним. Передний конец выше заднего. Спинной край полого арковидный; брюшной прямой. Поверхность створок гладкая; близ заднего конца имеется вертикальное S-образное ребро.

Замок и строение свободного края наблюдать не удалось. Отпечаток аддуктора (рис. 2, 8) из периферической и константной групп; последняя состоит из шести пятен, причем пятно C₁-C₃ удлиненные, наклонены вниз.

Размеры, мм:

Экз. № II06/Д1 Длина 465 Высота 310 Толщина 225

З а м е ч а н и я. Вполне возможно, что данная форма принадлежит новому виду.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний триас; Приморский край (Южный Сихотэ-Алинь), Лазовский район, с. Коркаменка.

М а т е р и а л . Поврежденная Р.

Nealdia unitumulata Gramm, sp. n.

Табл. УП, фиг. 5

Название вида *unitumulata* лат. - с одним бугорком.

Г о л о т и п - ДВГИ № П103/Д23; целая раковина; Приморский край, с. Раковка; средний триас, верхняя часть азиатского яруса.

О п и с а н и е. Раковины небольших размеров, удлинненно-овальных очертаний, неравностворчатые - ЛС больше ПС и охватывает последнюю по всей периферии. Наибольшая высота в средней части. Со спинной стороны ледьевидная, с более притупленным и округленным задним концом, умеренно выпуклая; наибольшая выпуклость несколько позади середины. Передний конец немного выше заднего, закругленный. Задний край полого-арковидный; брюшной - прямой. Поверхность створок гладкая; только в задне-брюшной части ПС, нависающей в этом месте над ЛС, имеется небольшой вздутый бугорок.

Замок и строение свободного края наблюдать не удалось. Отпечаток аддуктора (рис. 2, П1-П3) из периферической и константной групп; число пятен от П2 до П8; константная группа состоит из шести крупных пятен, расположенных двумя дугообразно изогнутыми рядами.

Размеры, мм:

Коллекционный номер	Длина	Высота	Толщина
Голотип, экз. № П103/Д23, Р	490	325	237
Экз. № П103/Д30, Р	400	-	180
Экз. № П103/Д38, Р	475	300	225

С р а в н е н и е. Из приморских триасовых представителей рода *Nealdia* также обладающих одним бугорком в заднебрюшной части ПС, к описываемому виду относительно близка Н. зр.6, отличающаяся равномерно изогнутым спинным краем, меньшей скошенностью заднего конца, отсутстви-

ем нависания заднебрюшной части ПС над ЛС.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний триас, верхняя часть анизийского яруса; Приморский край, с. Раковка.

М а т е р и а л. Пять Р различной сохранности.

Nealdia sp.6

Табл. УШ, фиг. I

О п и с а н и е. Раковина небольших размеров, овальная, неравностворчатая - ЛС больше ПС и охватывает ее по всей периферии, за исключением верхней части переднего конца, где обе створки соприкасаются. Наибольшая высота поперечине. Со спинной стороны ладьевидная с притупленной задней частью, умеренно и равномерно выпуклая; небольшая выпуклость примерно в средней части. Передний конец немного ниже заднего, закругленный; задний конец ПС равномерно закругленный, ЛС - немного спрямлен. Спинной край полого и равномерно выгнут; брюшной в ПС посредине слегка вогнут, в ЛС - прямой. Поверхность створок гладкая; в заднебрюшной части ПС имеется маленький шпик.

Замок и строение свободного края наблюдать не удалось. Отпечаток аддуктора (рис. 2, 14) из периферической и константной групп; общее число пятен 18; константная группа состоит из шести крупных пятен, образующих две слегка наклоненных вперед ряда; имеется фронтальная группа, состоящая из двух небольших пятен.

Размеры, мк:

Экз. № П103/Д71, Р Длина 500 Высота 325 Толщина 250

С р а в н е н и е. См. *N. unistumulata* sp. n.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний триас, верхняя часть анизийского яруса; Приморский край, с. Раковка.

М а т е р и а л. Поврежденная Р.

Nealdia sp.7

Табл. УП, фиг. 6

О п и с а н и е. Раковина небольших размеров, овальная. ЛС больше ПС. Наибольшая высота посередине. Со спинной стороны ладьевидная с приостренными концами, умеренно-выпуклая; наибольшая выпуклость в задней трети. Оба конца одинаковой высоты, закругленные. Спинной край выгнутый с угловатым перегибом; брюшной также выгнутый, в средней части прямой. Поверхность створок гладкая; в заднебрюшной части ПС имеется маленький шипик.

Замок и строение внутреннего края наблюдать не удалось. Отпечаток аддуктора состоит из периферической и константной групп.

Размеры, мк:

Коллекционный номер	Длина	Высота	Толщина
Экз. № II06/Д15, P	500	325	250
Экз. № II06/Д8, P	545	340	275

С р а в н е н и е. От описанной в этой же работе Н. sp. 6 отличается резче изогнутыми концами, угловатым изгибом спинного края и выгнутым брюшным краем.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний триас; Приморский край (Южный Сихотэ-Алинь), Лазовский район, с. Коркаменка.

М а т е р и а л. Два поврежденные P из скалистого выступа песчанистого известняка в левом борту безымянного притока р. Судаухе в 5км южнее с. Коркаменка.

Nealdia sp.8

Табл. УШ, фиг. 2

О п и с а н и е. Имеется одна ПС средних размеров, овальная, умеренно выпуклая. Оба конца равномерно закруг-

лены; передний немного ниже заднего. Спинной край полого арковидно выгнутый; его задняя ветвь несколько более круто наклонена. Брюшной край едва заметно выгнут. Поверхность гладкая; в заднебрюшном углу имеется небольшой шип.

Замок, строение свободного края и отпечаток эддуктора наблюдать не удалось.

Размеры, мк:

Экз. № II06/Д10

Длина 650

Высота 375

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний триас; Приморский край (Южный Сихотэ-Алинь), Лазовский район, с. Коркамка.

Род *Vuthosyrroidea* Stewart et Hendrix, 1945

Vuthosyrroidea ? sp.

Табл. УП, фиг. 4

О п и с а н и е. Имеется одна ЛС средних размеров, удлиненно овальная. Наибольшая высота в средней части. Оба конца закруглены; передний ниже заднего. Спинной край полого арковидный; брюшной - прямой. Поверхность гладкая; в задней трети от спинного края к брюшному протягивается ребро выгнутое в сторону переднего конца.

Замок и свободный край наблюдать не удалось. Отпечаток эддуктора типичный для хелльидид, состоящий из периферической и константной групп.

Размеры, мк:

Экз. № II06/Д29

Длина 600

Высота 340

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний триас; Приморский край (Южный Сихотэ-Алинь). Лазовский район, с. Коркамка.

Род *Ogmosconchella* Gründel, 1964

Типовой вид *Healdia aspinata* Drexler, 1958.

И. Грюндель дает следующий диагноз рода: "Раковина огмоконхоподобной формы без шипов и вертикального ребра в задней части. Замок как у *Healdia*. Поле муокула замкнателя содержит семь больших перисто расположенных пятен, окруженных несколькими меньшими пятнами" (Gründel, 1964a: 470).

З а м е ч а н и я. К роду *Ogmosconchella* с определенным сомнением мы относим виды *O. ? bogatchovi* sp. n. и *O. ? aladatovi* sp. n. Замок нам не удалось наблюдать, поскольку в нашем материале имеются только закрытые раковины или створки на породе. Изображение отпечатка аддуктора *O. aspinata* (Drexler), приведенное Грюнделем (Gründel, 1964a, таблица, фиг.7) схематично, но, в общем, отвечает нашим представлениям о строении аддуктора триасовых и юрских хеальдиид; константная группа здесь также насчитывает шесть пятен. Вообще же следует заметить, что диагностика и разделение гладких форм хеальдиид на уровне рода ставит серьезные затруднения перед исследователями особенно в тех случаях, когда в их распоряжении имеются только закрытые Р и, следовательно, общее количество признаков существенно уменьшается.

Ogmosconchella? bogatchovi Gramm, sp. n.

Табл. VIII, фиг. 3-5; табл. IX, фиг. 5

Вид назван в честь выдающегося палеонтолога Владимира Владимировича Богачева.

Г о л о т и п - ДВГМ № ПЮЗ/Д62/4; целая раковина; Приморский край, с. Раковка; средний триас, верхняя часть анизийского яруса.

О п и с а н и е. Раковина небольших размеров, овальная с наибольшей высотой посередине. Со спинной стороны

кадземидная с более пристроенным передним концом, или удлиненно-овальная; средней выпуклости, с наибольшей толщиной несколько позади середины. ЛС больше ПС и охватывает ее по всей периферии. Передний конец ниже заднего, в верхней части скошен; задний конец более широко закругленный, в нижней части иногда скошен. Спинной край выгнутый с угловатым перегибом в средней части; передняя ветвь более круто наклонена. Брюшной край прямой. Поверхность Р гладкая.

Замок в строение свободного края наблюдать не удалось. Отпечаток аддуктора (рис. 4, I-II; рис. 5, I-7) типичный для триасовых кеальмид и состоит из периферической и константной групп; в последней шесть пятен, образующих две выгнутых назад дуги. Общее количество пятен в отпечатке колеблется от 13 до 21.

Размеры, мк:

Коллекционный номер	Длина	Высота	Толщина
Голотип № II03/Д62/4, Р	470	300	250
Экз. № II03/Д22, Р	425	255	225
Экз. № II03/Д63/3, Р	450	265	200
Экз. № II03/Д63/5, Р	475	320	250
Экз. № II03/Д61/3, Р	500	325	260
Экз. № II03/Д80, Р	500	325	260
Экз. № II03/Д62/3, Р	520	320	260

Изменчивость, половой диморфизм. Индивидуальная изменчивость выражается в колебаниях очертаний раковин, в несколько меняющемся перегибе спинного края, в различной степени выпрямленности брюшного края, который иногда может быть слабо выгнутым, в различной округленности заднего конца. Убедительные доказательства полового диморфизма неизвестны; тем не менее заслуживает внимания заметная пристроенность задней трети (при рассмотривании со спинной стороны) у одних Р (табл. УИ, фиг. 3в, 4б) и ее приплюснутость и закруглен-

ность у других (табл. УШ, фиг. 56). Вполне вероятно, что последние принадлежат самкам.

С р а в н е н и е. Принадлежащий к этому же роду вид *O. ? aladatovi* sp. n. отличается примерно одинаковой высотой концов, преимущественно арковидным спинным краем и меньшей выпуклостью. Описываемый вид несколько сходен с видом *O. aspinata* (Drexler), из юрских отложений Германии (Gründel, 1964a, таблица, фиг. 6); отличие заключается в большей симметричности спинного края и примерно одинаковой высоте концов у *O. aspinata*; от экземпляров, изображенных автором вида (Drexler, 1958, табл. 21, фиг. 5, табл. 25, фиг. 1-4) *O. ? bogatchovi* отличается большей удлинённостью.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний триас, верхняя часть анзисийского яруса; Приморский край, с. Раковка.

М а т е р и а л. Более 20 Р хорошей и удовлетворительной сохранности.

Ogmocoenchella? aladatovi Gramm sp. n.

Табл. IX, фиг. 1-3, 6

Вид назван в честь известного геолога-нефтяника Георгия Матвеевича Аладатова, изучавшего триасовые отложения Западного Предкавказья.

Г о л о т и п - ДВГИ № ПЮ6/Д17/2; целая раковина; Приморский край, Южный Сихотэ-Алинь, с. Коркаменка; средний триас.

О п и с а н и е. Раковина небольших размеров, бобовидная. Со спинной стороны удлинённо-овальная с более вытянутым передним концом, слабо выпуклая с наибольшей толщиной немного позади середины. ЛС больше ПС и равномерно охватывает ее по всей периферии. Оба конца примерно равной высоты; передний равномерно закруглен, задний слегка скошен в нижней части. Спинной край полого арковидно выгнут. Брюшной край в ПС прямой или очень слабо вогнутый; в ЛС - слегка выгнутый. Оба края плавно сли-

ваются с концами раковин. Поверхность гладкая.

Замок и строение свободного края наблюдать не удалось. Отпечаток аддуктора (рис. 5, 8-14) типичный для триасовых хвалльид, состоит из периферической и константной групп; в последней шесть пятен, расположенных двумя выгнутыми назад дугами. Общее количество пятен от 15 до 22, по чаще равно 15, 16.

Размеры, мк:

Коллекционный номер	Длина	Высота	Толщина
Голотип № II06/Д17/2, P	470	300	225
Экз. № II06/Д17/1, P	500	325	250
Экз. № II06/Д5, P	500	325	250
Экз. № II06/Д9/1, P	475	300	230
Экз. № II06/Д9/2, P	485	325	250
Экз. № II06/Д9/3, P	450	285	225
Экз. № II06/Д14/P	505	330	255
Экз. № II06/Д21, P	462	300	230
Экз. № II06/Д22, P	450	287	225
Экз. № II06/Д25, P	500	325	255
Экз. № II06/Д34, P	500	300	230
Экз. № II06/Д37, P	400	250	200

Изменчивость, онтогенез. Индивидуальная изменчивость выражается в колебаниях удлиненности, выпуклости, а также в изменчивости отпечатка аддуктора (изменения количества пятен и их формы). Для суждения об индивидуальном развитии данных очень мало; имеющаяся в коллекции P личинки поздней стадии (табл. IX, фиг. 3) вполне сходна с взрослыми особями.

Сравнение с замечания. Отличия от *O. bogatchevi* sp. n. указаны при описании последнего вида. С *O. aladacovi* sp. n. отчасти сходна форма из Раковского местонахождения, которую мы обозначаем как *O. ?* sp. (ex gr. *aladacovi*), отличающаяся в основном большей удлиненностью и более низким передним концом (табл. IX,

фиг. 4).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний триас; Приморский край (Южный Сихотэ-Алинь), Лазовский район, с. Коркаменка.

М а т е р и а л. 19 Р хорошей и удовлетворительной сохранности из местонахождения в 5 км южнее о. Коркаменки (левый безымянный приток р. Судзухе, скалистый выступ известняка в левом борту долины).

Род *Labratella* Gramm, gen. n.

Название рода от *labrum* лат. - губа (имеется в виду губовидный отворот верхней части переднего конца ПС).

Т и п о в о й в и д - *Labratella ussuriensis* sp. n. Приморский край, с. Раковка.

Д и а г н о з. *Nealidiidae* овальные с мозолевидным утолщением в верхней части переднего конца ПС, напоминающим губовидный отворот; отпечаток аддуктора из периферической группы и константной группы, состоящей из шести пятен, расположенных двумя изогнутыми назад дугами.

В и д о в о й с о с т а в. Два вида (кроме типового вида еще *L. burgi* sp. n. из среднего триаса близ о. Коркаменка).

С р а в н е н и е. Основным отличием от рода *Nealdia* Roundy, 1926 является отсутствие вертикального или изогнутого ребра и шипов в задней части раковины. От родов *Ogmosconchella* Gründel, 1964 и *Nealdianella* Rozner, 1951 описываемый род отличается присутствием мозолевидного утолщения в верхней части переднего конца ПС.

Labratella ussuriensis Gramm, sp. n.

Табл. X, фиг. 4-6, табл. XI, фиг. I

Видовое название от Уссурийского края.

Г о л о т и п - ДВИ № 1103/ДЗ; целая раковина; Приморский край, с. Раковка; средний триас, верхняя часть амизийского яруса.

О п и с а н и е. Раковины небольших размеров, округлые и овальные; ЛС больше и охватывает ПС; наименьший охват на переднем конце. Со спинной стороны ладьевидные, впереди более приостренные; умеренно выпуклые с наибольшей выпуклостью в средней части. Оба конца примерно одинаковой высоты; передний более равномерно закруглен и незаметно переходит в спинной и брюшной края. Задний конец ПС иногда в средней части спрямлен и соединяется с краями через округленно-угловатые перегибы. Спинной край арковидно изогнутый, у ЛС гребневидный; брюшной слегка выгнутый. Поверхность створок гладкая. На ЛС ниже спинного края иногда заметна продольная пологая депрессия. На ПС в верхней части переднего конца имеется мозолевидное утолщение и в этом месте створка как бы губовидно отвернута или выступает дальше конца ЛС. Очень редко на гребне спинного края ЛС присутствует единичные шипики (табл. X, фиг. 6).

Детали внутреннего строения неизвестны. Отпечаток аддуктора (рис. 3, 4-8; рис. 6, 10) характерен для триасовых представителей семейства и состоит из внутренней группы, насчитывающей шесть крупных пятен, и периферической группы мелких пятен; общее количество пятен меняется от 16 до 21.

Размеры, мк:

Коллекционный номер	Длина	Высота	Толщина
Голотип экз. № П103/Д3, Р	425	300	225
Экз. № П103/Д17, Р	425	275	200
Экз. № П103/Д16, Р	437	275	200
Экз. № П103/Д26, Р	412	275	225
Экз. № П103/Д39, Р	450	275	200
Экз. № П103/Д14, Р	500	325	250

И з м е н ч и в о с т ь. Индивидуальная изменчивость весьма значительна и выражается в различной степени удлинённости раковин и их выпуклости, в отчетливости мозолевидного утолщения на переднем конце ПС. Изменчив

также характер спинного края ЛС: меняется степень его вогнутости; иногда он явно гребневидный с довольно значительной высотой гребней (расстояние от сгиба до замочного края) и в этом случае на поверхности ЛС присутствует продольная депрессия (табл. X, фиг. 4б, в, д, 5б); иногда спинной край ЛС вазубрен (табл. X, фиг. 6). У отпечатков аддуктора меняется конфигурация отдельных пятен, их размеры, взаиморасположение, а также количество периферических пятен; в константной группе пятна иногда расположены не в виде выгнутых назад дуг, а образуют наклоненную вперед двухрядную группу (рис. 3, 8).

С р а в н е н и е. От другого представителя данного рода *L. buryi* sp. n. описываемый вид отличается гребневидным характером спинного края ЛС, наличием продольной депрессии в спинной части ЛС и слабой вогнутостью брюшного края ЛС. К *L. ussuriensis* довольно близки формы *L. sp. 1* (табл. XI, фиг. 2) и *L. sp. 2* (табл. XI, фиг. 3), у которых отсутствует продольная депрессия.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний триас, верхняя часть анзийского яруса; Приморский край, с. Раковна.

М а т е р и а л. Девять Р хорошей и удовлетворительной сохранности.

Labratella buryi Gramm, sp. n.

Табл. X, фиг. 1-3

Вид назван в честь геолога И.В. Бурия.

Г о л о т и п ДВИГ - № ПЮ6/ДЗЗ; целая раковина; Приморский край, Южный Сихотэ-Алинь, с. Коркаменка; средний триас.

О п и с а н и е. Раковины средних размеров, овальные. ЛС больше ПС и охватывает последнюю почти по всей периферии за исключением верхней части переднего конца. Со спинной стороны ладьевидные, впереди более приостренные; умеренно выпуклые с наибольшей выпуклостью в средней части. Передний конец чуть ниже заднего или такой же высоты, на ЛС иногда резко закругленный. Спинной край дугообразно

выгнутый. Брюшной край прямой. Поверхность створок гладкая. На ПС в верхней части переднего конца наблюдается мозолевидное утолщение; в этом месте створка как бы губовидно отвернута или перекрывает соответствующую часть ЛС.

Детали внутреннего строения неизвестны. Отпечаток аддуктора (рис. 3, 1-3) характерен для триасовых представителей семейства и состоит из внутренней группы с отчетливо выделяющимися шестью крупными пятнами и периферической группы более мелких пятен; общее число пятен меняется от 16 до 23.

Размеры, мк:

Коллекционный номер	Длина	Высота	Толщина
Голотип экз. № П06/Д33, P	550	350	250
Экз. № П06/Д36, P	550	350	275
Экз. № П06/Д39/2, P	510	340	250
Экз. № П06/Д39/1, P	475	305	235
Экз. № П06/Д31/2, P	487	310	237

И з м е н ч и в о с т ь, п о л о в о й д и м о р ф и з м. Наиболее значительная индивидуальная изменчивость в характере выпуклости P при рассмотрении со спинной стороны: наряду с экземплярами, явно суживающимися к заднему концу (табл. X, фиг. 1в), имеются и такие, у которых вадний конец заметно вздут (табл. X, фиг. 2б). Не исключено, что вздутые P принадлежат самкам. Изменчивость отпечатка аддуктора выражена в изменении количества периферических пятен, в их расположении и конфигурации; привлекает внимание отпечаток (рис. 3, 2) с многочисленными удлиненными передними пятнами.

С р а в н е н и е. Описываемый вид отличается от другого представителя данного рода - *L. ussuriensis* sp. n. строением спинной части ЛС, лишенной гребня, и отсутствием на ЛС продольной депрессии.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний триас; Приморский край (Южный Сихотэ-Алинь), Лазовский район, с.

Коркаменка.

М а т е р и а л. Семь Р хорошей и удовлетворительной сохранности из местонахождения в 5 км южнее с. Коркаменки (левый безымянный приток р. Судзухе, скалистый выступ известняка в левом борту долины).

Род *Healdianella* Posner, 1951

Healdianella? *dubia* Gramm, sp. n.

Табл. XI, фиг. 4-6

Название вида *dubia* лат. - сомнительная.

Г о л о т и п - ДВГИ № II03/Д54; целая раковина ; Приморский край, с. Раковка; средний триас, верхняя часть анизийского яруса.

О п и с а н и е. Раковины средних размеров, удлинённые; ЛС больше ПС. Со спинной стороны клиновидные, с наибольшей выпуклостью в задней трети. Передний конец немного ниже заднего, округленный. Задний конец слегка усеченный. Спинной край полого арковидный. Брюшной край прямой. Поверхность створок гладкая. Детали внутреннего строения неизвестны. Отпечаток аддуктора (рис. 6, 1-5) имеет строение характерное для триасовых хеальдиид и состоит из периферической и константной групп; в последней расположение пятен заметно варьирует от ясно выраженных двух выгнутых назад дуг до не вполне определенного (рис. 6, 4б); в одном случае (рис. 6, 3) пятно C_3 расщеплено на два; иногда наблюдается фронтальное пятно (рис. 6, 1б, 3). Общее количество пятен в отпечатке колеблется от 19 до 23.

Размеры, мк:

Коллекционный номер	Длина	Высота	Толщина
Голотип экз. № II03/Д54, Р	575	325	275
Экз. № II03/Д32, ПС	645	350	-
Экз. № II03/Д66/3, Р	635	350	300
Экз. № II03/Д5, Р	600	325	300
Экз. № II03/67/1, Р	575	325	275

Экз. № П103/Д66/4, Р	550	325	250
Экз. № П103/Д21, ПС	550	300	-
Экз. № П103/Д66/1, ПС	525	300	-
Экз. № П103/Д15, Р	>500	295	230

С р а в н е н и е и з а м е ч а н и я. Описываемый вид мы с сомнением относим к роду *Nealdianella*. Наряду с общим сходством с палеозойскими представителями этого рода, выражающимся в основном в удлиненной форме раковины, имеются и существенные различия в степени охвата, в характере изогнутости спинного и брюшного краев. До некоторой степени новый вид напоминает *N. subsuneola* Posner (Познер, 1951, стр. 76, табл. XVI, фиг. 6-8), но последняя отличается равномерно закругленным задним концом, вогнутым брюшным краем и более равномерной выпуклостью. Основные же причины, побуждающие сомневаться в отнесении нашего вида к *Nealdianella*, заключаются в отсутствии сведений о внутреннем строении (особенно замочного и свободного краев). Кроме того мы еще не располагаем точными данными о строении отпечатка аддуктора у палеозойских *Nealdianella*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний триас, верхняя часть анмзийского яруса; Приморский край, с. Раковка.

М а т е р и а л. Семь Р и три ПС различной степени сохранности.

Nealdiidae gen.

Табл. XII, фиг. I

В коллекции имеется одна ЛС округлой формы, умеренно-выпуклая. Оба конца широко округленные, передний более высокий. Спинной край арковидный. Брюшной слегка выгнутый. Поверхность гладкая. Внутреннее строение наблюдать не удалось. Отпечаток аддуктора (рис. 6,б) характерен для представителей хеальдиид; периферическая группа

состоит из 16 небольших, примерно одинаковых пятен, сравнительно равномерно распределенных по контуру; отчетливо выражена константная группа, состоящая из двух выгнутых назад дуг (по три пятна в каждой); впереди, примерно на уровне середины отпечатка, наблюдается фронтальное пятно из двух слившихся пятнышек.

Размеры, мк:

Экз. № II06/Д16

Длина 625

Высота 425

З а м е ч а н и я. Описанная форма привлекает внимание тем, что своими очертаниями, значительной высотой, плавными переходами от краев к концам напоминает *Buthosypris bergica* (Kegel, 1932, стр. 245, табл. 13, фиг. 1а) из среднего девона Рейнской области и в то же время обладает хеальдиидным отпечатком. Это новое, хотя и косвенное доказательство в пользу мнения (Познер, 1951; Поленова, 1966), что палеозойские "битоципридные" формы принадлежат не ципридам, а хеальдидам. К сожалению, об отпечатках аддуктора палеозойских "битоциприд" мало что известно.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний триас; Приморский край (Южный Сихотэ-Алинь), Лазовский район, с. Коркаменка.

Healdiidae gen. A

Табл. XII, фиг. 2, 5

В коллекции имеется одна поврежденная Р небольшого размера, угловато овальной формы. ЛС больше ПС. Со спинной стороны бутылевидная, слабо выпуклая с наибольшей выпуклостью в средней части. Передний конец округленный; задний немного более высокий конец усечен и через округленно-угловатые перегибы соединяется со спинным и брюшным краями. Спинной край равномерно пологоарковидно выгнутый. Брюшной край прямой. Поверхность створок гладкая. Строение замочного и свободного краев наблюдать не удалось. Отпечаток аддуктора (рис. 6, 7) из периферической

и константной групп. Последняя насчитывает шесть крупных пятен, расположенных в виде двух дуг; пятна C_1, C_2, C_4 отличаются значительной удлинённостью (это же заметно и у части периферических пятен). Общее количество пятен в отпечатке I6.

Размеры, мк:

Экз. № II06/DI2 Длина 500 Высота 300 Толщина 225

З а м е ч а н и я. Обращают внимание большая величина пятен константной группы и удлинённость пятен C_1, C_2 . Это свидетельствует о значительном усилении константной группы.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний триас; Приморский край (Южный Сихотэ-Алинь), Лазовский район, с. Коркаменка.

Nealdiidae gen. n.

Табл. XII, фиг. 3, 6

В коллекции имеется одна поврежденная Р небольших размеров, овальной формы. ЛС больше ПС. Со спинной стороны ладьевидная с приостренным передним концом; линия контакта прямая. Оба конца равномерно закругленные и плавно переходят в спишной и брюшной края. Спишной край равномерно полого арковидный. Брюшной край выгнутый. Поверхность гладкая. Внутреннее строение не удалось изучить. Отпечаток аддуктора (рис. 6, 8) из значительно редуцированной периферической группы (на ЛС она насчитывает только 5 пятен) и константной группы. Последняя состоит из шести крупных пятен, причем, в отличие от обычного, пятна C_1, C_2, C_3 удлинены и образуемая ими дуга выгнута вперед.

Размеры, мк:

Экз. № II06/D6 Длина 450 Высота 325 Толщина 250

З а м е ч а н и я. Обращает внимание значительная

редуцированность периферических пятен, большая величина пятен константной группы, удлиненность пятен C_1-C_3 и выгнутость вперед образуемой ими дуги.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний триас; Приморский край (Южный Сихотэ-Алинь), Лазовский район, с. Корнаменка.

Healdiidae gen. C

Табл. XII, фиг. 4,7

В коллекции имеется единственная поврежденная Р средних размеров, овальной формы. ЛС больше ПС. Со спинной стороны боченковидная, равномерно выпуклая. Передний и задний концы округленные. Спинной край равномерно полоого арковидный. Брюшной край выгнутый. Поверхность гладкая. Внутреннее строение не удалось изучить. Отпечаток аддуктора (рис. 6,9) состоит только из константной группы, насчитывающей шесть крупных пятен, расположенных в виде розетки; пятна C_1 и C_2 удлинены; дуга C_1-C_3 выгнута вперед.

Размеры, мк:

Экз. № II03/Д69 Длина 500 Высота 345 Толщина 300

З а м е ч а н и я. Обращает внимание совершенно необычное строение отпечатка аддуктора, полностью лишено периферических пятен и представленного только константной группой. Отпечатки аддуктора Healdiidae gen. A, H. gen. B., H. gen. C образуют интересный морфологический ряд, в котором заметна определенная последовательность в преобразовании отпечатка и все большего усиления константной группы. В отпечатке H. gen. A (рис. 6,7) это выражено в увеличении пятен константной группы и в удлинении C_1 и C_2 ; дуга C_1-C_3 еще выгнута назад. В отпечатке H. gen. B (рис. 6,8) это выражено в редуцированности периферических пятен (уменьшение размеров и количества) и не только в удлинении пятен C_1-C_3 , но и в выдвигании их

вперед (особенно C_2). В отпечатке *H. gen. O* (рис. 6, 9) процесс достиг своего завершения. К сожалению, крайняя ограниченность этих фактов и отсутствие данных об онтогенезе хеальдийного отпечатка оставляют многое неясным. Однако общая тенденция развития отпечатка, выражающаяся в редукции периферической группы и усилении константной и сам факт появления отпечатка типа *H. gen. C*, включая также отпечаток *Pseudohealdia pseudohealdiae* (Gründel, 1964a, стр. 470, табл., фиг. 8), позволяют предполагать, что морфологическая эволюция органа протекала здесь по типу усиления и сохранения в онтофилогенезе личиночной группы, каковой, по-видимому, являлась константная.

Р а с п р о т р а н е н и е. Средний триас, верхняя часть ананайского яруса; Приморский край, с. Раковка.

ЛИТЕРАТУРА

- Грамм М.Н. 1968. Морские триасовые остракоды из Южного Приморья. Об эволюции аддуктора кавелинид. В сб. Пробл. палеонтологии. XIII сессия Межд. геол. конгр., "Наука", М.: 109-122.
- Грамм М.Н. 1969а. Отпечатки аддуктора *Healdidae* (*Ostracoda*) из среднего триаса Южного Приморья. Докл. АН СССР, 186, 2: 457-460.
- Грамм М.Н. 1969б. *Ussuricaviniinae* - новое подсемейство триасовых остракод. В сб. Ископаемая фауна и флора Дальнего Востока. Владивосток: 41-78.
- Грамм М.Н. 1969в. Строение гомологичных органов и их эволюция как способ установления родственных отношений (на примере аддуктора ископаемых остракод). В сб. Проблемы филогении и систематики. Владивосток: 72-91.
- Грамм М.Н. 1970. Отпечатки аддуктора триасовых цитералид (*Ostracoda*) Приморья и некоторые вопросы теории филэмбриогенеза. Палеонтол. ж., 1: 88-103.

- Грамм М.Н. и Жарникова Н.К. 1966. Находка морских остракод в триасовых отложениях Дальнего Востока (Приморский край). Докл. АН СССР, 168, I: 166-167.
- Лев О.М. 1958. Нижнеюрские остракоды Нордвикского и Лено-Оленекского районов. Сб. статей по палеонтол. и биоистр., 12, НИИГА, Л.: 23-49.
- Масумов А.С. 1968. О систематическом составе и эволюции юрских остракод Южного Узбекистана. Узб. геод. ж., 3: 36-39.
- Основы палеонтологии. 1960. Членистоногие. Трилобитообразные и ракообразные. Госгеолтехиздат: I-515.
- Познер В.М. 1951. Остракоды нижнего карбона западного кривла Подмосковной котловины. Тр. Всес. нефт. н.-и. геол.-разв. ин-та, 56, Гостоптехиздат: 5-108.
- Полянова Е.Н. 1966. Остракоды среднего девона северо-запада Русской платформы. Тр. Всес. нефт. н.-и. геол.-разв. ин-та, 250, Гостоптехиздат: 5-65.
- Северцов А.Н. 1949. Морфологические закономерности эволюции. Соч. т. V. Изд-во АН СССР: I-536.
- Смирнов Е.С. 1959. Гомология и таксономия. Тр. ин-та морфол. животных АН СССР, 27: 68-78.
- Швейер А.В. 1949. Основы морфологии и систематики плиоценовых и постплиоценовых остракод. Тр. Всес. нефт. н.-и. геол.-разв. ин-та, 30, Гостоптехиздат: I-IIО.
- Шмальгаузен И.И. 1947. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. "Советская наука", М: I-540.
- Шнейдер Г.Ф. 1948. Фауна остракод верхнепермских отложений (татарский и казанский ярусы) нефтеносных районов СССР. Тр. Всес. нефт. н.-и. геол.-разв. ин-та, 31, Гостоптехиздат: 21-48.
- Adamczak F. 1966. On kloedenellids and cytherellids (Ostracoda, Platycopa) from the Silurian of Gotland. Acta Univ. Stockholm, 15, 2: 7-21.

- Adamczak F.** 1967. Morphology of two Silurian metacope ostracodes from Gotland. Geol. Fören. Förhandl., 88 (1966): 462-475.
- Blumenstengel H.** 1965. Zur Taxionomie und Biostratigraphie verkieselter Ostracoden aus dem Thüringer Oberdevon. Freiburger Forsch. - H., C183: 1-127.
- Drexler E.** 1958. Foraminiferen und Ostracoden aus dem Lias α von Siebeldingen Pfalz. Geol. Jb., 75: 475-554.
- Gründel J.** 1964a. Zur Gattung Healdia (Ostracoda) und zu einigen verwandten Formen aus dem unteren Jura. Geologie, 13, 4: 456-477.
- Gründel J.** 1964b. Zur Ausbildung und taxionomischen Bedeutung der Narben der zentralen Muskelgruppe in der Unterklasse Ostracoda. N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 10: 577-597.
- Gründel J.** 1967. Zur Grossgliederung der Ordnung Podocopida G.W.Müller, 1894 (Ostracoda). N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 6: 321-332.
- Gründel J.** 1968. Zur Gliederung der Familie Healdiidae (Ostracoda) und zu ihrer Stellung innerhalb der Ordnung Podocopida. Ber. deutsch. Ges. geol. Wiss. A. Geol. Paläont., 13, 2: 225-232.
- Harlton B.H.** 1933. Micropaleontology of the Pennsylvanian Johns Valley Shale of the Ouachita Mountains, Oklahoma, and its relationship to the Mississippian Caney Shale. J. Paleontol., 7, 1: 3-29.
- Kegel W.** 1932. Zur Kenntnis paläozoischer Ostrakoden II. Bairdiidae aus dem Mitteldevon des Rheinischen Schiefergebirges. Jb. Preussisch. Geologisch. Landesanstalt, 52, Berlin: 245-253.
- Kellett B.** 1935. Ostracodes of the Upper Pennsylvanian and Lower Permian Strata of Kansas: III. Bairdiidae (concluded), Cytherellidae, Cypridinidae, Entomoconchidae, Cytheridae and Cypridae. J. Paleontol., 9, 2: 132-166.

- Knüpfner J. 1967. Zur Mikrofauna aus dem unteren Teil des Zechsteins von Rügen. Freiburger Forsch. - H., C 213: 73-99.
- Lundin R.F. 1968. Ostracodes of the Haragan Formation (Devonian) in Oklahoma. Okla. Geol. Survey Bull., 116: 1-121.
- McKenzie K.G. 1967. Saipanellidae: a new family of Podocopid Ostracoda. Crustaceana, 13, 1: 103-113.
- McKenzie K.G. 1968. Saipanetta, new name for Saipanella McKenzie, 1967 (Ostracoda, Podocopida) non Saipanella Chamberlin, 1945 (Myriopoda). Crustaceana, 13, 2.
- Mertens E. 1958. Zur Kenntniss der Ordnung Ostracoda (Crustacea). I. Tabellarische Übersicht über den derzeitigen Stand der Systematik. Geol. Jb., 75: 311-318.
- Morkhoven F.P.C.M. van. 1962. Post-Palaeozoic Ostracoda. Their morphology, taxonomy and economic use. Vol.I, General. Elsevier, Amsterdam: 1-204.
- Morkhoven F.P.C.M. van. 1963. Post-Palaeozoic Ostracoda. Their morphology, taxonomy and economic use. Vol.II Generic description. Elsevier, Amsterdam: 1-478.
- Pokorný V. 1958. Grundzüge der zoologischen Mikropaläontologie. 2, Berlin: 1-453.
- Remane A. 1961. Gedanken zum Problem: Homologie und Analogie, Praeadaptation und Parallelität. Zool. Anz., 166, 9-12: 447-465.
- Roundy P.V. 1926. Mississippian Formations of San Saba County, Texas. U.S. Geol. Surv. Prof. Paper, 146: 5-17.
- Scott H.W. 1944. Muscle scar patterns on some Upper Paleozoic ostracodes. J. Paleontol., 18, 2: 162-171.
- Shaver R.H. 1958. A study of Pseudobythocypris pediformis, a new name for an old ostracod. Amer. Midland Naturalist, 59, 1: 120-137.
- Sohn J.G. 1965. Classification of the superfamily Healdiacea and the genus Pseudophanasymmetria Sohn and

- Berdan, 1952 (Ostracoda). U.S. Geol. Survey Prof. Paper, 525-B: 69-72.
- Sylvester-Bradley P.C. 1962. The taxonomic treatment of phylogenetic patterns in time and space, with examples from the Ostracoda. Syst. Assoc. Publ., 4, 119-133.
- Szczechura J. and Blaszyk J. 1968. *Cardobairdia inflata* n. sp. from the Middle Jurassic of Poland and its taxonomic position within Ostracoda. Acta Palaeont. Pol., 13, 2: 185-197.
- Treatise on Invertebrate Paleontology. 1961. Pt. Q, Arthropoda 3, Crustacea, Ostracoda. Univ. Kansas Press: 1-442.
- Triebel E. 1941. Zur Morphologie und Ökologie der fossilen Ostracoden. Senckenbergiana, 23, 4/6: 294-400.
- Zagora I. 1967. Verkieselte Ostracoden aus dem Tentaculiten-Knollenkalk (Unterdevon) von Ostthüringen. Geologie, 16, 3: 303-343.

M. N. G r a m m

OSTRACODES OF THE FAMILY HEALDIIDAE FROM
TRIASSIC DEPOSITS OF SOUTHERN PRIMORYE

In two points of Southern Primorye - Rakovka (near Ussurijsk; Upper Anisian) and Korkamënka (Sudsukhe river basin; Middle Triassic) - were found representatives of healdiids. A study of their adductor muscle-scars shows that: 1) this structure can not be regarded as a nonregulated accumulation of scars; the latter form a characteristic pattern (fig. 1); 2) although we know very little about the adductor muscle-scar of Palaeozoic healdiids, a conclusion can be made that the evolutionary trend consis-

ted in decreasing of number and size of peripheral scars and in strengthening of the internal (constant) group; 3) it is one of the most important features for separating healdiids from other systematical groups of ostracodes.

New species of Healdiidae are described (*Healdia zharnikova*, *H. unitumulata*, *Ogmoconchella? bogatchovi*, *O.? aladatovi*, *Healdiana? dubia*) and a new genus *Labratella* (*L. ussuriensis*, *L. buryi*) is erected; some forms are given in "nomenclatura aperta" (*Healdia* sp. 3,4,6,7,8, *Bythocyproidea? sp.*, Healdiidae gen. A,B,U).

Объявления к таблицам VII-XII
статьи М.Н. Грамна

Таблица УП

Фиг. 1, 2 - увеличение 60; фиг. 3-6 - увеличение 70

Фиг. 1. *Nealdia zharnikovae* sp. n.; голотип №1103/Д1, P: 1а - с правой, 1б - с левой, 1в - со спинной стороны; Южное Приморье, с. Раковка; верхняя часть анизийского яруса.

Фиг. 2. *Nealdia* sp. 3; экз. №1103/Д34, поврежденная P: 2а - с правой, 2б - со спинной стороны; Южное Приморье, с. Раковка; верхняя часть анизийского яруса.

Фиг. 3. *Nealdia* sp. 4; экз. №1106/Д1, P: 3а - с правой, 3б - с левой, 3в - со спинной стороны; Приморский край, Южный Сихотэ-Алинь, с. Коркаменка; оредний триас.

Фиг. 4. *Bythosurgioidea?* sp.; экз. №1106/Д29, ДС; Приморский край, Южный Сихотэ-Алинь, с. Коркаменка; оредний триас.

Фиг. 5. *Nealdia unitumulata* sp. n.; голотип №1103/Д23, P: 5а - с правой, 5б - со спинной, 5в - с брюшной стороны; Южное Приморье, с. Раковка; верхняя часть анизийского яруса.

Фиг. 6. *Nealdia* sp. 7; экз. №1106/Д8, P: 6а - с правой, 6б - с брюшной стороны; Приморский край, Южный Сихотэ-Алинь, с. Коркаменка; оредний триас.

Таблица УШ

Во всех случаях увеличение 70

Фиг. 1. *Nealdia* sp. 6; экз. №1103/Д71, поврежденная P: 1а - с правой, 1б - со спинной, 1в - с брюшной стороны; Южное Приморье, с. Раковка; верхняя часть анизийского яруса.

Фиг. 2. *Nealdia* sp. 8; №1106/Д10, ДС; Приморский край, Южный Сихотэ-Алинь, с. Коркаменка; оредний триас.

Фиг. 3-5. *Ogmococonchella? bogatchovi* sp.n.; 3 - голотип №1103/Д62/4, P: 3а - с правой, 3б - с левой, 3в - со спинной, 3г - с брюшной стороны; 4 - экз. №1103/Д80, P: 4а - с правой, 4б - со спинной стороны; 5 - экз. №1103/Д62/3, P: 5а - с правой, 5б - с брюшной стороны; Южное Приморье, с. Раковка; верхняя часть анизийского яруса.

Таблица IX

Фиг. 1-4 - увеличение 70; фиг. 5,6 - увеличение 285

Фиг. 1-3, 6. *Ogmococonchella? aladatovi* sp. n.; 1 - голотип №1106/Д17/2, P: 1а - с правой, 1б - с левой, 1в - со спинной; 1г - с брюшной стороны; 2 - экз. №1106/Д9/1, P: 2а - с правой, 2б - с левой, 2в - со спинной стороны; 3 - экз. №1106/Д37, P личинки: 3а - с правой, 3б - с левой, 3в - со спинной стороны; 6 - экз. №1106/Д17/1, отпечаток аддуктора с правой стороны; Приморский край, Южный Сихотэ-Алинь, с. Коркаменка; средний триас.

Фиг. 4. *Ogmococonchella? sp. (ex gr. aladatovi)*; экз. №1103/Д73, P: 4а - с правой, 4б - с левой, 4в - с брюшной стороны; Южное Приморье, с. Раковка; верхняя часть анизийского яруса.

Фиг. 5. *Ogmococonchella? bogatchovi* sp.n.; экз. №1103/Д63/4, отпечаток аддуктора с правой стороны; Южное Приморье, с. Раковка; верхняя часть анизийского яруса.

Таблица X

Во всех случаях увеличение 70

Фиг. 1-3. *Lebratella baryi* sp. n.; 1 - голотип! №1106/Д33, P: 1а - с правой, 1б - с левой, 1в - со спинной стороны; 2 - экз. №1106/Д36, P: 2а - с правой, 2б - со спинной стороны; 3 - экз. №1106/Д39/1, P с правой стороны; Приморский край, Южный Сихотэ-Алинь, с. Коркаменка; средний триас.

Фиг. 4-6. *Lebratella ussuriensis* sp. n.; 4 - го-

лотип №1103/Д3, P: 4а - с правой, 4б - с левой, 4в - со спинной, 4г - с брюшной стороны, 4д - со стороны заднего конца; 5 - экз. №1103/Д17, P: 5а - с правой, 5б - со спинной стороны; 6 - экз. №1103/Д26, P с правой стороны; Южное Приморье, с. Раковка; верхняя часть анизийского яруса.

Таблица XI

Во всех случаях увеличение 70

Фиг. 1. *Labratella ussuriensis* sp. n.; экз. №1103/Д16, P с правой стороны; Южное Приморье, с. Раковка; верхняя часть анизийского яруса.

Фиг. 2. *Labratella* sp. 1; экз. №1103/Д44, P с правой стороны; Южное Приморье, с. Раковка; верхняя часть анизийского яруса.

Фиг. 3. *Labratella* sp. 2; экз. №1103/Д19, P: 3а - с правой, 3б - со спинной стороны; Южное Приморье, с. Раковка; верхняя часть анизийского яруса.

Фиг. 4-6. *Nealdianella? dubia* sp. n.; 4 - голотип №1103/Д54, P: 4а - с правой, 4б - со спинной стороны; 5 - экз. №1103/Д5, P: 5а - с правой, 5б - со спинной, 5в - с брюшной стороны, 5г - со стороны заднего конца; 6 - экз. №1103/Д66/4, P: 6а - с правой, 6б - со спинной стороны; Южное Приморье, с. Раковка; верхняя часть анизийского яруса.

Таблица XII

Фиг. 1-4 - увеличение 70; фиг. 5-7 - увеличение 285

Фиг. 4. *Nealdiidae* gen. ; экз. № 1106/Д16, ЛС на породе; Приморский край, Южный Сихотэ-Алинь, с. Коркаменка; средний триас.

Фиг. 2, 5. *Nealdiidae* gen. A.; экз. № 1106/Д12, P: 2а - с правой, 2б - со спинной стороны; 5 - отпечаток аддуктора с правой стороны; Приморский край, Южный Сихотэ-Алинь, с. Коркаменка; средний триас.

Фиг. 3, 6. *Nealdiidae* gen. B.; экз. №1106/Д6/1, P поврежденная: 3а - с правой, 3б - со спинной стороны; 6 -

отпечаток аддуктора; 6а - с правой, 6б - с левой стороны; Приморский край, Южный Сихотэ-Алинь, с. Коркаменка; средний триас.

Фиг. 4, 7. *Nealdiidae* gen. n.; экз. №1103/Д69, Р поврежденная; 4а - с левой, 4б - со спинной стороны; 7 - отпечаток аддуктора: 7а - с правой, 7б - с левой стороны; Южное Приморье, с. Раковка; верхняя часть анжуйского яруса.

В. А. Красилов и С. А. Шорохова

НОВЫЕ ТРИАСОВЫЕ РАСТЕНИЯ ИЗ БАСЕЙНА Р. ИМАНА
(ПРИМОРЬЕ) И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ МОРФОГЕНИИ
МЕЗОЗОЙСКИХ ПТЕРИДОФИЛЛОВ

Кроме хорошо известной монгугайской флоры, основные местонахождения которой расположены в бассейнах рр. Амбы, Монгугая, Лянчихе и др. в Приморье есть еще богатые захоронения поздне триасовых растений, находящиеся значительно севернее, в бассейне р. Имана. Эти захоронения открыты уже довольно давно (Б.М.Штемпель сделал первую находку в 1928г., затем Л.Д.Кипарисова в 1950г. собрала небольшую коллекцию, которую изучал А.Н.Криштофович), но до сих пор в печати о них не появлялось почти никаких сведений, кроме кратких упоминаний в стратиграфических работах. В 1963-1967 гг. С.А.Шорохова подробно описала разрез верхнетриасовых отложений возле с. Малиново на правом берегу р. Тудо-Ваку и собрала обширную коллекцию ископаемых растений. Они содержатся в угленосной континентальной толще, которая заключена между двумя морскими толщами с монотисовой фауной. Нижняя морская толща с *Monotis scutiformis* (Tell.) относится к верхней части карнийского или к низам норийского яруса, а верхняя толща с *Monotis ochotica* (Keuv.) имеет норийский возраст. С.А.Шорохова определила из угленосной толщи около пятидесяти видов. При сопоставлении с монгугайской флорой южного Приморья обнаружались существенные отличия. Во-первых, во флоре Тудо-Ваку довольно много хвойных с побегами типа *Elatocladus* (некоторые из них показаны на табл. ХУП). Эти хвойные пока недостаточно изучены и мы не приводим их описания, но уже сейчас ясно, что они представляют новый элемент в поздне триасовой флоре Приморья, т.к. в монгугайских захоронениях есть только

Podozamites и сопутствующие ему стробилы (*Suzadocarpidium*, *Swedenborgia*). Во-вторых, в захоронениях Тудо-Ваку встречены очень своеобразные птеридоспермы, представленные новыми для науки родами. Два из них описаны ниже. В монгугайской флоре эта группа растений также не встречается. Вместе с тем в обеих флорах есть общие виды циклофитов и папоротников. В норийской флоре Японских островов (Нарива и Минэ), как и во флоре Тудо-Ваку, много хвойных, причем среди них есть растения с побегами типа *Elatocladus*. Совсем недавно К.Хуциока описал из местонахождения Нарива новый вид *Sagenopteris* (Huzioka, 1970). Не исключено, что это же растение имеется в коллекции Шороховой, но мы относим его к новому роду по причинам, о которых будет сказано ниже. Таким образом, флора Тудо-Ваку, пожалуй, ближе к норийской флоре Японии, чем к флоре Монгугая, имеющей приблизительно тот же возраст. Отличия от монгугайской флоры, возможно, обусловлены действием экологических факторов. Такое объяснение тем более вероятно, что на территории Приморья в палеозое и мезозое неоднократно возникали растительные группировки двух типов (например, меловые флоры Сучанского и Суйфунского бассейнов). Такого рода дифференциация растительности могла быть связана с существованием горных хребтов, вытянутых вдоль побережья и различным количеством осадков на противоположных склонах. Отметим, что монгугайская растительность была, по-видимому, более ксерофитной; здесь преобладали мелколистные растения. Впрочем, этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Переходим к описанию двух новых родов из коллекции С.А.Шороховой. Препараты кутикулы изготовлены В.А.Красиловым. Оба автора принимали равное участие в работе по описанию новых таксонов, но только Красилов ответственен за филогенетические выводы. Типовые экземпляры хранятся в Дальневосточном геологическом институте (ДВГИ); г. Владивосток.

Род *Imania* Krassilov et Schorochova, gen. n.

Название рода от р. Иман.

Типовой вид - *Imania heterophylla*, sp. n.;

Приморье, бассейн р. Имана, верхний триас, норийский ярус.

Диагноз. Листья сложные, ветвление сегментов симподиальное в нескольких вариантах (от монохазимального до дихазимального), длина междоузлий колеблется в широких пределах, что выражается в значительной изменчивости формы листа при сохранении общего плана ветвления. Основные типы листьев следующие: перистый с одной парой боковых перьев (обычно одно из них в свою очередь неравно-дихотомически ветвится) и двумя верхушечными перьями; пальчато-перистый из трех перьев - верхушечного и двух боковых; двупальчатый; пальчатый из 5-7 (редко 4) перьев. Листья последнего типа как правило мельче других. Перья линейно-ланцетные, с ровным, волнистым, реже лопастным краем. Акроскопический край у основания косо срезан, основание средней жилки с этой стороны оголено. Средние размеры перьев 60x12мм, но встречаются как более мелкие, так и значительно более крупные - до 35мм шириной. Средняя жилка прослеживается до верхушки сегмента, боковые жилки выходят под острым углом, анастомозируют. Клетки нижнего эпидермиса полигональные, устьица немногочисленные, с толстой кутикулярной каймой вокруг устьичной ямки.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания и сравнение. Листья *Imania* весьма своеобразны. Свойственный им тип симподиального ветвления и необычная форма асимметричных, перетянутых у основания сегментов встречаются у папоротников, птеридоспермов и покрытосеменных, но во всех этих группах очень редки. *Imania* напоминает листья склизеинового папоротника *Lugodium*, некоторых птеридоспермов и вымерших покрытосеменных (например, *Proteophyllum araliopsis* Viniklag). Немногие кутикулярные признаки, которые удалось вы-

яснить, позволяют ограничить сравнение только птеридоспермами, с которыми к тому же наблюдается более близкое сходство и по морфологическим признакам. Благодаря крайнему полиморфизму листьев, *Imania* сопоставима с несколькими группами птеридоспермов. Общий план строения перисто-пальчатых листьев, форма сегментов и жилкование такие же, как у *Scoresbya Harris* и *Suffupophyllum Krassilov*. Раннемезозойский род *Scoresbya* отличается более равномерным ветвлением и радиальным расположением сегментов, придающим листу в целом воронкообразную форму. Отметим, что Гаррис сравнивал *Scoresbya* с *Sagenopteris* и сближал с птеридоспермами, тогда как Крейзель и Шааршмидт считают ее папоротником (Krausel, Schaarschmidt, 1968). Точка зрения Гарриса кажется нам более обоснованной. Листья мелового *Suffupophyllum* гораздо мельче, с еще более асимметричными и, как правило, лопастными перьями. Пальчатые листья с двумя перьями свойственны исключительно *Imania*; других мезозойских родов с такими листьями мы не знаем. Отдельные перья напоминают листья *Glossopteridaceae*. Изредка встречающиеся крупные перья до 35мм шириной практически неотличимы по форме и жилкованию от листьев *Glossopteris*, с которыми они сходны также и по эпидермальным признакам. Листья глоссоптерид располагались спирально, декуссатно или пучками на верхушке побега. Э.Пламстед считает *Linguifolium*, *Phyllopteris* и *Sagenopteris* мезозойскими дериватами глоссоптерид (Plumstead, 1961), но сложные листья у глоссоптерид пока не известны. Пальчатые листья *Imania* с многими листочками сходны с *Sagenopteris Presl*, *Pseudosagenopteris Grandori* и *Chankanelia Krassilov*, но последний род отличается открытым жилкованием. В отличие от *Sagenopteris* и *Pseudosagenopteris*, краевые сегменты листа *Imania* могут быть слиты у основания. Кроме того, краевые перья здесь обычно намного короче центральных.

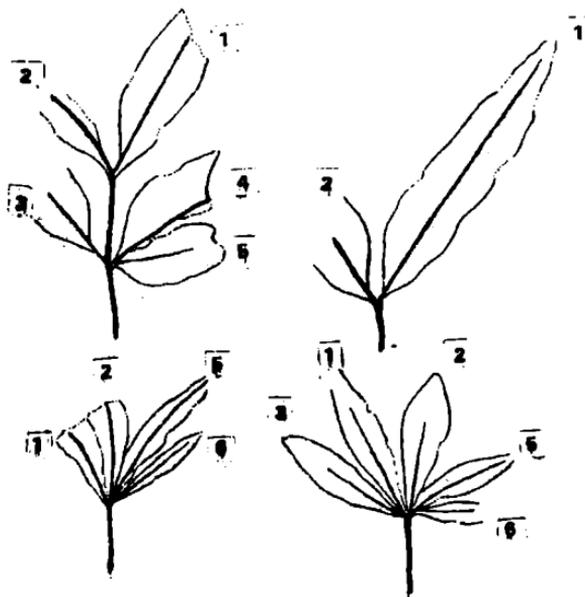


Рис. I. Ветвление сегментов
листа *Imania*, гел.п.; одинаковыми
цифрами обозначены гомологичные
сегменты.

Imania heterophylla Krassilov et Schorochova, sp.n.

Табл. XIII, фиг. I-3,7; табл. XIV, фиг. I-8 ;

табл. XV, фиг. I-10

Название вида *heterophylla* лат. - разнолиственная.

Г о л о т и п - ДВГИ, № 22-267; Приморье, бассейн р. Имана; верхний триас, норийский ярус.

Д и а г н о з. Как для рода.

О п и с а н и е. Голотип (табл. XIV, фиг. 6) - почти полностью сохранившийся перистый лист длиной более 50мм. Рахис толщиной 1,5мм, несет одну пару расположенных почти супротивно (на расстоянии 3мм друг от друга) латеральных перьев, выходящих под углом 45°. В месте выхода латеральных перьев рахис несколько отклоняется от первоначального направления и в 12мм выше завершается парой верхушечных перьев, расходящихся под углом 45°. На первый взгляд ветвление верхушки листа кажется дихотомическим, но в действительности одно из перьев (левое на фотографии) имеет очень толстую ореднюю жилку, почти не уступающую по толщине рахису, тогда как средняя жилка второго пера в два раза тоньше. Перья линейно-ланцетные, цельные, акроскопический край у основания коо срезан, так что основание средней жилки с этой стороны оголено. Противоположный край нязбегает по рахису. В средней части пера края параллельны. Одно из латеральных перьев (правое на фотографии) возле основания ветвится таким же образом, как и верхушка листа, т.е. неравно-дихотомически: нижний сегмент имеет тонкую среднюю жилку, а верхний - толстую, к тому же он несколько длиннее. Верхушки у обоих сегментов двулопастные. Второе латеральное перо не ветвится. Его верхушка оборвана, основание асимметричное, с перетянутым акроскопическим краем. В целом ветвление симподиальное и близко к монохазию, т.е. такой системе, при которой после каждого из последовательных ветвлений образование главной оси происходит за счет более сильного развития одной из ветвей. В

данном случае, после первого ветвления в месте выхода нижнего бокового пера удлинение листа продолжается за счет более сильной левой ветви, которая через 3мм снова ветвится, образуя второе боковое перо. Главная ось наращивается за счет более сильной правой ветви. Через 12мм она также ветвится, причем это последнее ветвление кажется почти изотомическим. Система осложняется сильным развитием боковых ветвей, одно из которых в свою очередь ветвится. В этом обнаруживается тенденция к образованию дихазия. Еще один экземпляр, близкий по строению к голотипу, но менее полно сохранившийся, показан на табл. XIII, фиг. 3. Рахис здесь относительно тонкий и почти прямой, левое боковое перо ветвится, верхушка оборвана.

Остальные формы листа у этого вида можно считать модификациями вышеописанного исходного типа. На табл. XIII, фиг. 1 и табл. XIV, фиг. 4 показаны пальчато-перистые листья, состоящий из трех сегментов: верхушечного и двух боковых. Способ ветвления здесь дихазимальный (верхушка переворачивается двумя боковыми ветвями). Боковые перья супротивны (точнее, расстояние между ними менее 1мм), выходят под углом 45° , линейно-ланцетные, асимметричные, средняя жилка проходит ближе к акроскопическому краю, который у основания косо срезан. В 5мм выше места отхождения боковых перьев рахис завершается верхушечным пером, которое у основания постепенно сужено и лишь слегка асимметрично.

Следующая форма показана на табл. XIII, фиг. 2, табл. XIV, фиг. 1, 5, 8 и табл. XV, фиг. 2, 3. Это двупальчатые листья с длинным черешком. Ветвление на первый взгляд кажется изотомическим, но при внимательном рассмотрении нетрудно убедиться, что перья неравноценны: средняя жилка одного из них образует с черешком более открытый угол. Разница может быть всего в несколько градусов, но иногда одно из перьев выглядит как продолжение черешка, а другое явно сдвинуто в сторону. Имеются небольшие различия в толщине средних жилок и ширине перьев: одно из них (на табл.

XIV, фиг. I - левое) на 1,5-2мм шире другого. Кроме того, акроскопический край у основания одного из перьев срезан более резко, чем у другого. К сожалению, не удалось установить различий в длине перьев, т.к. ни в одном случае оба не сохранились на полную длину. Не трудно убедиться, что эти двупальчатые листья имеют такое же строение, как верхушка голотипа (табл. XIV, фиг. 6). Иначе говоря, двупальчатый лист образовался в результате торможения роста уже после первого ветвления. Одно из перьев (более слабое) соответствует первичной верхушке, которая сдвинута в сторону более быстро растущей ветвью.

Перья двупальчатых листьев имеют линейно-ланцетные очертания, постепенно сужены к заостренной верхушке и более резко к основанию, которое всегда асимметрично: акроскопический край более или менее резко перетянут и основание средней жилки с этой стороны оголено. Края ровные или волнистые, причем в некоторых случаях волнистость переходит в неясно выраженную лопастность (табл. XIV, фиг. 5). В коллекции имеются отдельные перья с довольно отчетливыми лопастями, а также перья с раздвоенной верхушкой (табл. XIV, фиг. 2). Средние размеры перьев 60 x 12мм, но встречаются значительно более крупные - до 35мм шириной при длине превышающей 100мм (табл. XV, фиг. I). Полная длина черешка неизвестна, во всяком случае она составляла более 40мм.

Наконец, еще один морфологический вариант представлен пальчатыми листьями с 4-7 перьями, показанными на табл. XV, фиг. 4-10. Эти листья имеют относительно мелкие размеры - длина перьев не превышает 25мм, некоторые имеют длину всего 10-12мм при ширине 2,5мм. Они настолько резко отличаются от голотипа, что невозможно было бы отнести их к тому же виду, если бы не связующее звено, представленное двупальчатыми листьями, которые иногда имеют такие же мелкие размеры. Дихазальный тип ветвления здесь сохраняется. Обычно имеется 5-7 перьев. Одно из них, расположенное в центре, является прямым продолжением черешка или несколько сдвинуто в сторону. Это первичная верхушка листа. Две

боковые ветви дихазия ветвятся симподиально, образуя 2 или 3 пера. Ветвления быстро следуют одно за другим и в результате все перья кажутся выходящими из верхушки черешка, однако у листа, показанного на табл. XV, фиг. 9-10 одно из внешних перьев (справа) ответвляется на некотором расстоянии от черешка. Кроме того, внешние перья могут быть значительно короче других (табл. XV, фиг. 4). Труднее интерпретировать строение листьев с четырьмя листочками. Они очень редки и представлены в нашей коллекции всего одним экземпляром, показанным на табл. XV, фиг. 5. Здесь первичная верхушка листа соответствует внешнему перу, расположенному слева (обозначено цифрой I на рисунке I). Она сдвинута в сторону боковой ветви, которая образует три остальные пера (депраний).

Жилкование у всех листьев однотипно. Толстая средняя жилка прослеживается почти до верхушки, где теряется в разветвлениях боковых. Ширина средней жилки у самого крупного пера составляет 2мм. На ней заметны продольные бороздки, вероятно, отвечающие тягам склеренхимной обкладки. Боковые жилки толстые, выходят под очень острым углом и, направляясь к краю, несколько отгибаются книзу. Расстояние между ними в среднем 0,5мм, но есть единичные экземпляры с гораздо более редкими жилками (табл. XIV, фиг. 4). Боковые жилки дихотомируют на различном расстоянии от основания и соединяются довольно редкими анастомозами. Характер анастомозирования в общем устойчив и соответствует типам гамма, лямбда и зета "глоссоптероидного синдрома" Мелвилла (Melville, 1969).

Фитолейма не сохранилась. На репликах очень слабо заметны (на фотографии ретушированы) очертания полигональных клеток размерами около 30 мк в поперечнике. Антиклинальные стенки клеток с прерывистыми утолщениями. Отчетливо выступают кольцеобразные структуры с утолщенной стенкой, расположенные равномерно, на расстоянии около 100мк друг от друга. Диаметр этих колец 27-30мк. Очевидно, они отвеча-

I Кроме того, очень близкое растение описано из верхнего триаса Аризоны как *Stenid neuropteroides* Daugherty (Carnegie Inst. Wash. Publ., 526, 1941, p. 80) .

ит устьицам, точнее, резко выступающей кутикулярной кайме вокруг устьичной ямки. Между ними видны такие же, но гораздо менее крупные, беспорядочно расположенные кольца, вероятно, отвечающие палиллам или основаниям волосков.

З а м е ч а н и я . К.Хуццока описал из верхнего триаса местонахождения Нарива в Японии новый вид *Sagenopteris pariwaensis* Huzioka, со сложными пальчатыми листьями из шести листочков (Huzioka, 1970). Т.к. число листочков у *Sagenopteris* как правило строго фиксированно и равно четырем, то этот вид правильнее было бы отнести к роду *Pseudosagenopteris Grandori*. В то же время, некоторые особенности японского растения позволяют предположить, что оно может принадлежать роду *Imania*. Средние листочки здесь длиннее других, а боковые иногда сильно укорочены. В некоторых случаях заметна характерная перетянутасть акроскопического края (см. табл. 24, фиг. 2 в работе Хуццока). На экземпляре, показанном на табл. 24, фиг. 6 и 6а хорошо видно, что боковой листочек не отходит от верхушки черешка, а образуется в результате ветвления стержня бокового пера на расстоянии 1,5мм от основания. Однако, перисто-пальчатые листья у японского вида не обнаружены и вопрос о его взаимоотношениях с родом *Imania* пока остается открытым.

М а т е р и а л . Около 50 отпечатков листьев из угленосной толщи норийского возраста на правом берегу р. Тудо-Ваку возле с. Малиново.

Предполагаемый микроспорофилл *Imania*

На табл. XII, фиг. 4-6 показан вильчато ветвящийся микроспорофилл. Ветви расходятся под углом около 45° , одна из них слабо дугообразно изогнута. Длина ветвей около 20мм, толщина стержней 1,2мм. Каждая ветвь несет один ряд тесно сидящих спорангиев. Пластинка микроспорофилла редуцирована, спорангии располагались на голых осях, по-видимому, перпендикулярно плоскости ветвления. Спорангии удлиненно-конические, с заостренной верхушкой, толщина у ос-

ования Им, длина в средней части ветви до 3мм, по направлению к верхушке становятся все более короткими. На поверхности отпечатка спорангия видна продольная борозда с утолщенными краями, соответствующая линии разрыва стенки. Основание спорангия утолщено и отделено от остальной части тонкой поперечной бороздкой. Попытки извлечь споры оказались безуспешными.

Этот опорофилл найден вместе с многочисленными остатками *Imania* и напоминает двупальчатый лист последней по характеру ветвления. Он построен в общем по тому же плану что и микроспорофиллы лагиноптерид (*Stovathesa*), но расположение спорангиев в один ряд на голой оси отличает его от микроспорофиллов других птеридоспермов.

Род *Tudovakia* Schorochova et Krassilov, gen.n.

Название рода - от р. Тудо-Ваку.

Т и п о в о й в и д - *Tudovakia papillosa* Schorochova et Krassilov, sp. n.; Приморье, бассейн р. Имана, верхний триас, норийский ярус.

Д и а г н о з. Листья пальчато-сложные, перья линейно-ланцетные, веерообразно расходятся от верхушки длинного черешка. Перышки "пахиптероидные" (как у рода *Pachypteris Brongniart*): языковидные, у основания слегка перетянутые и низбегающие, с толстой пластинкой и слабо заметными (погруженными) жилками.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Строение листа напоминает *Matonina*, *Phleboteris* и другие папоротники из семейства *Matoniaceae* и *Sauropteridae*, однако, характер перышек и данные о строении кутикулы, полученные для типового вида, показывают, что *Tudovakia* относится к птеридоспермам из группы *Pachypteris*. В эту группу входят роды *Thinnfeldia*, *Dictroidium*, *Noegia*, *Cycadopteris*, *Dichopteris* и некоторые другие. Их сближают с семейством *Corynospermaceae*. Все они имеют однотипные перышки с толстой пластинкой, как у *Tudovakia*, но строение листа в целом иное:

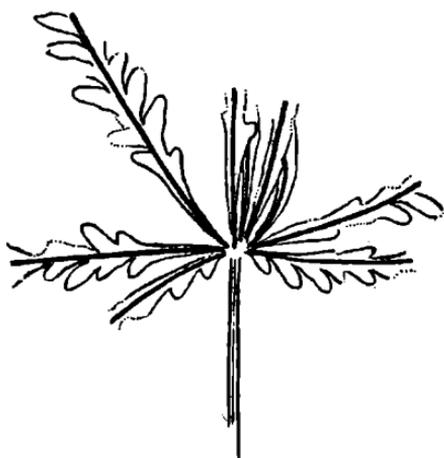


Рис. 2. *Tudovakia papillosa*
gen. et sp. n., голотип № 22-380;
Приморье, р. Тудо-Ваку; норийский
ярус.

дважды-перистое, простоперистое, у некоторых с вильчато ветвящимся рахисом. Пальчатые листья с перышками такого типа встречены впервые.

Tudovakia papillosa Schorochova et Krassilov, sp. n.

Табл. XVI, фиг. I-7

Название вида *papillosa* лат. - с папиллами.

Г о л о т и п - ДВГИ, № 22-380; Приморье, бассейн р. Имана; верхний трас, корейский ярус.

Д и а г н о з. Лист пальчатый, шириной около 100мм, число перьев около восьми. У основания пластинка пера очень узкая цельная, выше разчленена на языковидные перышки размерами около 6-8 x 3-4мм. Встречаются более широкие двулопастные перышки. Верхняя кутикула папиллозная.

О п и с а н и е. На экземпляре, принятом за голотип (табл. XVI, фиг. I; рис. 2) сохранилась центральная часть пальчато-сложного листа шириной в 5мм, что вероятно составляет немногим более половины полной ширины пластинки. Сохранившаяся часть черешка имеет длину 35мм. Толщина черешка 2мм, его поверхность (как и поверхность стержней перьев) покрыта точечными углублениями и едва заметными продольными бородавками. По-видимому, все стержни были опушены. Пластинка состоит из восьми перьев. Основания всех перьев в месте соединения с черешком повреждены, очевидно, вследствие того, что перья первоначально располагались не в вертикальной плоскости, а под углом к черешку. Два центральных пера сближены и проходят вдоль средней линии пластинки. Они несколько обособлены от двух латеральных групп, в каждой из которых по три пера. Строение этого листа можно рассматривать как продукт дихазияльного ветвления, причем одно из центральных перьев является прямым продолжением черешка, а две боковые ветви дихазия в свою очередь симподиально ветвятся через очень короткие интервалы. Ни одно из перьев не сохранилось полностью, во всяком случае длина их превышала 60мм. На центральных перьях нижние перышки находятся в

15мм выше основания, проксимальная часть стержня имеет узкое несегментированное окаймление, постепенно сходящее на нет к основанию. Этот проксимальный несегментированный участок у краевых перьев значительно короче, перышки появляются лишь немного выше основания. Имеется еще один экземпляр, где сохранилось шесть перьев, расходящихся от верхушки черешка. Расположение перьев в общем такое же, как на голотипе, основания перьев голые, выше они окаймлены постепенно расширяющейся кверху цельной пластинкой. Нижние перышки появляются на расстоянии 12-13мм от основания. Они значительно короче других и располагаются очередно, тогда как последующие перышки располагаются попарно-сближенно или супротивно, под острым углом к стержню. Края пера на значительном расстоянии параллельны. К верхушке они постепенно суживаются и завершаются продолговатым верхушечным перышком с короткой лопастью у основания (табл. XVI, фиг. 3). Боковые перышки языковидные, прямые или чаще слегка отогнуты книзу; акроскопический край при этом слабо дугобразно изогнут, базископический избегает, окаймляя стержень; верхушка закруглена или слегка приострена. Почти на каждом перье имеется одно-два, реже несколько двулопастных перышек, образовавшихся в результате слияния двух соседних сегментов. Они могут иметь две верхушки одинаковой длины (табл. XVI, фиг. 3) или же одна из лопастей значительно короче другой (табл. XVI, фиг. 6). На отпечатках перышек видна лишь средняя жилка, выраженная в виде полого валика (или ложбинки), проходящего несколько асимметрично, ближе к акроскопическому краю. Местами заметны очень слабо выраженные боковые жилки, отходящие от средней под острым углом. Длина перышек до 10мм, чаще 6-8мм, ширина 3-4мм; ширина "двойных" перышек до 6мм.

Остатки этого растения обычно покрыты довольно толстой светло-желтой железистой инкрустацией, на которой в проходящем свете видны очертания полигонов с извилистыми стенками. У нас нет уверенности в том, что они отвечают очертаниям клеток. Судя по толщине инкрустации, пластинка

перышка была очень толстой. Об этом свидетельствует и погруженность жиллок.

На полученных нами репликах отражено строение одной поверхности перышка, предположительно верхней. Вся поверхность равномерно покрыта папиллами. Устьиц нет. Клетки полигональные, расположены беспорядочно. Антиклинальные стенки, очевидно, прямые, но их очертания неотчетливы. Заметно, что внешняя стенка была выпуклой. Кутикулярные папиллы, видимо, располагались не в центре клетки, а над антиклинальной стенкой или в месте сочленения нескольких клеток.

В а м е ч а н и я. Среди птеридоспермов с пахиптеридными перышками *Pachypteris pinnata* особенно близок к *Tudovakia* по форме, размерам перышек и папиллозной кутикуле (Townrow, Jones, 1969). Предполагается, что листья *P. pinnata* были простоперистыми, хотя известны лишь небольшие фрагменты. Лопастные перышки имеет *Johnstonia Walkom* (см. Jones, Jervey, 1947), но листья у нее вильчатые.

М а т е р и а л. Около 20 отпечатков листьев из угленосной толщи норийского возраста на правом берегу р.Тудо-Ваку возле с. Малиново.

Некоторые вопросы морфологии мезозойских птеридофиллов

Как указывает В.Циммерман (Zimmermann, Schneider, 1967; Zimmermann, 1969), мезозойские птеридофиллы имеют две особенности, позволяющие рассматривать их как связующее звено между палеозойскими и кайнозойскими птеридофиллами: это, во-первых, переходная катадромно-анадромная структура перистых листьев и, во-вторых, появление пальчатых листьев "типа *Dipteridaceae*". Отметим, что мезозойские папоротники с пальчатыми листьями, вероятно, не связаны филогенетически с современным родом *Dipteris* (см. Красилов, 1969). Некоторые из них близки к *Matoniaceae*, а другие сочетают признаки *Matoniaceae*, *Gleicheniaceae* и *Polypodiaceae*. Вполне очевидно, что переход от перистого строения к пальчатому состоялся независимо и почти одно-

ременно в нескольких филумах настоящих папоротников. Расцвет папоротников с пальчатым листом приходится на конец триаса - начало юры, хотя в семействе Schizaeaceae листья с пальчатыми боковыми перьями типа *Lygodium* появились в позднем мелу. Если говорить о птеридофиллах, принадлежащих скорее птеридоспермам, чем папоротникам, то тенденция к образованию пальчатой структуры у них наметилась еще в палеозое. Мезозойские *Scoresbya* и *Imania* демонстрируют переход от перистого листа к пальчатому, причем последний род особенно интересен, т.к. имеет листья обоих типов, связанные рядом промежуточных форм. Выше мы описали его листья в терминах системы ветвления, интерпретируя полиморфизм листовой пластинки как результат трансформации монохазия в дихазий, плейхазий и депраний (см. рис. I). Такой прием оправдан тем, что листья многих птеридоспермов сохраняют признаки относительно слабо метаморфизованной системы ветвящихся побегов.

Листья *Tudovakia* по общему плану строения относятся к "типу *Dipteridaceae*". До сих пор такие листья были известны только у папоротников. Их появление у триасовых птеридоспермов следует рассматривать как проявление гомологической изменчивости. Недавно С.В.Мейен (устное сообщение) предпринял попытку построения системы гомологических рядов для нескольких групп палеозойских растений. "Тип *Dipteridaceae*" до сих пор был недостающим звеном в ряду изменчивости листьев птеридоспермов и его обнаружение можно было предвидеть на основе закона Н.И. Вавилова.

Пальчатый лист *Tudovakia* мы интерпретируем как дихазмальную систему ветвления. Приблизительно такую же трактовку Гирмер и Гёргаммер предложили для листьев *Matonia* и близких к ней ископаемых папоротников (Hirmer, Hörgam-mer, 1936), однако большинство исследователей (и в том числе один из авторов настоящей статьи : см. Вахрамеев, Красилов, 1961) считали первое ветвление рахиса дихотомическим. В.Циммерман характеризует листья *Dipteridaceae* как один раз вильчато ветвящиеся. Каждая ветвь несет ряд

сегментов и эта часть листа имеет катадромно-пальчатое строение, как у листьев *Helleborus* (*Ranunculaceae*). Дихотомию главной оси он рассматривает как признак примитивной организации. При такой трактовке трудно представить себе переход от "типа *Polypodium*" к "типу *Dipteridaceae*". Нам кажется более вероятным, что в основе структуры листа как *Tudora-kia*, так и "диптероидных" папоротников лежит дихазальная система ветвления.

Циммерман указывает, что катадромный лист построен по принципу зеркального отражения: сегмент, отходящий, скажем, вправо, ветвится таким образом, что базальный сегмент высшего порядка также направлен вправо. Изменение симметрии при переходе к анадромии (у пера, отходящего вправо, базальное перышко направлено влево) он связывает с изменением поляризации оси. По-видимому, базальный сегмент анадромного листа отвечает верхушке первичной оси, иначе говоря, система ветвления здесь является разновидностью монохазии. Мы полагаем, что обе особенности мезозойских птеридофиллов - переход к анадромии и к диптероидной организации связаны с подавлением верхушечного роста и трансформацией моноподиального ветвления в симподиальное (в различных вариантах). Поскольку эта трансформация происходит более или менее одновременно в различных филумах, можно предположить, что она обусловлена действием определенных экологических факторов. Известно, что климат влияет на характер ветвления: моноподиальное ветвление чаще встречается у тропических растений, тогда как умеренный или аридный климат способствует возникновению симподиального ветвления (см. Тахтаджян, 1964). Таким образом, можно предположить, что особенности мезозойских птеридофиллов отражают климатические условия начала мезозойской эры.

Мезозойские птеридофиллы и примитивный
тип листьев покрытосеменных

В настоящее время нет единого мнения относительно исходной жизненной формы покрытосеменных. Исследователи, стоящие на позициях полифилетического происхождения, допускают первичное разнообразие жизненных форм (Meeuse, 1967). Другие считают, что была одна исходная форма. По мнению Н.П. Цвелева (1969), первые цветковые были травами, П.П.Гамбарян (1970) считает их гидрофитами, но большинство признает первичность фанерофитов (см. Тахтаджян, 1973). При этом, пожалуй, наиболее популярна теория Корнера, реконструирующего предка цветковых в виде низкого толстостебельного (пахикаулического) дерева с пучком огромных перистых листьев. В последнее время Корнер попытался даже сформулировать "закон", согласно которому в основании филогенетического древа всех цветковых в целом и каждой группы в отдельности должен находиться пахикаулический "стартер" (Corner, 1967). Я.И. Проханов (1965) призывал "твердо помнить" вывод Корнера о вторичности таких признаков, как тонкостебельность, мелколистность и т.п. Между тем давно известно, что пахикаулические деревья обычно стоят не в начале, а в конце филогенетических рядов (Parkin, 1953). Популярности теории пахикаулического предка в значительной мере способствовала известная реконструкция *Suscadeoidea* с коротким толстым стволом. Сейчас, однако, никто не сомневается, что первичной для беннеттитовых была лептокаулическая форма с вильчато ветвящимся стеблем (Delevoyas, 1968). Теория Корнера противоречит мелколистность древнейших раннемеловых цветковых. Они большей частью имели пальчатые или простые листья; перистые листья встречались значительно реже. Некоторые данные свидетельствуют о том, что уже в то время форма листа легко изменялась под влиянием условий. Например, в альбских отложениях Сучанского бассейна в Приморье встречено четыре вида с лопастными листьями и один со сложноперистыми, а в одновоз-

растных отложениях Суйфунского бассейна с более сухим климатом — три вида с цельными листьями. Этот пример показывает, насколько трудно делать какие-либо выводы относительно анцестрального типа на основе сравнительно-морфологического анализа листьев современных цветковых, если даже в раннем мелу форма листовой пластинки в значительной мере определялась экологическими факторами. Прimitивные по флоральным и ксилотомическим признакам цветковые нередко имеют простые листья с цельной пластинкой, но такие листья вообще характерны для вечнозеленых деревьев дождевых тропических и субтропических лесов, где большей частью и обитают примитивные цветковые. В некоторых группах достоверно прослеживается семафилетический ряд от простых листьев к сложным (*Acer*, *Rubus*, *Vitaceae*: Имс, 1964; Parkin, 1953), а в других группах — от сложных к простым путем редукции или слияния листочков (*Proteaceae*, *Bauhinia* и др.).

Более надежные выводы, вероятно, можно получить путем сравнения раннемезозойских птеридофиллов с листьями древнейших меловых цветковых. Среди последних можно выделить две группы: в одну из них входят листья сходные, по крайней мере внешне, с листьями платана, тополя, магнолии, фикуса, тетрацентрона, сассафраса, аралии и т.д. Другую группу составляют листья, не имеющие аналогов в современной флоре или лишь отдаленно напоминающие листья некоторых протейных и аралиевых. Сюда относятся *Debeys Miquel*, *Dawalquea Saporta et Marion*, *Proteophyllum Velenovsky*, *Fontainea Newberry*, *Manihotites Berry* и некоторые другие. Они имеют пальчатые или лопастные листья, построенные по одному плану, в основе которого лежит симподиальная система ветвления (она обнаруживается в ветвлении сегментов или главных жилок). Сегменты (или лопасти) как правило асимметричные, с перетянутым у основания акроскопическим краем. Эта довольно обширная группа древних цветковых пришла в упадок в конце мела. Т.Гаррис обратил внимание на сходство листьев раннемезозойской

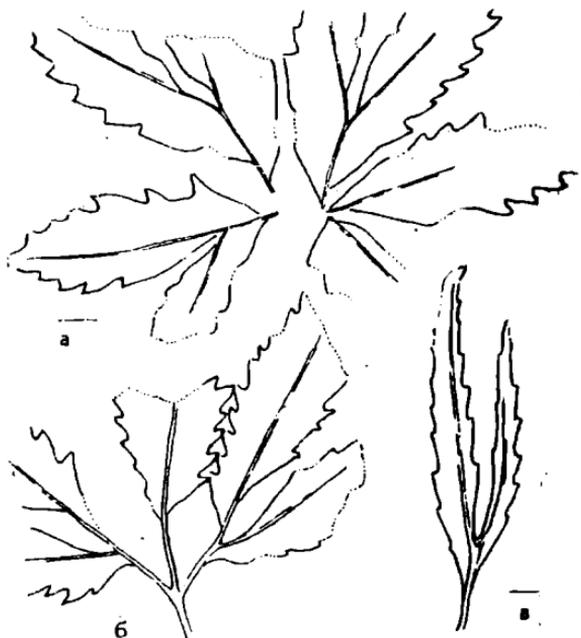


Рис. 3. Характер ветвления сегментов листа у *Boorebyua* из нижней яры Гренландии (а - по Hargis, 1932) и *Proteophyllum* из верхнего мела Чехословакии (б, в - по Viniklar, 1931).

Furcula с листьями мелового рода *Fontainea*. Он не без оснований считает, что если бы *Furcula* была найдена не в рет-дэйсовых, а в меловых или третичных отложениях, ее без колебаний отнесли бы к покрытосеменным (Harris, 1932). Еще более близкое сходство с *Fontainea* и другими покрытосеменными той же группы имеют описанная Гаррисом *Scoresbya* (рис. 3) и наш новый род *Imania*. Из сеномана Чехословакии описаны листья *Protosphyllum araliopsis* Viniklar, 1931, практически неотличимые от *Scoresbya*. Эти листья встречены вместе с многочисленными остатками покрытосеменных и причислены к последним. Однако, при определении систематического положения *Symplocophyllum*-листьев того же морфологического типа, ни геологический возраст, ни общий состав ассоциации не могли помочь, т.к. этот род встречен в нижнемеловых отложениях вместе с папоротниками, разнообразными голосеменными и еще очень редкими покрытосеменными (Красилов, 1967).

Таким образом, в раннем мезозое появляются своеобразные пальчатые или перисто-пальчатые листья с симподиально ветвящимися асимметричными сегментами типа *Scoresbya - Imania*. В позднем триасе - начале юры они встречены в Восточной Гренландии, Центральной Европе, Средней Азии и на Дальнем Востоке, главным образом в пределах экотона между умеренной и субтропической зонами. Этот тип листьев прослеживается вплоть до позднего мела, где распространен еще более широко. Позднемеловые растения со *Scoresbya* - подобными листьями классифицируются как покрытосеменные.

ЛИТЕРАТУРА

- Вахрамеев В.А., Красилов В.А. 1961. Домерская флора Северного Кавказа. Палеонтол. ж., 3: 103-108.
- Гамбарян П.П. 1970. Снова о числовой таксономии. Ж. общей биологии, 31, 4: 410-414.
- Ино А. 1964. Морфология цветковых растений. "Мир", М.: I - 497.
- Красилов В.А. 1967. Раннемеловая флора Южного Приморья и

- ее значение для стратиграфии. "Наука", М.: I-248.
- Красилов В.А. 1969. Критический обзор систематики ископаемых папоротников СССР со спорами *in situ*. В об. Ископаемая фауна и флора Дальнего Востока, I, Владивосток: II7-128.
- Проханов Я.И. 1965. Эволюция листа деревянистых двудольных растений. Труды Моск. об-ва испыт. природы, 13: 71-110.
- Тахтаджян А.Л. 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. "Наука", М.-Л.: I-236.
- Тахтаджян А.Л. 1970. Происхождение и расселение цветковых растений. "Наука", Л.: I-145.
- Цвелев Н.П. 1969. Некоторые вопросы эволюции злаков (Poaceae). Бот. ж., 54: 361-370.
- Cornier E.J.H. 1967. *Ficus* in the Solomon Islands and its bearing on the post-Jurassic history of Melanesia. Philos. Trans. Roy. Soc. London, 253B: 23-159.
- Delevoryas T. 1968. Some aspects of cycadeoid evolution. J. Linean Soc. (Bot.), 61: 137-146.
- Harris T.M. 1932. The fossil flora of Scoresby sound, East Greenland. Pt. 2. Medd. om Grønland, 85: 1-112.
- Hirmer M., Hörhammer L. 1936. Morphologie, Systematik und geographische Verbreitung des fossilen und rezenten Matoniaceen. Palaeontographica, 81B: 1-70.
- Huzioka K. 1970. A new species of Sagenopteris from Nariwa, Southwest Honshu, Japan. Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan., 77: 229-234.
- Jones O.A., Jersey N.J. de. 1947. The flora of the Ipswich coal measures - morphology and floral succession. Univ. Queensland Papers, 3: 1-86.
- Kräusel R., Schaarschmidt F. 1968. Scoresbya Harris (Dipteridaceae?) aus dem unteren Jura von Sassendorf. Palaeontographica, 123B: 124-131.
- Meeuse A.D. 1967. Again: the growth habit of the early angiosperms. Acta Bot. Neerl., 16: 33-41.
- Melville R. 1969. Leaf venation patterns and the origin of

- the Angiosperms. Nature, 224: 121-125.
- Parkin J. 1953. The Durian theory - a criticism. Phytomorphology, 3: 80-88.
- Plumstead E. 1961. Ancient plants and drifting continents. S. Afr. J. Sci., 57: 173-181.
- Townrow J.A., Jones J. 1969. On Pachypteris pinnata (Wal-
kom) from Tasmania. Pap. Proc. Roy. Soc. Tasmania,
103: 63-67.
- Viniklar L. 1931. K výskytu Proteacei v českém útvaru kříd-
lovém. Preslia, 10: 167-172.
- Zimmermann W. 1969. About Mesozoic pteridophylls. Amer. J.
Bot., 56: 814-819.
- Zimmermann W., Schneider A.M. 1967. Mesozoische Pterido-
phyll. Phytomorphology, 17: 336-345.

V.A.K r a s s i l o v a n d S.A.S c h o r o c h o v a

NEW TRIASSIC PLANTS FROM THE IMAN BASIN
(PRIMORYE) WITH SOME COMMENTS OF THE
MESOZOIC PTERIDOPHYLL MORPHOGENY

In addition to the well known Mongugaj flora of the Southern Primorye, several localities of the Late Triassic (Noric) plants were discovered recently in the Iman basin (Northern Primorye). They are similar to the Nariwa plant-beds of Japan and differ from the Mongugaj flora in the higher rate of conifers (Plate XVII) and pteridosperms. (the difference being of the ecological nature). Two new genera of the pteridosperms are described. The genus *Imania* gen.n. has extremely variable leaves: pinnate, palmatipinnate, palmate of two segments or palmate of several (usually 5-7) segments. Accordingly, the branching of the leaf axes varies from the pleiochasium to dichasium or depreanum (Text-fig. 2). The large leaflets of *Imania* are comparable with *Glossopteris*. The leaf morphology as a whole is nearly intermediate between *Scoresbya* Harris and *Sagenopteris* Prosl. The forked sporophyll (Plate XIII,

figs. 3-5) is found together with the *Imania* leaves. Its sporangia are borne in a row on each of the branches. The second genus *Tudovakia* gen. n. resembles the *Matoniaceae* or the *Dipteridaceae* ferns in the general aspect of palmate leaves. However, the pinnules are *Pachypteris*-like, very thick, with immersed veins and papillate cuticle (Plate XVI). It is suggested, that the digitate leaves arrived simultaneously among the ferns as well as the *Coryetosperrmaceae* pteridosperms due to suppression of apical growth. The change from monopodial to sympodial branching supposed to be induced by the deterioration of climate. The early Mesozoic *Scoresbya* - like leaves are similar to those of the Cretaceous genera *Fontainea*, *Proteophyllum*, *Manihotides*, etc. which probably represent the primitive leaf type of the angiosperms.

Объяснения к таблицам XIII-XVII статьи

В. А. Красилова и С. А. Шороховой

Таблица XIII

Фиг. 1-3, 7. *Imania heterophylla* sp.n.: 1 - экз. № 22-277, часть перисто-пальчатого листа (x 2); 7 - экз. № 22-272, нижний эпидермис, реплика (x 146); Приморье, р. Тудо-Ваку, норийский ярус.

Фиг. 4-6. Предполагаемый микроспорофилл *Imania*: 4, 5 - экз. № 22-278 (x 1 и 3), 6 - часть того же экземпляра (x 7). Там же.

Таблица XIV

Во всех случаях размеры натуральные

Фиг. 1-8. *Imania heterophylla* sp.n.: 1 - экз. № 22-268, 5 - экз. № 22-304, 8 - экз. № 22-273, двупальчатые листья; 2 - экз. № 22-265, 3 - экз. № 22-271, отдельные перья; 4 - экз. № 22 - 376, пальчатый лист с тремя сегментами; 6 - голотип, экз. № 22-267, перистый лист; 7 - экз. № 22-305, перисто-пальчатый лист; Приморье, р. Тудо-Ваку, норийский ярус.

Таблица XV

Фиг. 1-10. *Imania heterophylla* sp.n.: 1 - экз. № 22-302, участок крупного пера (x 1); 2 - экз. № 22-269, 3 - экз. № 22-270, двупальчатые листья (x 1); 4 - экз. № 22-327, пальчатый лист с семью листочками (x 1); 5 - экз. № 22-332, пальчатый лист с четырьмя листочками (x 1); 6 - экз. № 22-333, пальчатый лист с пятью листочками (x 1); 7, 8 - экз. № 22-329, пальчатый лист с шестью листочками, из которых два средних перекрывают друг друга, 7 (x 1), 8 (x 2); 9, 10 - экз. № 22-331, пальчатый лист с пятью листочками, 9 (x 1), 10 (x 2); Приморье, р. Тудо-Ваку, норийский ярус.

Таблица XVI

Фиг. 1-7. *Tudovakia papillosa* sp. n.: 1 - голостип. экз. № 22-380, почти целый лист (x 1); 2 - экз. № 22-326, участок пера (x 2); 3 - экз. № 22-384, верхушки двух перьев (x 1); 4 - экз. № 22-350, перышки типичной формы (x 3); 5, 6 - экз. № 22-351, цельные и двулопастные перышки (x 1 и 3); 7 - экз. № 22-380, верхний эпидермис с папиллами, реплика (x 146); Приморье, р. Тудо-Ваку, норрийский ярус.

Таблица XVII

Фиг. 1, 3, 4. Мегаотробил хвойного и отдельная чешуя, экз. № 22-15 (x 1, 3 и 7); Приморье, р. Тудо-Ваку, норрийский ярус.

Фиг. 2, 5-7. Побеги типа *Klatocladia*, экз. № 22-16 (x 3), № 20-124 (x 1) и № 20-125 (x 1 и 3); там же.

Таблица I

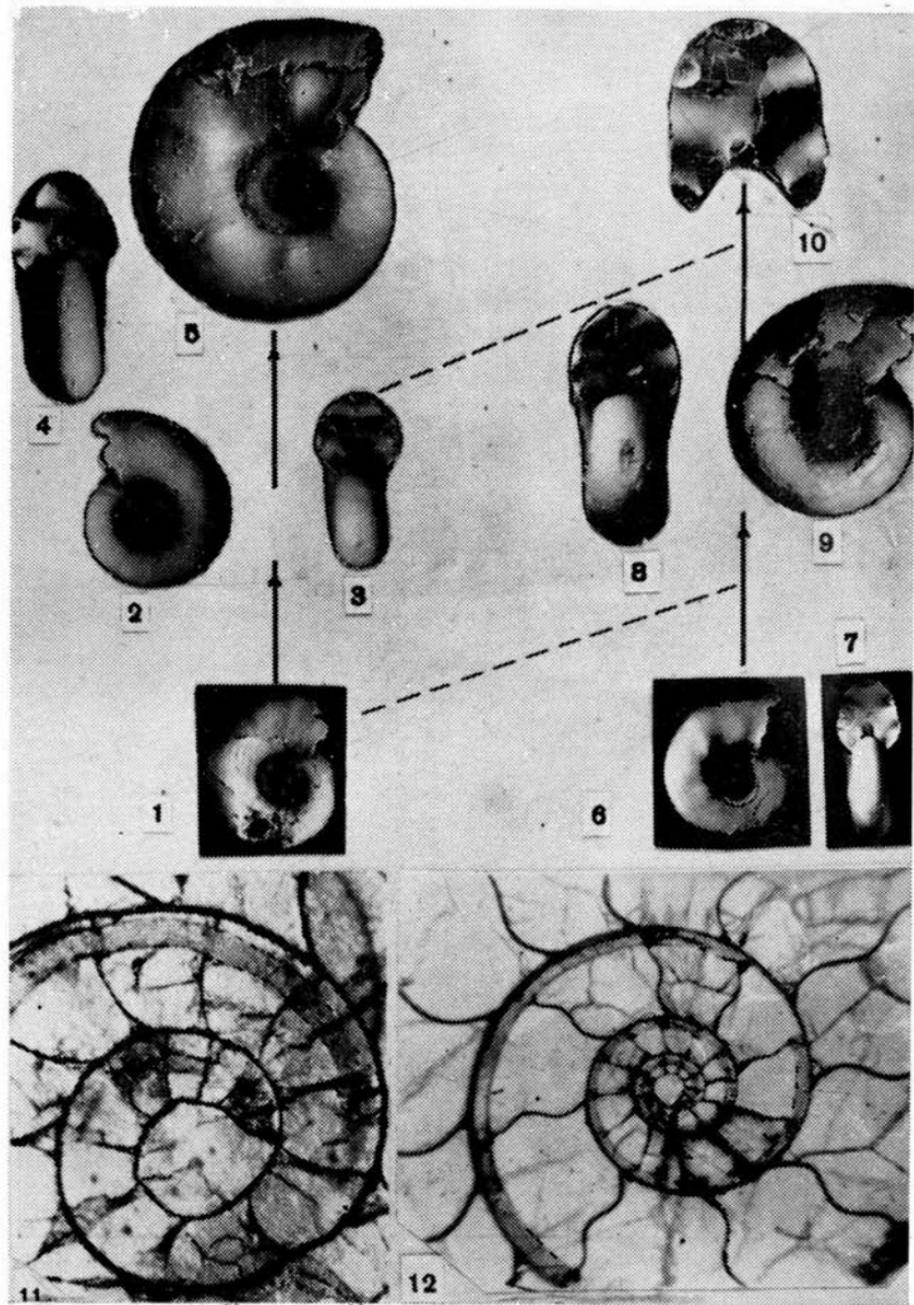


Таблица - II

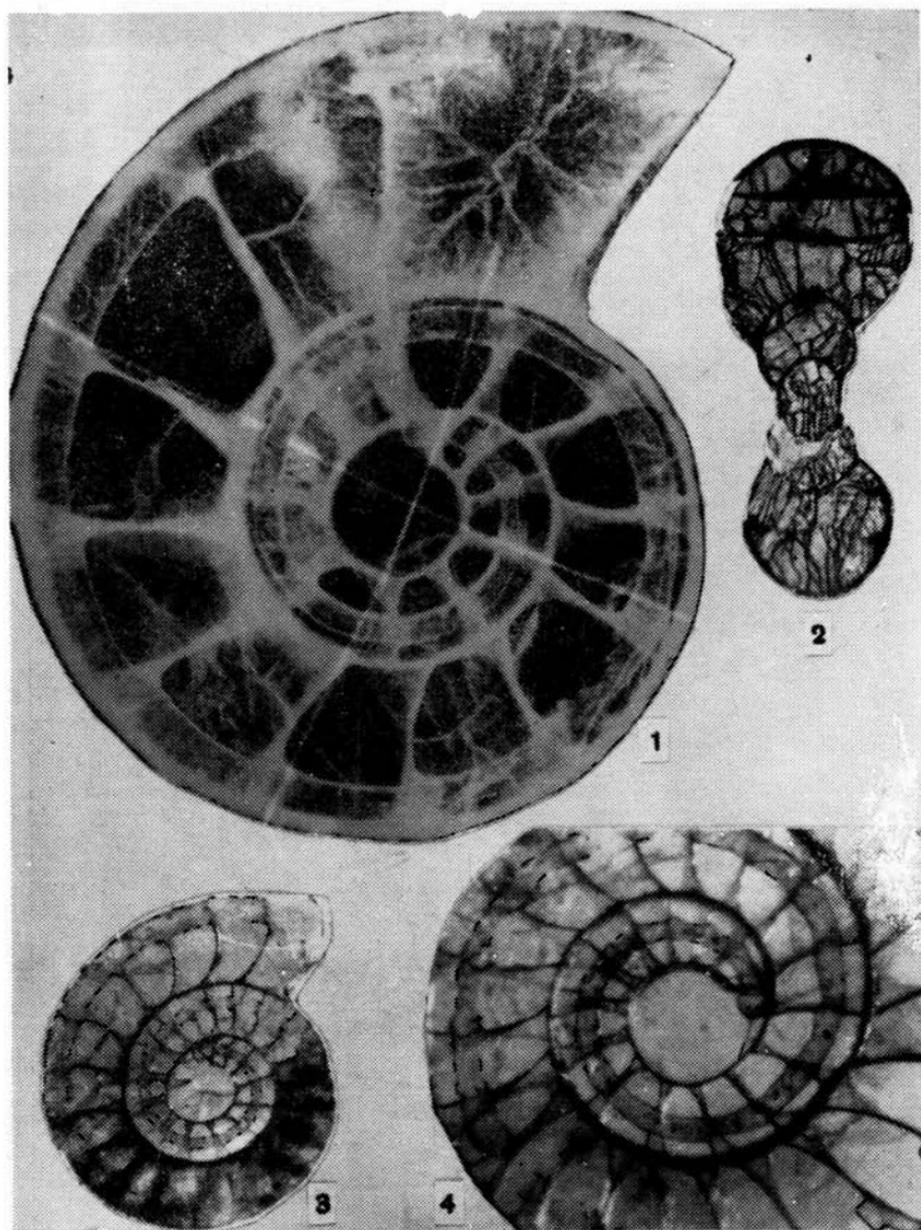


Таблица III

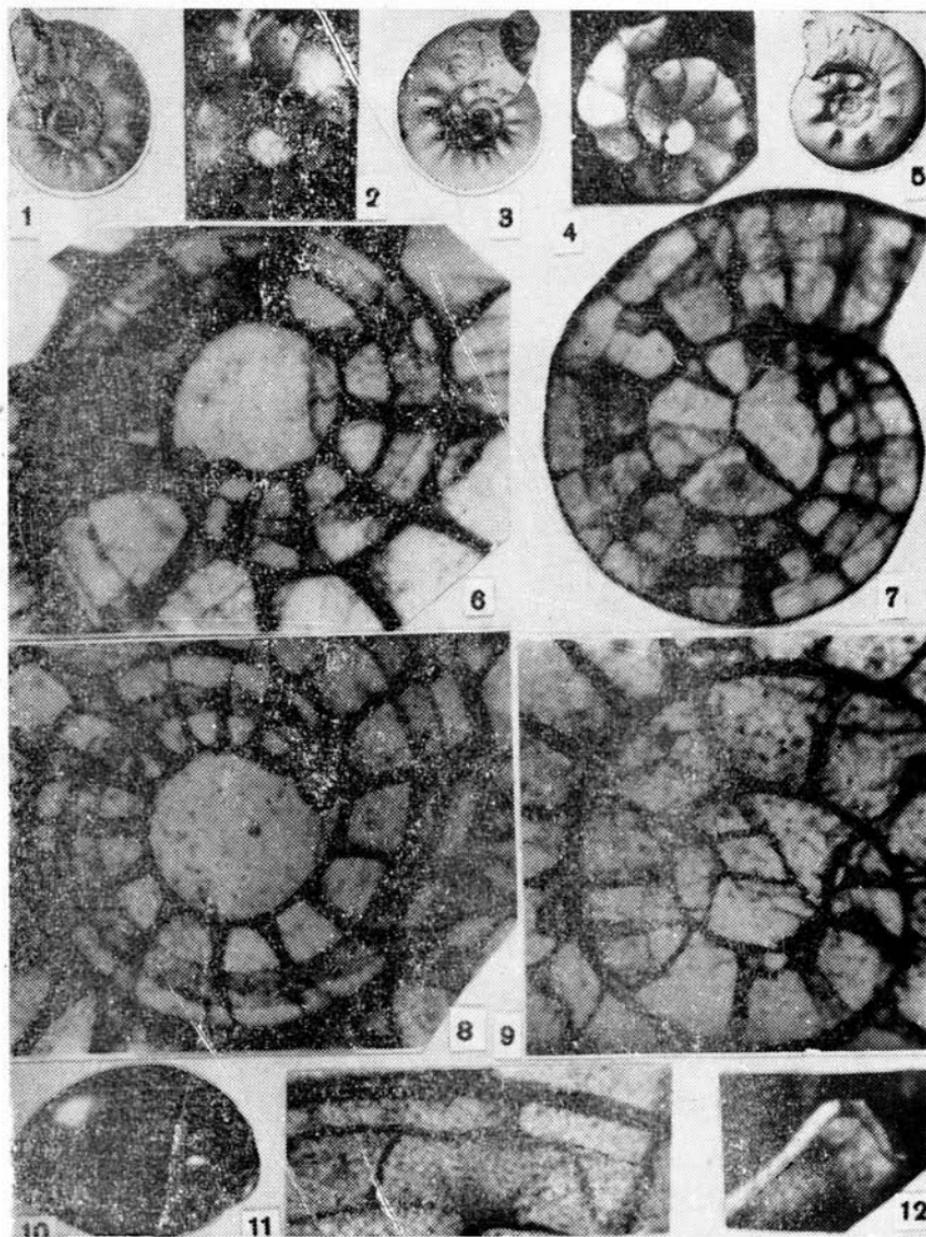


Таблица IV

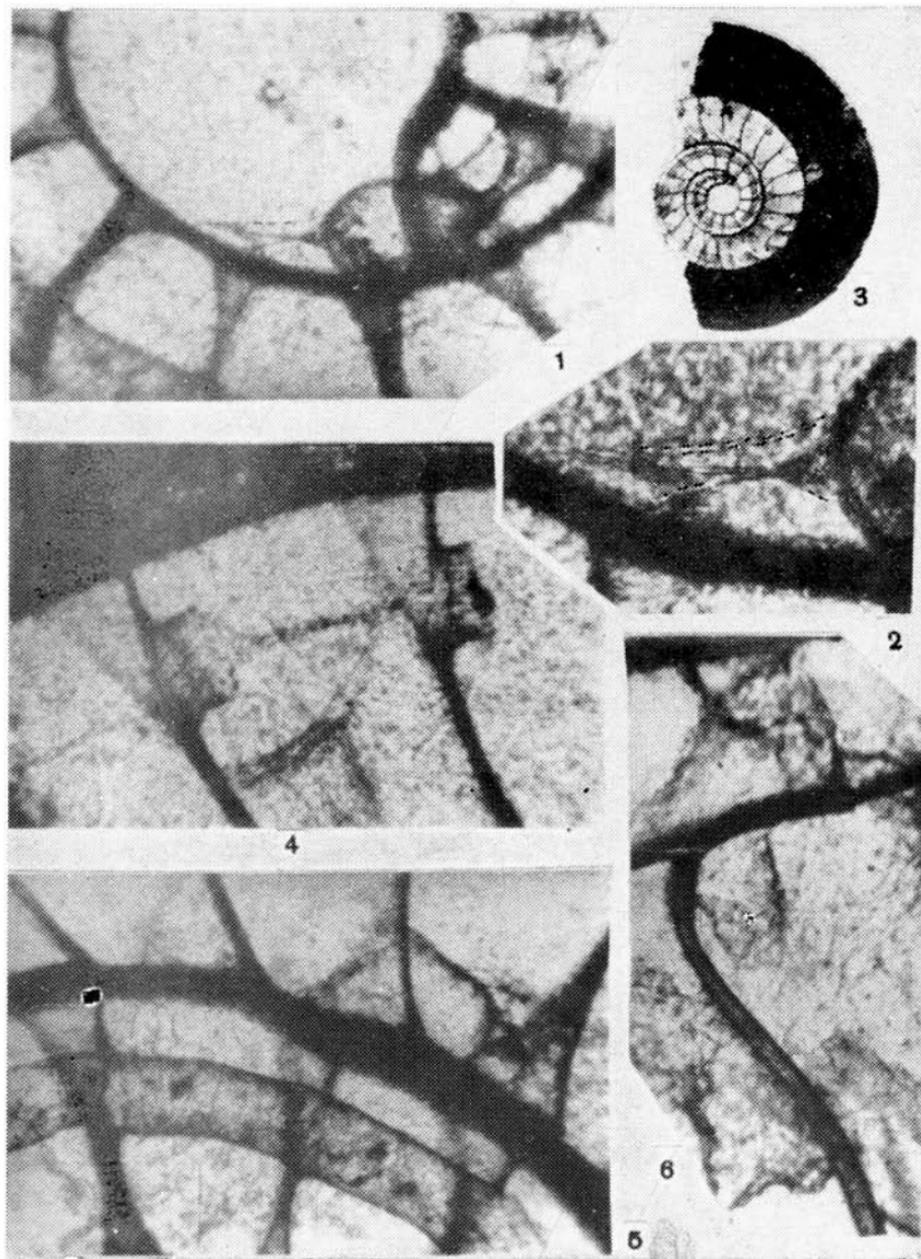


Таблица V

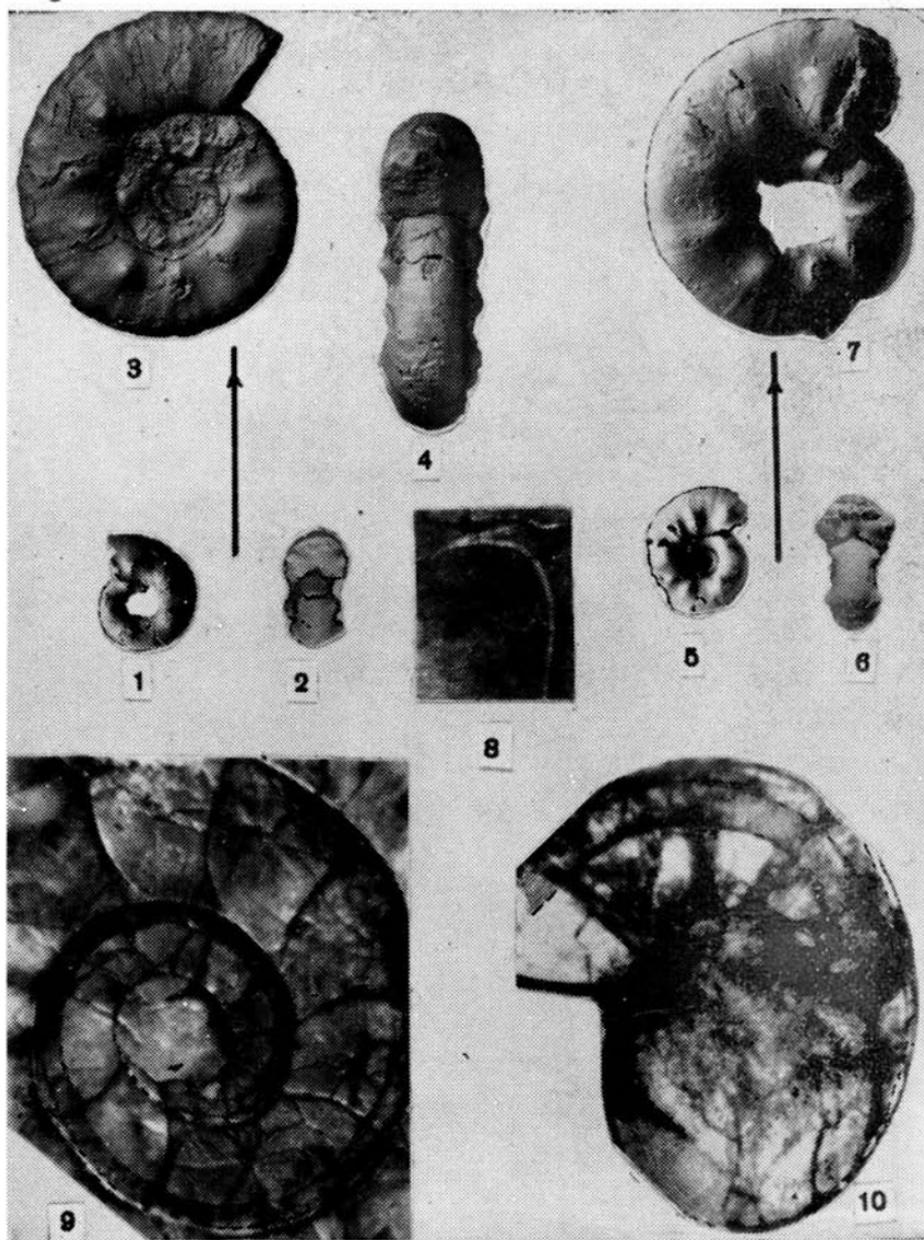


Таблица VI

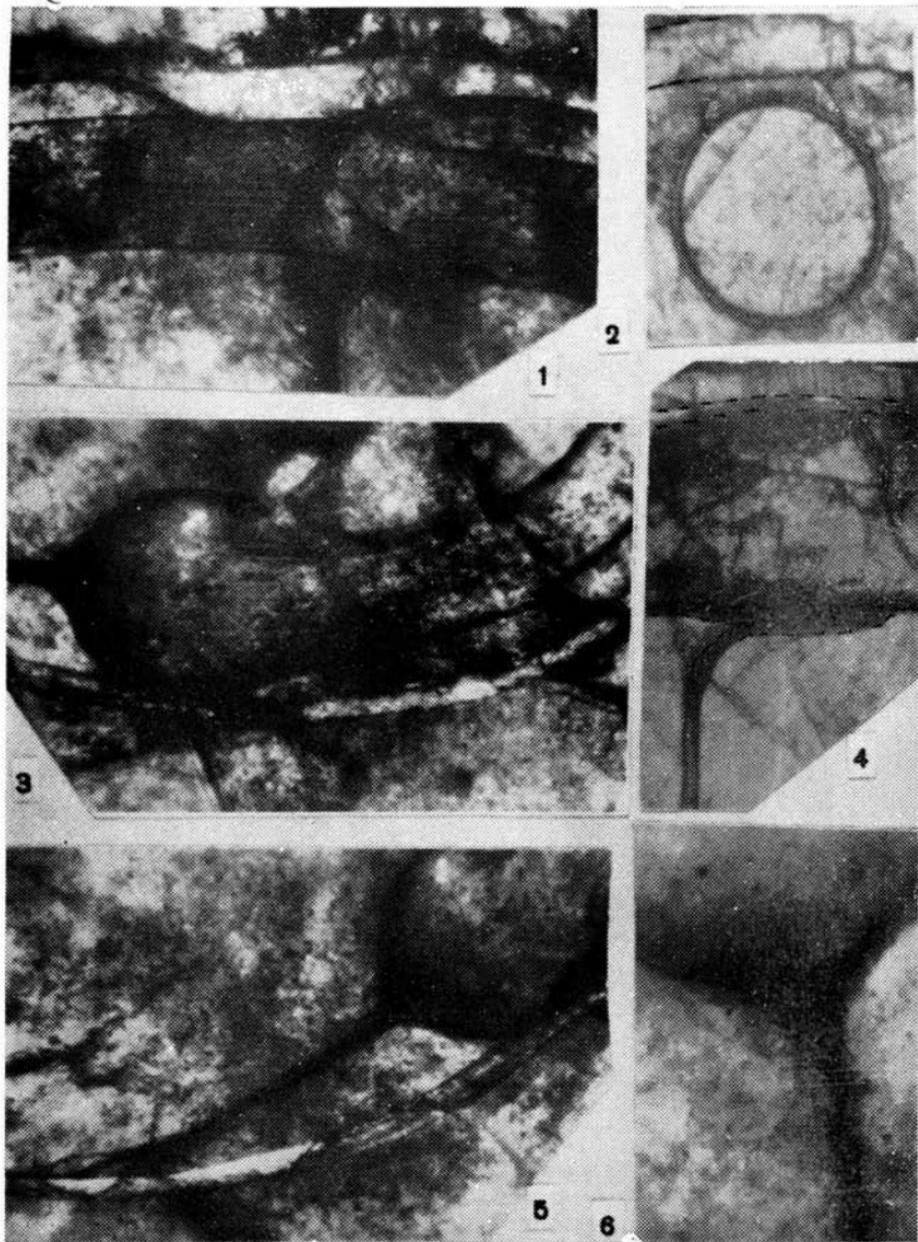


Таблица VII

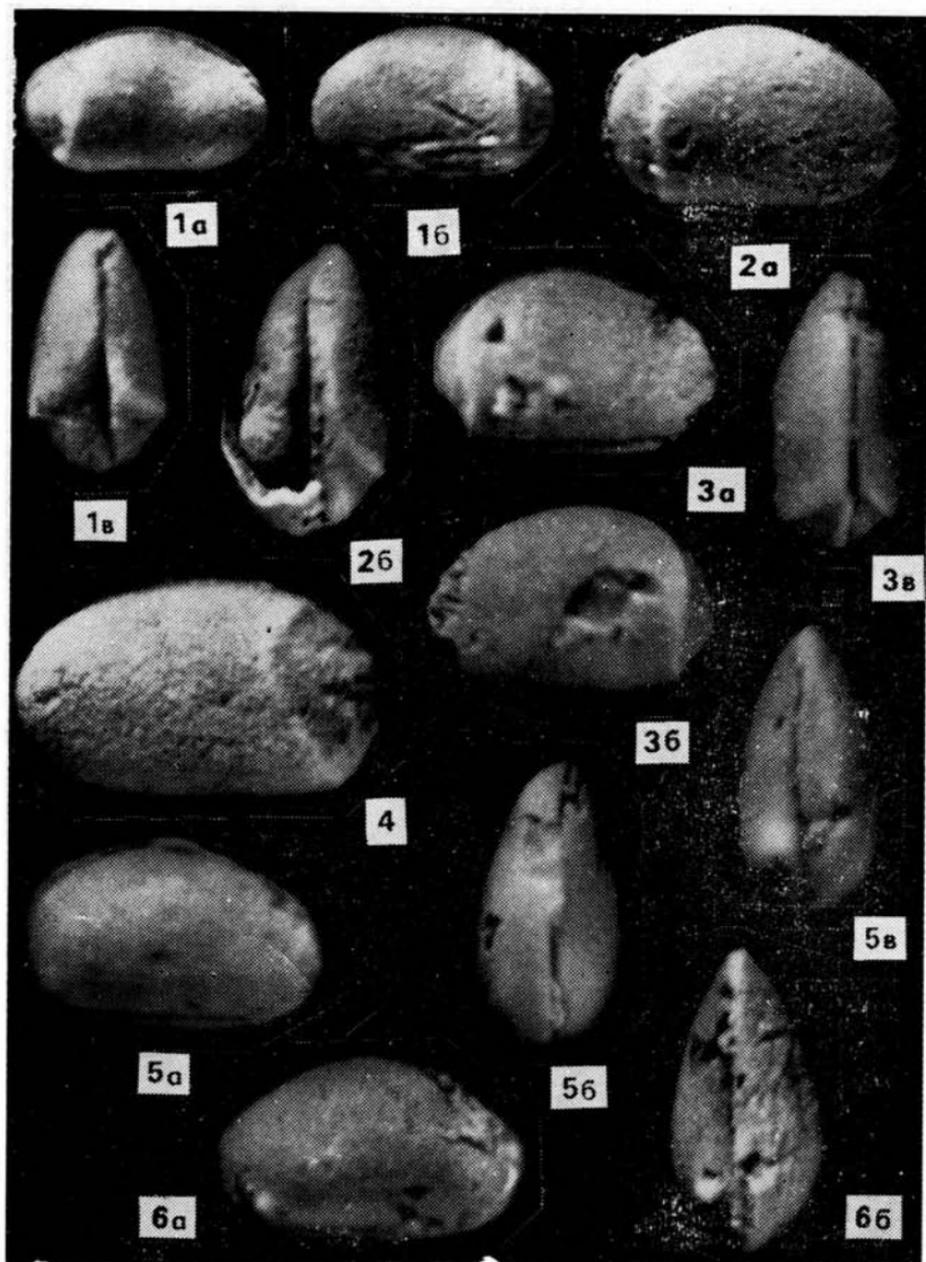


Таблица VIII

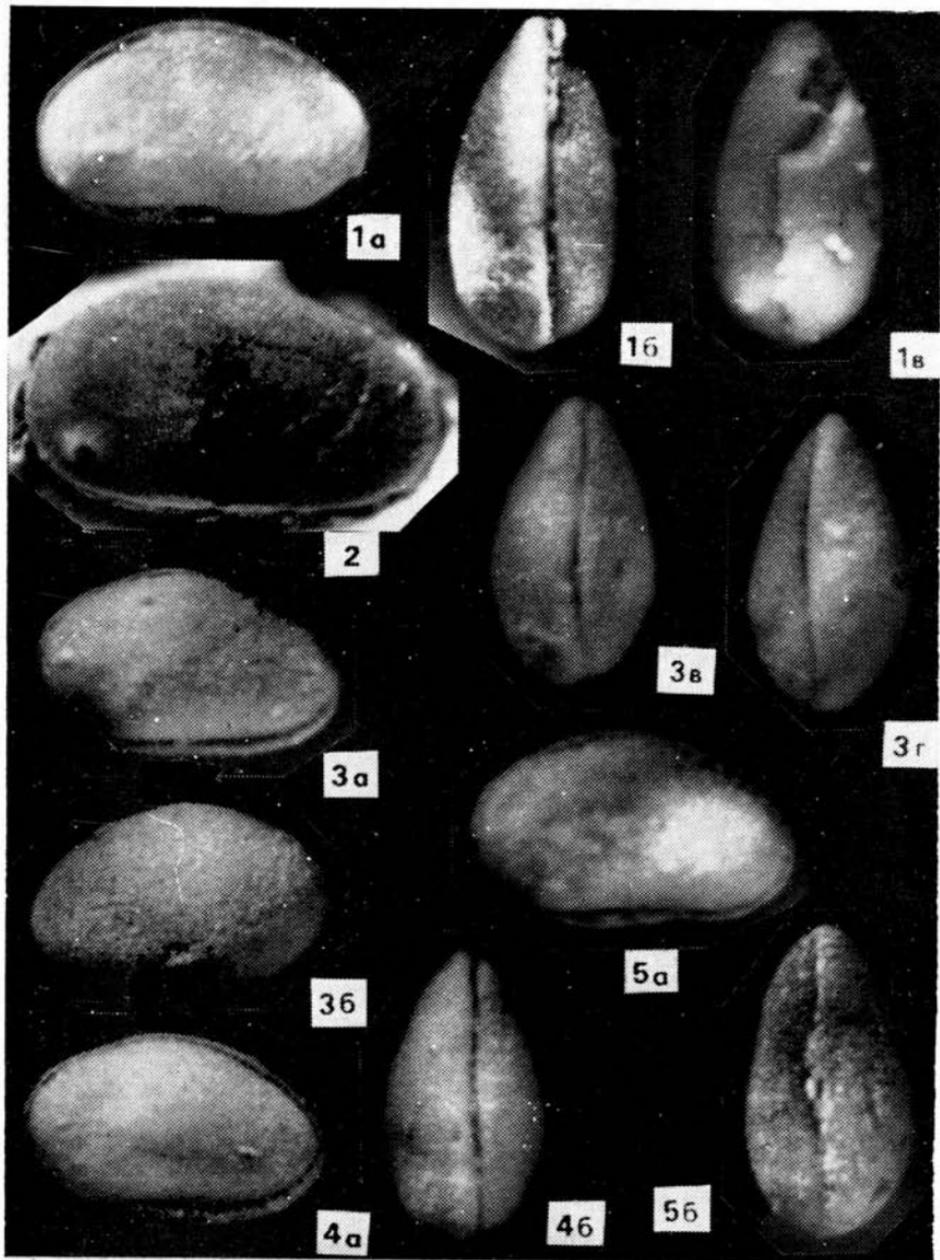


Таблица IX

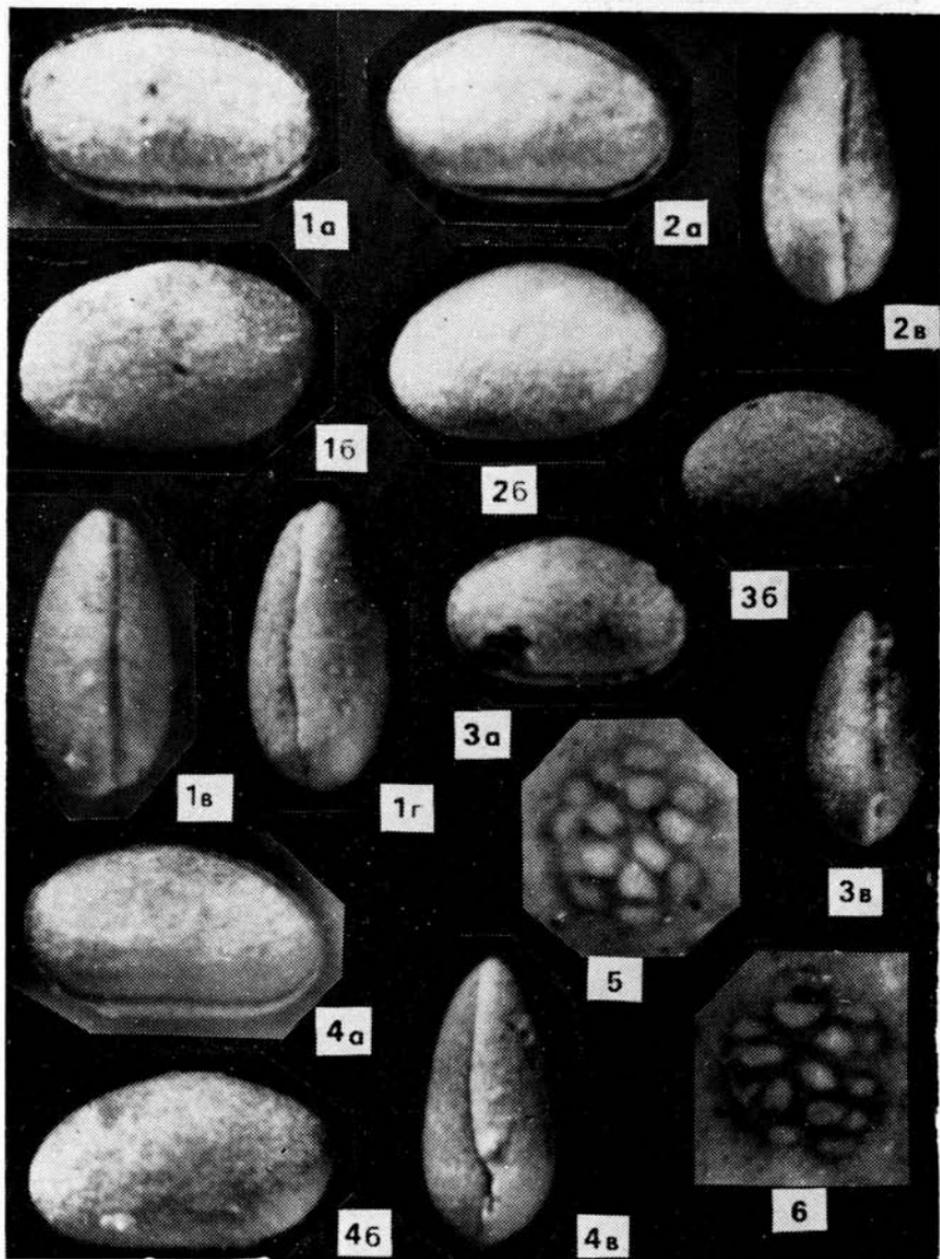


Таблица X

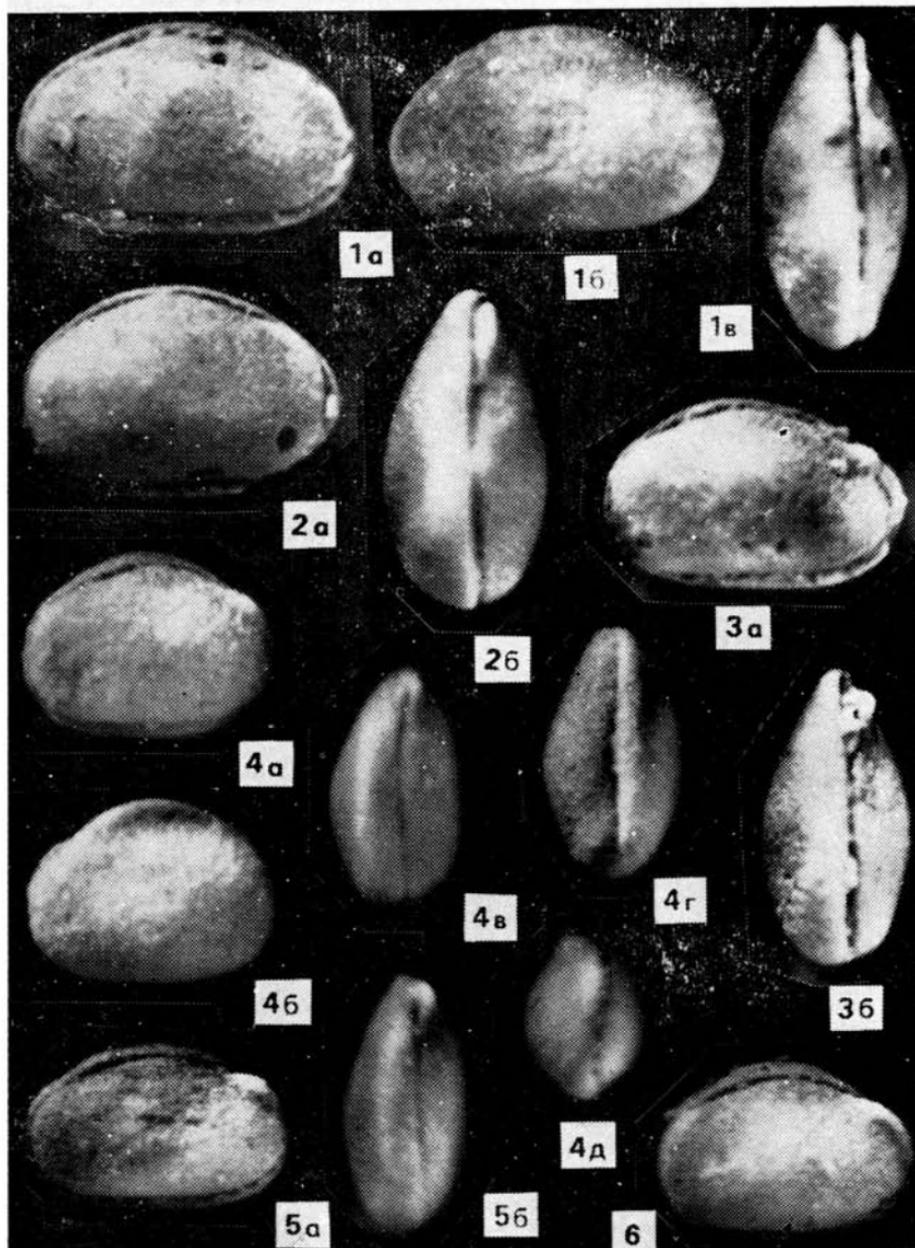


Таблица XI

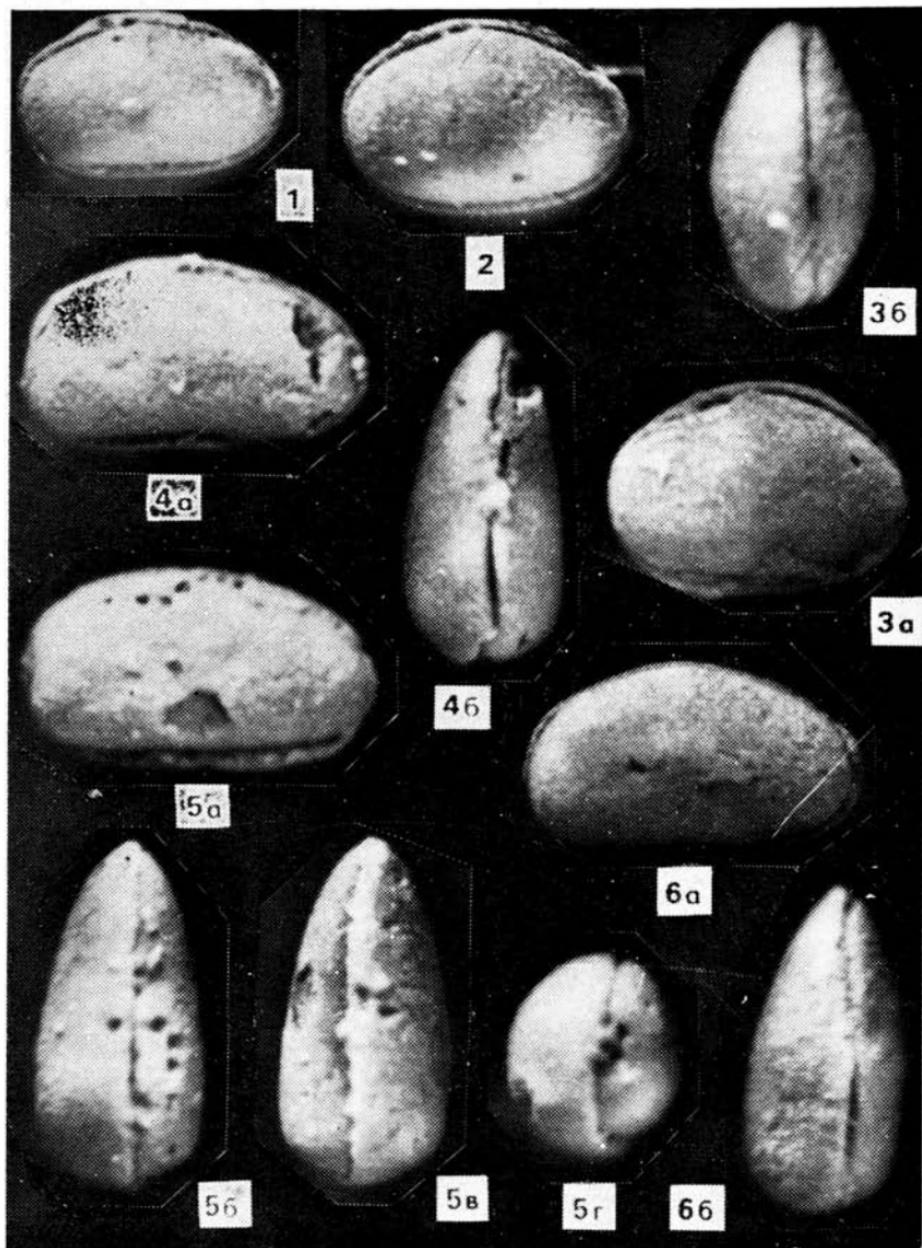


Таблица XII

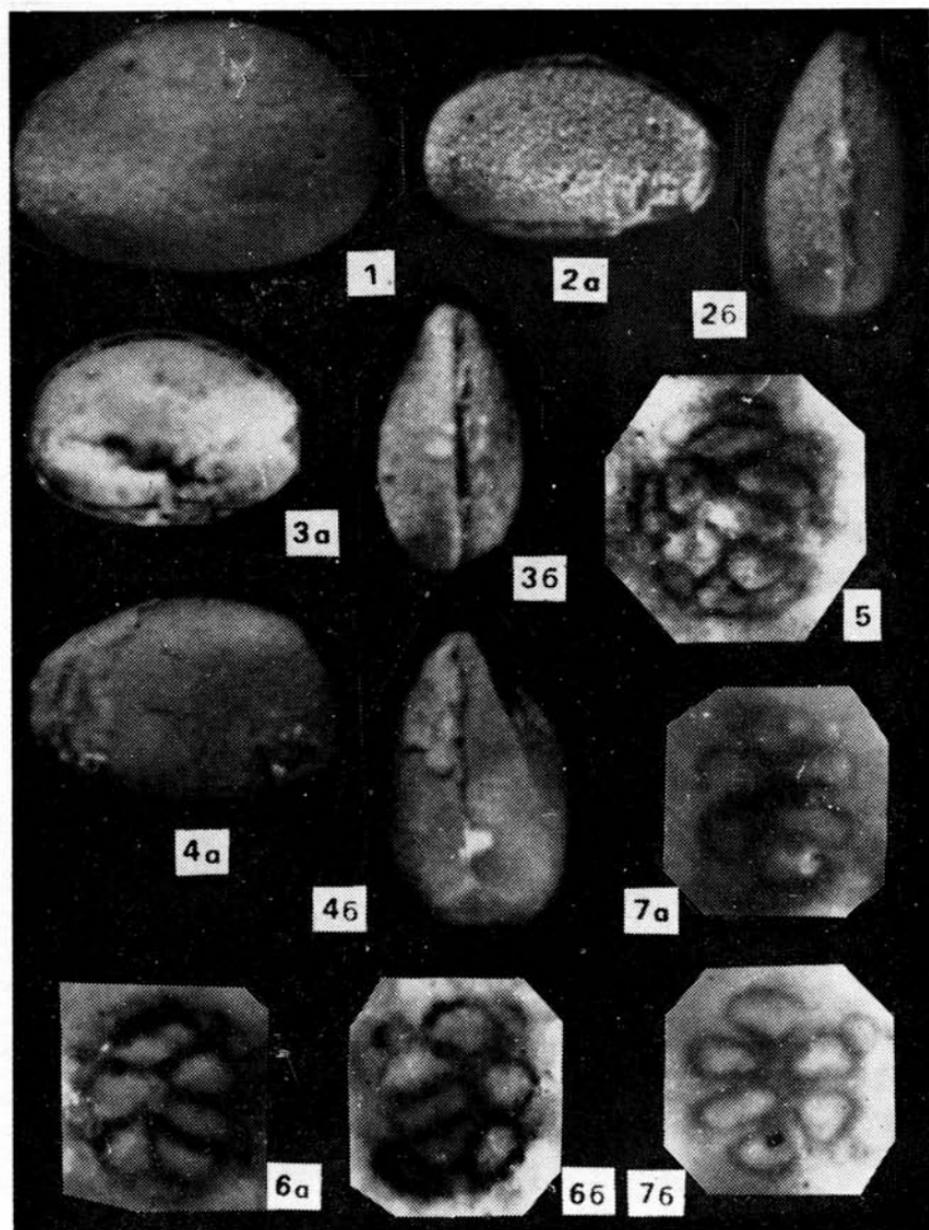


Таблица XIII

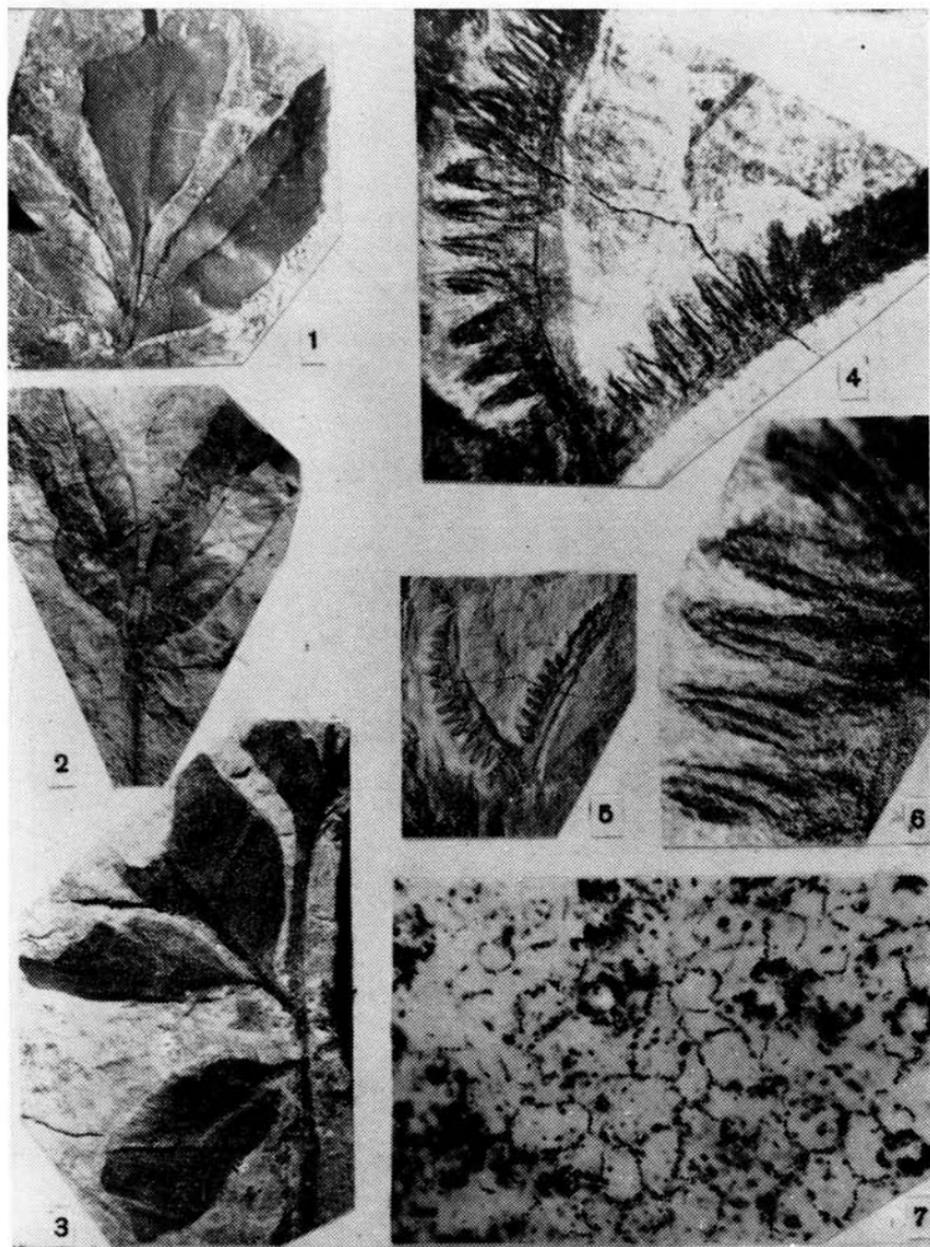


Таблица XIV

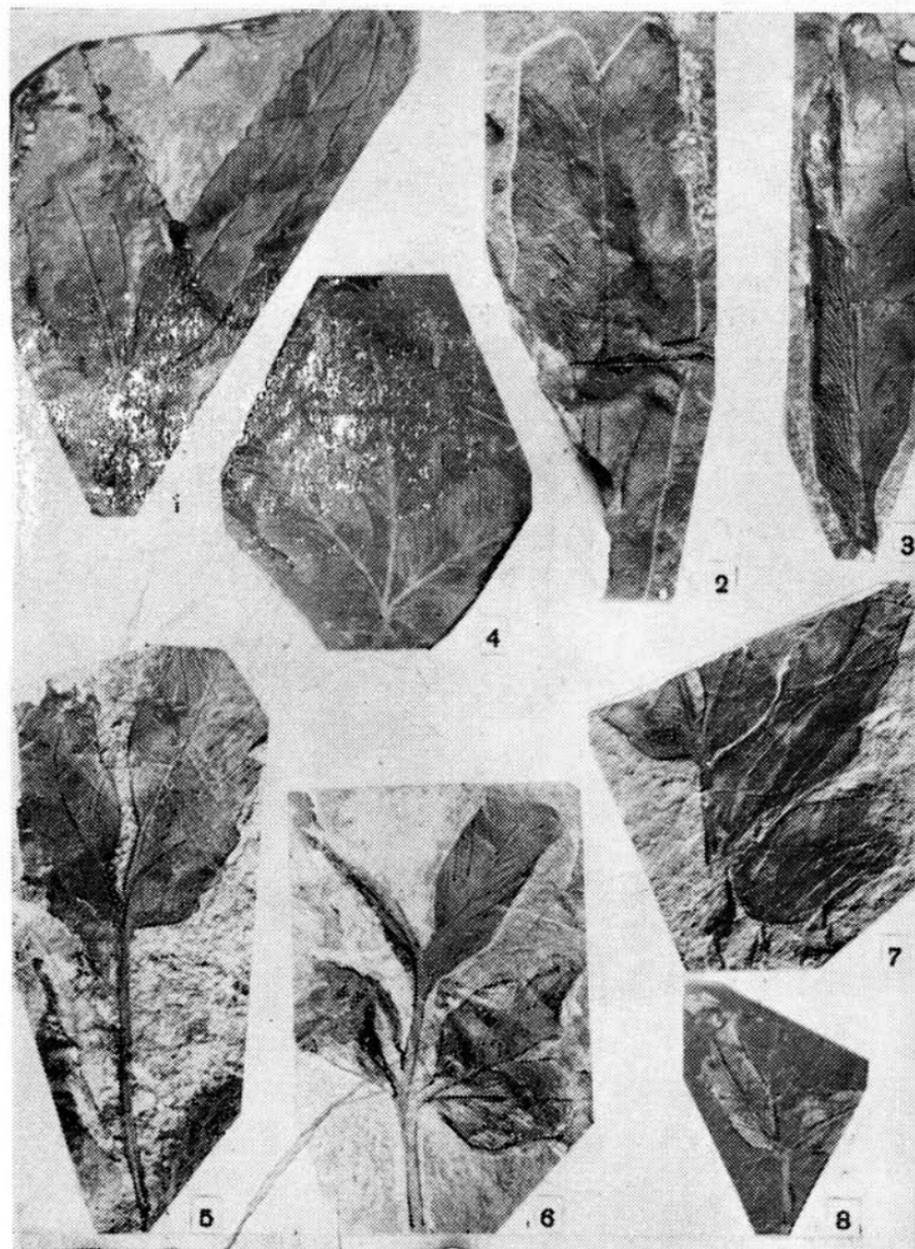


Таблица XV

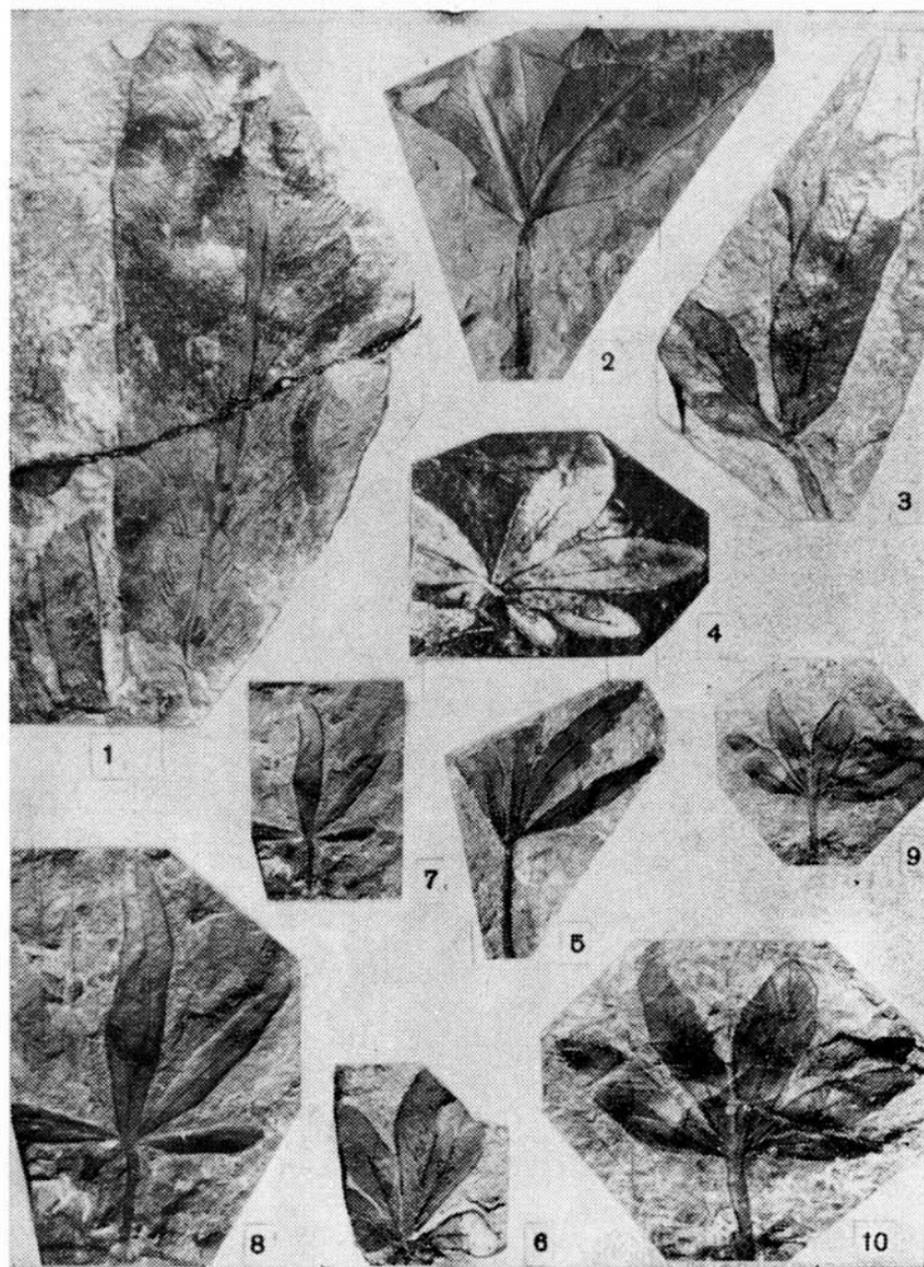


Таблица XVI

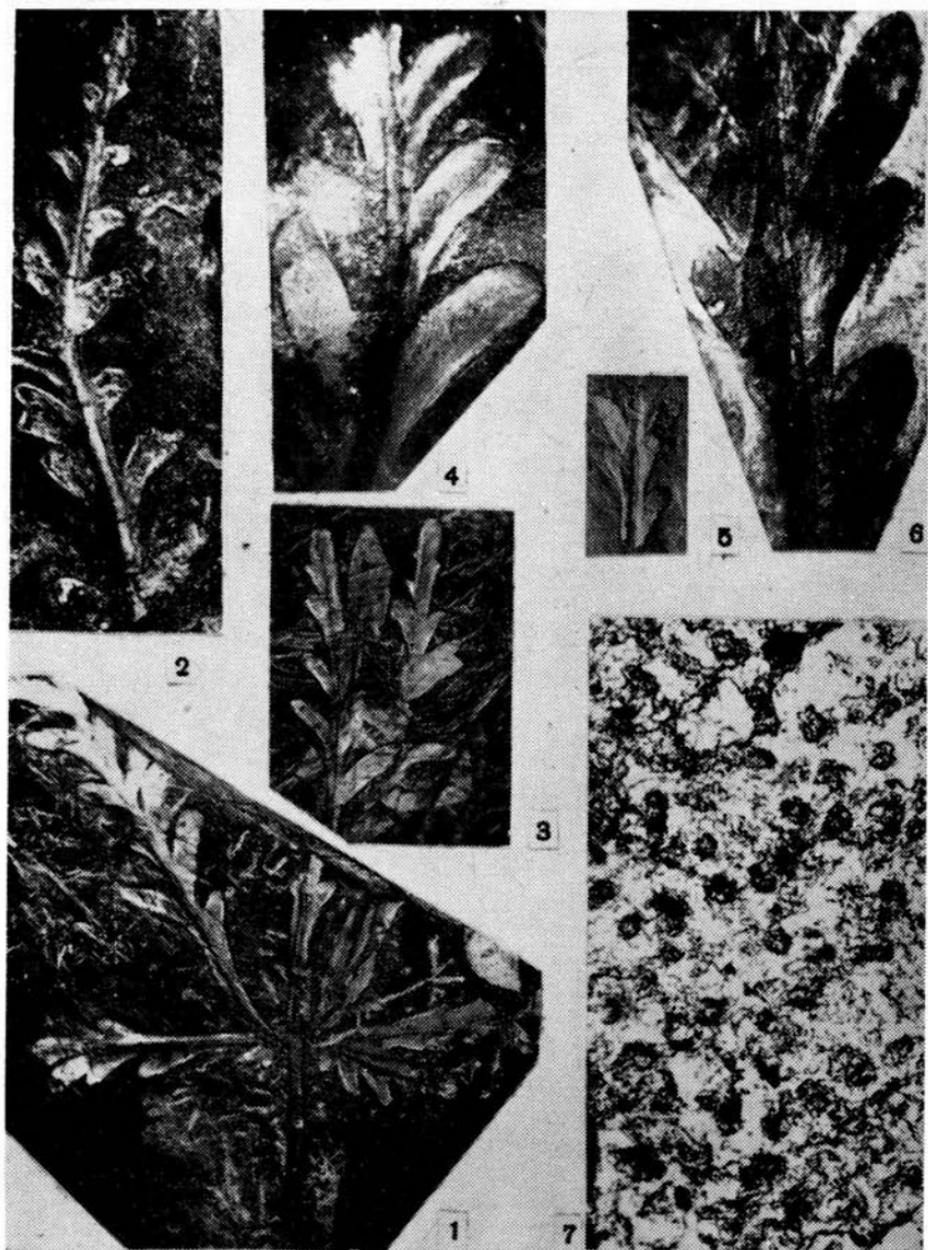
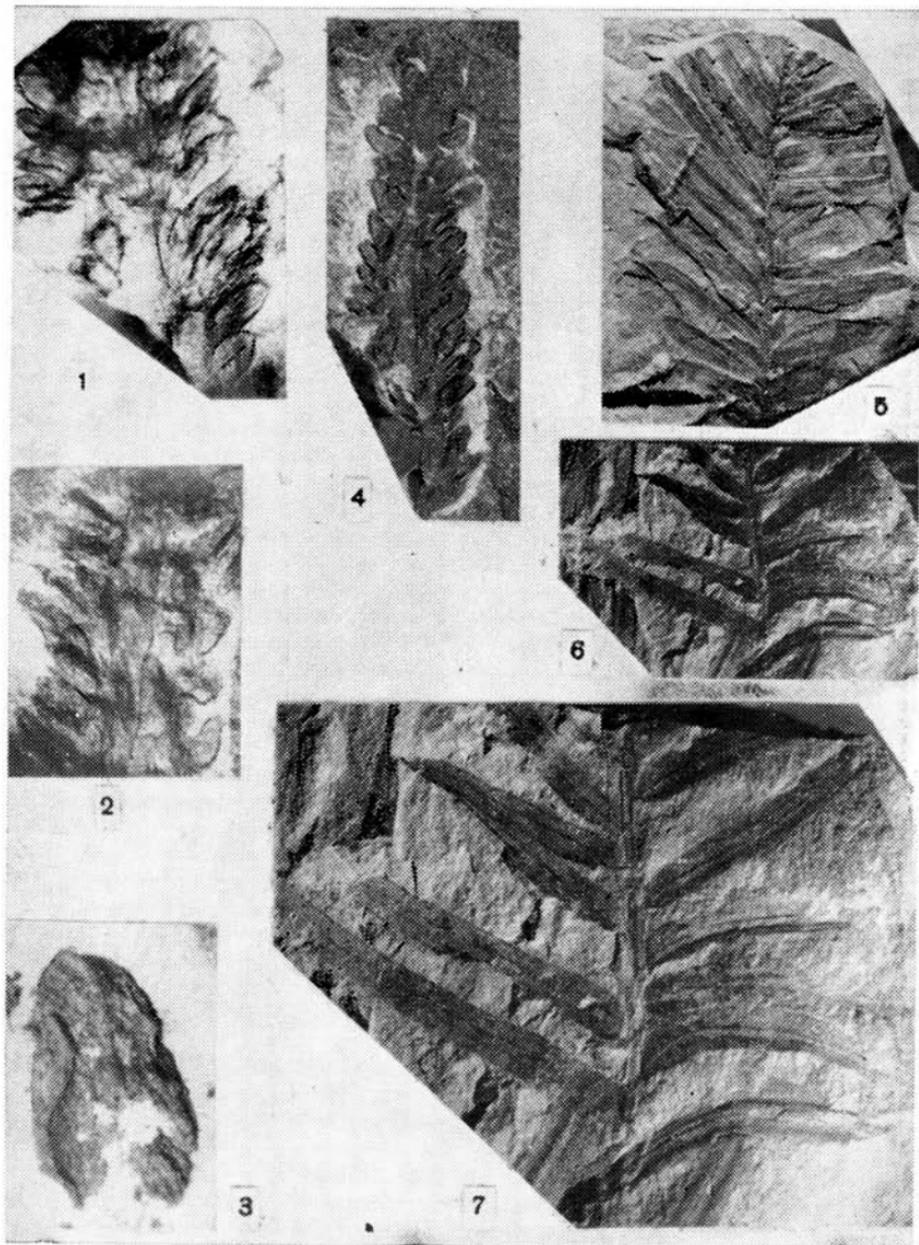


Таблица XVII



СОДЕРЖАНИЕ

А. Д. Захаров . Раннетриасовые <i>Olenekites</i> и <i>Keuserlingites</i> р. Оленек (результаты исследования цератитов в прозрачных шлифах).....	5
М. Н. Грамм . Остракоды семейства <i>Nealdiidae</i> из триасовых отложений Южного Приморья	41
В. А. Красилов и С. А. Шорохова . Новые триасовые растения из бассейна р. Имана (Приморье) и некоторые вопросы морфогении мезозойских птеридофиллов	98

CONTENTS

- Y u. D. Z a k h a r o v.** Lower Triassic Olenekites
and Keyserlingites of the Olenek river (some
results of study of Geratitoids in thin sec-
tions) 5
- M. N. G r a m m.** Ostracodes of the family Healdiidae
from Triassic deposits of Southern Primorye...41
- V. A. K r a s s i l o v** and **S. A. S h o r o -**
c h o v a. New Triassic plants from the Imap
basin (Primorye) with some comments on the Me-
sozoic Pteridophyll morphology98