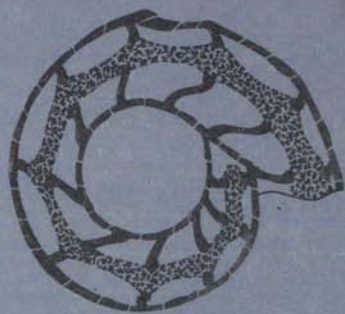


М.Н. Вавилов

Стратиграфия
и аммоноидеи
среднетриасовых
отложений
Северо-Восточной
Азии



МИНИСТЕРСТВО ГЕОЛОГИИ СССР
ВСЕСОЮЗНЫЙ НЕФТЯНОЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ГЕОЛОГОРАЗВЕДОЧНЫЙ ИНСТИТУТ

М.Н.Вавилов

**Стратиграфия
и аммоноидеи
среднетриасовых
отложений
Северо-Восточной
Азии**



Москва, «Недра» 1992

ББК 26.3
В 12
УДК 564.53:551.761.2(571.1/5-17)

Выпущено по заказу Всесоюзного нефтяного научно-исследовательского геологоразведочного института (ВНИГРИ)

ПРЕДИСЛОВИЕ

Морские среднетриасовые отложения широко распространены в пределах Арктического бассейна: они занимают обширные пространства на Северо-Востоке Азии, известны в Арктической Канаде, Британской Колумбии, на архипелаге Шпицберген и вскрыты бурением на Земле Франца-Иосифа. За последнее двадцатилетие в результате усилий многих исследователей был достигнут определенный прогресс в области изучения стратиграфии и фауны среднего триаса, который долгое время оставался наименее изученным отделом триасовой системы. Биостратиграфическая схема среднего триаса Бореальной области базируется на анализе последовательной смены комплексов аммоноидей. Для успешного использования этой группы фауны в целях стратиграфии необходимо всестороннее изучение их филогенетических связей, эволюции и особенностей пространственного распространения.

Настоящая работа, обобщающая сведения о среднетриасовых аммоноидеях Бореальной области, является продолжением изучения внутреннего строения и онтогенетического развития лопастных линий триасовых аммоноидей. Подобные исследования, начатые Д. Бемерсом, В. Бранко, А. Хайеттом, Л. Спэтом и О. Шиндевольфом, имеют основополагающее значение при решении вопросов систематики и филогении. Сравнительно недавно это было убедительно доказано Ю. Д. Захаровым на примере раннетриасовых аммоноидей Востока Азии.

Внутреннее строение и особенности онтогенетического развития лопастных линий среднетриасовых аммоноидей изучены далеко недостаточно: из 155 родов, известных в настоящее время, подобными исследованиями охвачено менее 15%. Исследования М. Н. Вавилова, призванные в какой-то мере восполнить этот пробел, включают:

- изучение основных, наиболее представительных разрезов среднего триаса в различных регионах Северо-Восточной Азии;

- изучение вертикального распространения аммоноидей и составление зональных стратиграфических схем;

- изучение онтогенетического развития лопастных линий среднетриасовых и в целях сравнения поздне триасовых аммоноидей Бореальной области;

- выяснение значимости преобразований лопастной линии, происходящих на всех стадиях онтогенеза, как признаков для выделения таксономических категорий различного ранга;

- изучение внутреннего строения среднетриасовых аммоноидей и выделение их наиболее информативных признаков;

- изучение особенностей роста раковин;

- изучение эволюционных преобразований и принципов систематики среднетриасовых аммоноидей Бореальной области;

- обзор исторического развития аммоноидей среднего триаса и выяснение их филогенетических связей;

В 1804060000-122
043(01)-91 ЗАКАЗНОЕ

© М. Н. Вавилов, 1992

ISBN 5-247-02559-8

анализ соотношений филогенетической схемы среднетриасовых аммоноидей и биостратиграфической схемы среднего триаса Северо-Востока Азии;

изучение палеозоогеографии Бореальной области в среднетриасовое время.

Основная часть изученных аммоноидей собрана лично автором за время полевых экспедиций в различных районах Северо-Восточной Азии. Отдельные экземпляры были получены от М. В. Корчинской (Шпицберген, о-в Котельный) и Ю. С. Репина (междуречье рр. Колыма – Омолон). Кроме того, автор использовал некоторые, наиболее хорошо сохранившиеся, экземпляры из коллекций, в разные годы переданных ему на определения геологами В. С. Андреевым, Р. А. Биджиевым, И. М. Битерманом, Р. О. Галабалой, А. Ю. Егоровым, Г. А. Максимова и Е. П. Сурмиловой. Большую помощь в сборе и обработке материала автору оказал В. В. Аркадьев (Ленинградский горный институт). Коллекции изученных аммоноидей хранятся в музеях Всесоюзного нефтяного научно-исследовательского геологоразведочного института (№№ 799, 820, 824, 830, 831, 838), Ленинградского горного института (№№ 310, 313, 321, 324) и Кафедры исторической геологии Ленинградского государственного университета (№ 321).

При подготовке монографии ценные советы и консультации были получены от М. С. Месежникова, Ю. М. Бычкова, Ю. Д. Захарова, А. И. Киричковой, М. В. Корчинской, Т. М. Окуневой, А. А. Савельева, К. М. Худоля и С. А. Чирчик. Фотографии раковин аммоноидей и их аншлифов выполнены Б. С. Тогребовым и П. Н. Нарышкиным.

1. БИОСТРАТИГРАФИЯ СРЕДНЕГО ТРИАСА БОРЕАЛЬНОЙ ОБЛАСТИ

1.1. ОБЩАЯ ШКАЛА СРЕДНЕГО ТРИАСА

История выделения и расчленения анизийского и ладинского ярусов среднего триаса всецело связана с изучением альпийского триаса [36]. На протяжении многих лет со времени выделения этих подразделений их объем и положение границ претерпели существенные изменения. Открытие новых непрерывных разрезов среднего триаса в Северо-Восточной Азии и, особенно, в Северной Америке в известной мере послужило поводом для переописания альпийских стратотипических разрезов и переосмысливания последовательности аммоноидей в Тетической области. Развитие взглядов различных исследований на расчленение анизийского и ладинского ярусов было недавно подробно рассмотрено [36, 51], поэтому ограничимся лишь схемой, отражающей эволюцию взглядов на объем и зональное расчленение каждого яруса (табл. 1) и кратко остановимся на общей зональной шкале среднего триаса.

АНИЗИЙСКИЙ ЯРУС

Анизийский ярус (от латинского названия р. Эннс в Австрии – Anisus) был предложен В. Ваагеном и К. Динером в 1895 г. как подразделение, объединяющее две зоны *Ceratites binodosus* (балатонийские слои) и *Ceratites trinodosus* (боснийские слои) альпийского раковинного известняка.

Исследования, направленные на создание детальной биостратиграфической схемы анизийского яруса Альпийско-Средиземноморского региона, были предприняты сравнительно недавно [80, 92]. Широкое развертывание подобных исследований было вызвано появлением зональной схемы триасовых отложений Северной Америки, основанной на анализе вертикального распространения аммоноидей в конкретных разрезах Западной Канады и Невады [77, 81].

Биостратиграфическая схема анизийского яруса Альпийско-Средиземноморской области, которая традиционно рассматривалась как Общая шкала анизийского яруса среднего триаса, была создана главным образом в результате исследований Р. Ассерето [55–58]. Согласно его схеме анизийский ярус состоит из трех подъярусов и семи зон, стратотипы которых расположены в различных регионах (о-в Хиос, Малая Азия, Альпы) и с различной детальностью охарактеризованы аммоноидеями.

1. Зона *Aegeiceras urga*. Название предложено Л. Кристиным [70] вместо слоев с *Paracrochordiceras* – *Japonites*, фигурировавших в схеме Р. Ассерето [57]. Типовой разрез находится в восточной части о-ва Хиос (гора Марафовуно). Описание стратотипа было впервые проведено

E. Mojsisovics					E. Mojsisovics, W. Waagen, C. Diener, 1895 г.			
1874, 1882 гг.			1893 г.					
Карнийский ярус	Кассианские слои	Trachyceras aon	Карнийский	Trachyceras aon	Карнийский	Кордеволь	Trachyceras aon	
Норийский ярус	Венгенские слои	Protrachyceras archelaus	Норийский	Protrachyceras archelaus	Норийский	Лонгобард	Protrachyceras archelaus	
						Фасанский	Dinarites avisianus	
	Бухенштейнские слои	Protrachyceras reitzi reitzi		Protrachyceras curioni			Protrachyceras curioni	
Альпийский ярус (раковинный известняк)	Arcestes studeri	Ceratites trinodosus			Динарская серия	Анизийский	Бос-тринodosus	Ceratites
	Trachyceras balatonicum	Ceratites trinodosus					Балатонский	Ceratites binodosus
							Гидаспийский	Stephanites superbus

A. Bittner, 1892 г., Arthaber, 1905 г.			Dg. Pia, 1930 г.		
Ладинский	Кассиан- ские слои	Trachyceras aon	Ладинский	Кордеволь	Trachyceras aon
	Венгенские слои	Daonella lommeli		Лангобард	Protrachyceras archelaus
	Бухенштейн- ские слои	Protrachy- ceras reitzi		Фассан	Protrachyceras recubariense Protrachyceras reitzi
Анизийский	Ceratites trinodosus		Анизийский	Иллирий	Верхний Нижний
	Ceratites binodosus			Пельсон	
	Dadocrinus gracilis			Гидасп	Верхний Нижний

Г. Бендером в 1970 г. Нижняя граница зоны, являющаяся одновременно границей нижнего и среднего триаса, устанавливается по исчезновению разнообразных субколумбитовых аммоидей и появлению *Paracrochordiceras*, *Paradanubites*, *Megaphyllites*, *Procladiscites*, *Sturia*, *Ziyunites*, *Japonites*, *Aegeiceras*, *Leiophyllites*, *Ussurites* [65]. Специфическим для этой зоны являются *Paracrochordiceras* и *Japonites*.

2. Зона *Nicomedites osmani*. Впервые выделена Б. Каммелом [73] в объеме бейрихитовых слоев Исмида. Р. Ассерето [57] показал, что в действительности зона охватывает только нижнюю часть этих слоев, где распространен вид-индекс. Согласно его схеме зона *osmani* является нижней зоной вифинского подъяруса. Стратотип зоны расположен на п-ове Коджаели (Турция) около г. Гебзе. Нижняя граница устанавлива-

ется по появлению первых бейрихитид (*Nicomedites* и *Hollandites*). Кроме этих форм для зоны *osmani* характерны *Arctohungarites* (?), *Procladiscites*, *Sturia*, *Epacrochordiceras*, *Leiophyllites* [66]. Наиболее типичен для зоны *osmani* род *Nicomedites*.

3. Зона *Anagymnotoceras ismidicum* впервые установлена Р. Ассерето [57] в верхней части бейрихитовых слоев Исмида как верхняя зона вифинского подъяруса. Стратотип зоны находится в одном разрезе с зоной *osmani*. Нижняя граница устанавливается по появлению первых *Anagymnotoceras* и *Succoceras*. Для зоны характерны также *Acrochordiceras*, *Jsmidites*, *Beyrichites*, *Isculites*, *Sturia*, *Gymnites* [66].

4. Зона *Balatonicus balatonicus* впервые выделена Э. Мойсисовичем (1869, 1873 г.) как зона *Trachyceras balatonicus*, но впоследствии включе-

L. Spath [78], B. Kummel [73]			E. Tozer [81, 82, 85], N. Silberling, E. Tozer [77]	
Карнийский	Trachyceratan	Trachyceras aon	Карнийский	Нижний
				Верхний
Ладинский	Ceratitan	Protrachyceras archelaus	Ладинский	Нижний
		Protrachyceras reitzi		
Анизийский	Paraceratitan	Paraceratites trinodosus	Анизийский	Верхний
		Paraceratites trinodosus		Средний
		Paraceratites binodosus		
	Beyrichitan	Nicomedites osmani		Нижний
		Neopropanoceras haugi		

на в состав зоны Ceratites binodosus. Исследованиями Р. Ассерето [56, 57] и Г. Коцура [68] было показано, что объем зоны binodosus и ее статус требуют ревизии. В связи с тем, что Balatonites распространен по всей зоне binodosus Э. Мойсисовича, а Paraceratites (-Ceratites) binodosus приурочен лишь к ее верхней части, было предложено вернуться к первоначальному названию зоны. Типовым разрезом зоны balatonicum вероятно следует считать разрез Ранбауеркогель [36, 80], так как именно

	R. Assereto [55, 56, 57]		
Trachyceras desatoyense	Карнийский	Корде-воль	Trachyceras aon
Frankites sutherlandi	Ладинский	Ланго-бард	Protrachyceras archelaus
Maclearnoceras maclearni			
Meginoceras meginac			
Progonoceratites poseidon			
Eoprotrachyceras subasperum		Фассан	Protrachyceras curioni
Frechites occidentalis			Protrachyceras reitzi
Parafrechites meeki	Анизийский верхний	Иллирий	Aplococeras avisianum
Gymnotoceras rotelliforme			Paraceratites trinodosus
Balatonites shoshonensis	Анизийский нижний (Анатолийский)	Пельсон	Balatonites balatonicum
Acrochordiceras hyatti		Вифиний	Anagymnotoceras ismidicum
			Nicomedites osmani
Lenotropites caurus		Эгей	Слой с Paracrochordiceras Japinites

в этом разрезе Р. Ассерето [57] указал стратотип нижней границы пельсонского подъяруса. Нижняя граница зоны balatonicum устанавливается по появлению рода Balatonites. Комплекс зоны представлен родами Acrochordiceras Ptychites, Cuccoceras, Beyrichites, которые известны из нижележащей зоны ismidicum и кроме того Norites, Monophyllites, Proarcestes, Longobardites.

5. Зона Paraceratites trinodosus впервые выделена Э. Мойсисовичем

H. Kozur [68, 69]			L. Krystyn [70]	
Карнийский	Юлий	<i>Trachyceras acnoides</i>	Карнийский	Юлий
	Кордеволь	<i>Trachyceras aon</i>		
Ладинский	Лангобард	<i>Frankites sutherlandi</i>	Ладинский	Лангобард
		<i>Maclearnoceras maclearni</i>		
		<i>Meginoceras meginiae</i>		
		<i>Gymnotoceras? poseidon</i>		
	Фассан	<i>Protrachyceras curioni</i>	Фассан	Фассан
		<i>Protrachyceras reitzi</i>		
		<i>Aplococeras avisianum</i>		
Анизийский	Иллирий	<i>Paraceratites trinodosus</i>	Анизийский	Иллирий
	Пельсон	<i>Balatonites balatonicum</i>		
		<i>Balatonites shonshonensis</i>		
	Вифиний	<i>Anagymnotoceras ismidicum</i>		Вифиний
		<i>Nicomedites osmani</i>		
	Эгей	<i>Paracrochordiceras anodosum</i>		Эгей

Н. Zapfe [93]		Принятая в данной работе общая шкала среднего триаса		
Trachyceras aonoides		Карнийский	Юлий	Trachyceras aonoides
Frankites regoledanus		Ладинский	Лангобард	Frankites regoledanus
Protrachyceras archelaus				Protrachyceras archelaus
Protrachyceras gredleri				Protrachyceras gredleri
Eoprotrachyceras curioni			Фассан	Eoprotrachyceras curioni
Rei- tri- avi- sia- num	Nevadites	Анизийский	Верхний (илирий)	Xenoprotrachyceras reitzi
	Parakellnerites			Aplococeras avisianum
Paraceratites trinodosus				Paraceratites trinodosus
Balatonites balatonicum			Средний (пельсон)	Balatonites balatonicum
Anagymnotoceras ismidicum				Anagymnotoceras ismidicum
Nicomedites osmani				Nicomedites osmani
Aegeiceras urga			Нижний (эгей)	Aegeiceras urga

(1882 г.) вместо зоны *Arcestes studeri*. Объем зоны увеличен Р. Ассерето [57] в связи с тем, что в ее состав включены флоры с *Paraceratites binodosus*, ранее относящиеся к верхней части зоны *binodosus* Мойсисовича. Нижняя граница зоны *trinodosus* и, соответственно, иллирийского подъяруса, таким образом устанавливается по появлению первых представителей рода *Paraceratites*. Стратотипом нижней границы зоны

trinodosus [57] и, вероятно, всей зоны является разрез Донт в Южной Австрии. Дж. Пиа (1930 г.) в качестве типового разреза зоны *trinodosus* рассматривал известняки Преццо в Ломбардии. Комплекс зоны *trinodosus*, кроме *Paraceratites*, представлен *Bulogites*, *Semiornites*, *Flexoptychites*, *Ptychites*, *Beyrichites*, *Sturia*.

6. Зона *Aplococeras avisianum* впервые выделена Э. Мойсисовичем (1895 г.) и ошибочно помещена им между зонами (*Protrachyceras curioni* и *P. archelaus* ладинского яруса, в настоящее время рассматривается как зона, непосредственно перекрывающая зону *trinodosus* [55]. Типовой местностью зоны *avisianum*, скорее всего, являются Доломитовые Альпы (разрез Форно), откуда происходят наиболее разнообразные комплексы аммоноидей этого интервала. Нижняя граница фиксируется по первому появлению *Aplococeras*, распространение которого ограничено этой зоной. Здесь присутствуют также *Longobardites*, *Hungarites*, *Proarcestes*, *Norites*, *Flexoptychites*, *Celtites* и др.

7. Зона *Xenoprotrachyceras reitzi* (-*Protrachyceras reitzi*) была впервые выделена Э. Мойсисовичем (1874 г.), который поместил ее в основании норийского (-ладинского) яруса. Р. Ассерето [55] отметил сходство типичных для нее аммоноидей с североамериканскими *Nevadites* и тем самым показал эквивалентность зон *reitzi* и *occidentalis*. Э. Тозер [82] предложил отнести зону *reitzi* к анизийскому ярусу, но высказал сомнение в идентичности аммоноидей группы *reitzi* и *Nevadites*. К последнему роду скорее могут быть отнесены "*Anolcites*" *elisabethae*, также присутствующие в зоне *reitzi*. Недавно Ванг-Тё-Ганг [51] отнес *Protrachyceras zeitzi* к своему новому роду *Xenoprotrachyceras*. Стратотип зоны *reitzi* находится в Ломбардии. Нижняя граница зоны устанавливается по появлению аммоноидей группы *X. reitzi* и рода *Nevadites*. В зоне *reitzi* отсутствуют представители рода *Aplococeras*, с другой стороны, в ней еще не известны *Protrachyceras* группы *curioni* с цератитовой лопастной линией. Кроме *Nevadites*, которые типичны для этой зоны, в ней присутствуют *Hungarites*, *Gymnites*, *Flexoptychites* и др.

В 1982 г. Ш. Ковач и Л. Кристин высказали мнение об одновозрастности зон *avisianum* и *reitzi* и предложили разделить это подразделение (*reitzi-avisianum*) или зону *reitzi* (по Ш. Ковачу) на две подзоны – *Parakelnerites* (нижнюю) и *Nevadites* (верхнюю). Основываясь на недавних исследованиях, Л. Кристин [70] предложил совместить границу анизия и ладина с основанием слоев с *Nevadites*. Ш. Ковач, напротив, предложил установить эту границу в основании подзоны *Parakelnerites*. Таким образом, весь интервал *avisianum* и *reitzi*, вне зависимости от того, одновозрастные они или нет, помещается в ладинский ярус. Это предложение перекликается со схемой Г. Коцура [68, 69], который также относил эти зоны к ладинскому ярусу.

В 1986 г. П. Брак и Г. Рибер [60] предприняли детальное изучение стратиграфии и последовательности аммоноидей в нижних горизонтах бухенштейнских слоев в Брешихских Предальпах и Джудикарии. Ими было установлено, что цератитиды (зона *reitzi* – зона *Nevadites*) в восходящем разрезе сменяются трахицератитами с цератитовой лопастной линией (зона *curioni*), что, по их мнению, наилучшим образом характеризует границу между анизием и ладином.

Таким образом, вопрос о положении границы анизийского и ладинского ярусов в Средиземноморско-Альпийском регионе, равно как и объем верхнеанизийского подъяруса, до сих пор окончательно не

решен. В связи с этим, зональная схема анизийского яруса, приведенная в «Общей шкале триасовой системы СССР» [36], сохраняет свое основополагающее значение. Согласно Общей шкале анизийский ярус разделяется на семь зон: *Aegeiceras urga* (нижний подъярус), *Nicomedites osmani*, *Anagymnotoceras ismidicum*, *Balatonites balatonicum* (средний подъярус), *Paraceratites trinodosus*, *Aplococeras avisianum* и *Xenoprotrachyceras reitzi* (верхний подъярус).

ЛАДИНСКИЙ ЯРУС

Отложения, залегающие в Итальянских Альпах между альпийским раковинным известняком (*Alpiner Muschelkalk*) и карнийскими слоями, так называемые бухенштейнские и венгенские слои, первоначально были отнесены Э. Мойсисовичем (1882 г.) к норийскому ярусу, состоящему из двух зон – "*Trachyceras*" *reitzi* и "*T.*" *archelaus*. Позднее, А. Биттнер (1892 г.) указал, что в действительности норийский ярус был выделен Э. Мойсисовичем в объеме хальштатских известняков верхнего триаса и что эти отложения залегают выше карнийских. Он предложил новый ярус – ладинский, в объеме бухенштейнских, венгенских и кассианских слоев Э. Рихтгофена [36]. Нижняя граница ладинского яруса соответствовала основанию бухенштейнских слоев.

Подъярусное и зональное деление ладинского яруса было впервые предложено Э. Мойсисовичем (1895, 1902 гг.). Ярус был разделен на два подъяруса – нижний (фассанский), состоящий из зон *Protrachyceras curioni* и "*Dinarites*" (-*Aplococeras*) *avisianus*, и верхний (лонгобардский) в объеме одной зоны *Protrachyceras archelaus*. Кассианские слои были отнесены к карнийскому ярусу. Впервые были определены границы подъярусов и яруса в целом: граница анизийского и ладинского ярусов проводилась по кровле зоны *trinodosus*, ладинского и карнийского – по подошве зоны *Trachyceras aon*.

На протяжении многих лет положение нижней, и, особенно, верхней границы яруса, равно как и зональный объем подъярусов ладинского яруса, подвергались оживленной дискуссии.

Благодаря исследованиям Р. Ассерето [55, 57] в схему Э. Мойсисовича были внесены существенные исправления. Р. Ассерето восстановил нормальную последовательность зональных комплексов анизийского и ладинского ярусов, залегающих выше зоны *trinodosus*: *Aplococeras avisianum*, *Protrachyceras reitzi*, *P. curioni* и *P. archelaus*. Кассианские слои (зона *aon*). Р. Ассерето, как большинство исследователей, отнес к карнийскому ярусу.

Плодотворному изучению ладинских отложений Альпийско-Средиземноморского региона во многом способствовали исследования Э. Тозера в северо-восточной части Британской Колумбии [77, 81, 82]. На основании анализа вертикального распространения аммоноидей он разделил ладинский ярус на два подъяруса и пять зон: *Eoprotrachyceras subasperum*, *Progonoceratites poseidon* (нижний подъярус), *Meginoceras meginiae*, *Maclearnoceras maclearn* и *Frankites sutherlandi* (верхний под-

ярус). Позднее [85], зона *poseidon* была отнесена им к верхнему подъярсу.

Зональная схема ладинского яруса, с которой неоднократно выступал Г. Коцур [68, 69], в отличие от других представляла собой искусственное объединение альпийской схемы Э. Мойсисовича и Р. Ассерето для нижнего подъяруса и канадской схемы Э. Тозера для верхнего подъяруса. К фассану Г. Коцур отнес не только зону *curioni*, но и зоны *teitzi* и *avisianum*, опустив тем самым границу анизия и ладина до кровли зоны *trinodosus*. Верхнюю границу ладина Коцур предложил проводить в основании верхней подзоны *sutherlandi*. Синтетическая схема зонального деления среднего триаса, предложенная Коцуrom, не получила поддержки у большинства исследователей, но его высказывание относительно карнийского возраста по крайней мере верхней части зоны *sutherlandi* (слои с *Daxatina*) было подтверждено в последние годы находками карнийской фауны в тех слоях, которые ранее считались их аналогами [36].

В настоящее время, благодаря исследованиям М. Урликса [86] и Л. Кристин [70], между зонами *curioni* и *archelaus* предлагается выделить зону *Protrachyceras gredleri*, а в верхней части ладинского яруса – зону *Frankites regoledanus*.

До сих пор вопрос о положении границы между анизийским и ладинским ярусами окончательно не решен. Ш. Ковач [93], отчасти вслед за Г. Коцуrom [69], выступил за установление этой границы в основании выделенных ранее слоев с *Parakelherites*, т. е. по кровле зоны *trinodosus*. Л. Кристин [70] напротив, предложил проводить ее в основании слоев с *Nevadites*. П. Брак и Г. Рибер [60], детально исследовавшие пограничный интервал анизийско-ладинских отложений в Бреши-ских Предальпах и Джудикарии, убедительно доказали необходимость установления границы между анизием и ладинцем в основании зоны *curioni*.

Согласно «Общей шкале триасовой системы СССР» [36] в ладинском ярусе выделено четыре зоны: *Eoprotrachyceras curioni* (нижний подъярус), *Protrachyceras gredleri*, *P. archelaus*, *Frankites regoledanus* (верхний подъярус). Нижняя граница устанавливается по появлению рода *Eoprotrachyceras*, характеризующегося цератитовой лопастной линией, верхняя – по массовому появлению рода *Trachyceras* в основании подзоны *aon* зоны *aonoides* нижекарнийского подъяруса.

1. Зона *Eoprotrachyceras curioni* впервые выделена Э. Мойсисовичем (1895 г.) между зонами *trinodosus* и *avisianus*. Р. Ассерето [55] доказал ошибочность подобного построения и поместил зону *curioni* между зонами *teitzi* и *archelaus*. Типовая местность зоны – Южные Альпы (бухенштейнские слои). Стратотип при выделении зоны не был указан. Нижняя граница зоны *curioni* устанавливается по появлению первых трахиператид с цератитовой лопастной линией – *Eoprotrachyceras reitzi* и *Nevadites*. На этом уровне исчезают *Xenoprotrachyceras reitzi* и *Nevadites*. В составе комплекса зоны присутствуют *Chieseiceras*, а также *Ptychites*, *Arcestes* и другие проходящие формы.

2. Зона *Protrachyceras gredleri*. Под этим названием Л. Кристин [70] выделил нижние слои зоны *archelaus* лангобардского подъяруса. Стратотипом зоны, вероятно, является разрез известняков около Эпидаураса (Греция), который впервые был описан Л. Кристиным и И. Мариолаком в 1975 г. Нижняя граница зоны определяется первым появлением *Protrachyceras gredleri* (Mojs.) и *P. steinmanni* (Mojs.), непосредственно выше *Eoprotrachyceras*. Л. Кристин [70] в своем очень кратком описании не приводит состав комплекса зоны. Ранее сопутствующие аммоноидеи включались в характеристику зоны *archelaus*.

3. Зона *Protrachyceras archelaus* впервые выделена Э. Мойсисовичем (1882 г.) в качестве верхней зоны норийского яруса. Позднее помещена в верхней части ладинского яруса, где составила его лангобардский подъярус. Типовая местность зоны – Южные Альпы (венгенские слои). Основание зоны устанавливается по появлению многочисленных *Protrachyceras* группы *archelaus*. В комплексе зоны присутствуют также *Arpadites*, *Anolcites*, *Tranmites*, *Sturia*, *Lobites*, *Hungarites*, *Pseudocarnites*, *Istreites*, *Muensterites* и др. Типичны для этого возрастного интервала *Daonella lommeli* Wissm.

4. Зона *Frankites regoledanus*. Под таким названием Л. Кристин [70] выделил верхние слои зоны *archelaus*. Впервые как «слой с *Protrachyceras regoledanus*» в верхней части зоны *archelaus*, этот интервал рассматривался М. Урликсом [86] при изучении нижекассианских отложений около Сан-Кассиана в Доломитовых Альпах. Этот район следует считать типовой местностью зоны *regoledanus*. Стратотипом зоны, вероятно, является разрез пахикардиевых туфов в нижних слоях Сант-Кассиана в Доломитовых Альпах, в которых обнаруживается последовательность слоев от зоны *archelaus* до нижнего карния. Парастратотипом можно считать разрез известняков Эпидаураса, опубликованный Л. Кристиным [70], где выше находок *Protrachyceras archelaus* и нижекарнийских *Trachyceras* встречаются многочисленные *Frankites*. Нижняя граница зоны определяется первым появлением аммоноидей рода *Frankites*. На этом уровне, вероятно, полностью исчезают *Protrachyceras* группы *archelaus*. Кроме вида-индекса комплекс аммоноидей зоны *regoledanus* содержит *Joannites*, *Clionites*, *Lobites*, *Romanites*, *Klipatenia*.

1.2. БИОСТРАТИГРАФИЯ СРЕДНЕТРИАСОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

Современные представления о биостратиграфии триасовых отложений Северо-Восточной Азии, объеме ярусов и их зональном делении являются результатом многолетних исследований многих стратиграфов и палеонтологов [2, 3, 4, 6, 7, 11, 12, 14, 16, 17, 19, 20, 30, 38 и др.]. Большое значение для успешного решения задач биостратиграфии триаса Северо-Восточной Азии имели Совещание по биостратиграфии морского мезозоя Сибири и Дальнего Востока [46]. Второе Межведомственное региональное стратиграфическое совещание по докембрию и фанерозою Северо-Востока СССР, проведенное в г. Магадан

в 1975 г. [42], Третье Межведомственное региональное стратиграфическое совещание по мезозою и кайнозою Средней Сибири [43]. В результате был обобщен громадный фактический материал по стратиграфии и палеонтологической характеристике триасовых отложений Северо-Восточной Азии, проведено структурно-фациальное районирование территории исследования и разработаны, впоследствии принятые Межведомственным стратиграфическим комитетом, зональная шкала и региональные стратиграфические схемы для районов с различными типами разрезов триаса. В разработке проектов этих схем, равно как и зональной шкалы триасовой системы азиатского сегмента Бореальной области, вместе с Ю. В. Архиповым, Ю. М. Бычковым, А. С. Дагисом, М. В. Корчинской, И. В. Полуботко и др., деятельное участие принимал и М. Н. Вавилов.

Среднетриасовые отложения, широко распространенные в пределах Северо-Востока Азии, представлены преимущественно терригенными породами: песчаниками, алевролитами и аргиллитами морского, прибрежно-морского, реже лагунного и континентального происхождения. Карбонатные породы встречаются редко. Разрезы среднетриасовых отложений в краевых частях седиментационного бассейна, как например на севере Средней Сибири, имеют отчетливое циклическое строение. Каждый ярус среднего триаса начинается морскими глинисто-алевролитовыми осадками, в изобилии содержащими остатки морской фауны, прежде всего аммоноидей и двустворок, и заканчивается более грубыми терригенными толщами, образовавшимися в прибрежных, лагунных или континентальных условиях, которые за редким исключением не содержат остатков фауны, пригодных для сколько-нибудь уверенных биостратиграфических построений. Среднетриасовые отложения более глубоководных частей бассейна, например Яно-Колымского междуречья, представлены преимущественно глинистыми породами – аргиллитами и алевролитами. Их разрезы, как правило, не обладают циклическим строением и отличаются большой мощностью.

В зависимости от вещественного состава пород, фациальных особенностей, мощности и полноты разрезов триаса, что в значительной мере связано с тектоническим режимом седиментации, территория Северо-Восточной Азии разделяется на ряд структурно-фациальных областей. Каждая область, характеризующаяся определенным типом разреза, в свою очередь подразделяется на более мелкие зоны, каждая из которых отличается друг от друга деталями строения типового разреза. Границы между выделяемыми областями совпадают, как правило, с зонами глубинных разломов. Впервые структурно-фациальное районирование Северо-Восточной Азии для триасового периода было проведено А. С. Дагисом и др. [16]. В настоящей работе территория Северо-Восточной Азии разделена на 14 областей, каждая из которых характеризуется своеобразным типом разреза (рис. 1). Ниже приводятся описания лишь тех структурно-фациальных областей, где среднетриасовые отложения представлены наиболее полно и где палеонтологическая характеристика разреза, прежде всего его насыщенность аммоноидеями,

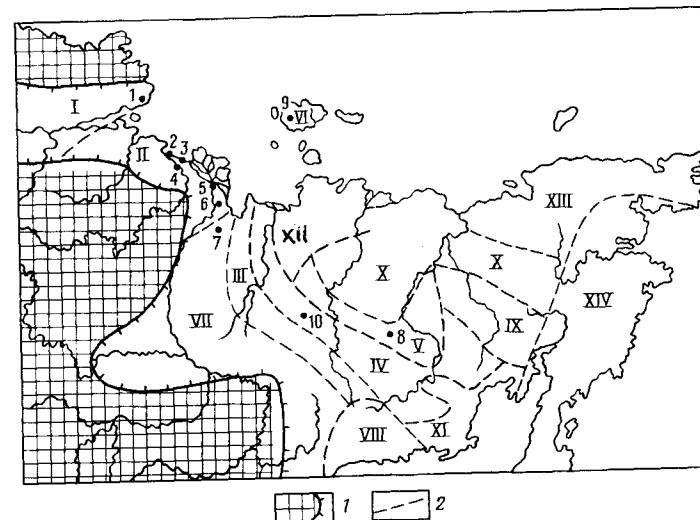


Рис. 1. Схема структурно-фациального районирования Северо-Восточной Азии в триасовое время.

1 – Сибирская платформа и Таймырская складчатая область; структурно-фациальные области (2 – их границы): I – Таймырская, II – Лено-Анабарская, III – Бакы-Нельгехенская, IV – Яно-Колымская, V – Омурская, VI – Новосибирская, VII – Верхоянская, VIII – Охотская, IX – Омолонская, X – Алазейско-Олойская, XI – Кони-Тайгоноская, XII – Полуостровная, XIII – Чукотская, XIV – Корякско-Камчатская. Основные местонахождения аммоноидей, изученные автором: 1 – Восточный Таймыр, мыс Цветкова, 2 – побережье Оленекского залива, мыс Тумул, 3 – пос. Станнах-Хочо, 4 – низовье р. Оленек (горы Карангати и Туора-Хая), 5 – низовье р. Лены (о-в Тас-Ары, рр. Булкур, Аджирхай), 6 – хр. Хараулах (руч. Артист-Агатын-Юреге, рр. Кендей, Нелегир, Даркы, Някучан, Эбитием), 7 – хр. Орулган (рр. Карадан, Берис), 8 – Омурское поднятие (рр. Агиджа, Олгуя), 9 – о-в Котельный, 10 – хр. Тас-Хаяхта, р. Тыгынньа

явилась основой современной биостратиграфической схемы среднего триаса Северо-Восточной Азии.

Таймырская структурно-фациальная область характеризуется континентальными, прибрежно-морскими и преимущественно морскими отложениями среднего триаса, сменяющимися друг друга с запада на восток. Это обстоятельство позволяет выделить в пределах области три структурно-фациальные зоны. В *Центрально-Таймырской зоне* отложения среднего триаса представлены континентальными грубообломочными вулканогенно-осадочными породами с остатками растений, мощностью до 650 м. В нижней, преимущественно глинистой, части разреза встречаются редкие конкреции с морскими двустворками анизийского возраста. В следующей к востоку *Кунгусалахской зоне* разрез среднего триаса представлен прибрежно-морскими песчаниками и алевролитами, содержащими двустворки и редкие аммоноидеи анизийского яруса

(350 м) и сменяющей их песчано-глинистой толщей с остатками растений ладинского возраста (330 м).

Восточно-Таймырская зона характеризуется преимущественным развитием морских и прибрежно-морских глинистых и песчано-глинистых отложений. Ее опорный разрез — мыс Цветкова, который неоднократно привлекал внимание исследователей своей полнотой и обилием остатков морской фауны [7, 12, 16, 17, 19]. Этот разрез является стратотипом большинства литостратиграфических подразделений триаса Восточно-Таймырской зоны. Последовательность амmonoидей, установленная в разрезе, способствовала созданию современной зональной схемы анизийского яруса Северо-Восточной Азии.

Среднетриасовые отложения в разрезе мыса Цветкова представлены мигайской и кульдиминской свитами, которые отвечают полному седиментационному циклу, охватывающему анизийский и ладинский ярусы. Мигайская свита (235 м) по своему составу и объему полностью соответствует моржовской свите, выделенной А. М. Казаковым и А. С. Дагисом [19]. Название свиты изменено, так как оно переокупировано. Новое название дано по ключу Мигая на мысе Цветкова. Свита представлена морскими аргиллитами и глинистыми алевролитами с прослоями крупнозернистых алевролитов и песчаников в верхней части толщи. Свита залегает с размывом на прибрежной свите верхнеоленинского подъяруса. По всему разрезу свиты отмечаются многочисленные известковые конкреции и линзы глинистых известняков, переполненные остатками амmonoидей и двустворок. В восходящем разрезе установлены последовательно сменяющие друг друга комплексы следующих зон: *Grambergia taimyrensis*, *Lenotropites tardus* (нижний подъярус), *Szekanowskites decipiens*, *Arctohungarites kharaulakhensis* (средний подъярус), *Gymnotoceras rotelliforme* и *Frechites nevadanus* (верхний подъярус).

Кульдиминская свита, выделенная Т. П. Кочетковым в 1948 г., начинается прибрежно-морскими песчаниками нижней подсвиты с подчиненными прослоями алевролитов (125 м), содержащими амmonoидей и двустворок верхнего анизия и ладина. Верхняя подсвита (160 м) представлена лагунными и континентальными песчаниками с прослоями алевролитов, линзами мелкогалечных, преимущественно глинистых, конгломератов, растительными остатками и линзами углей. Находки амmonoидей в нижней части кульдиминской свиты позволяют установить присутствие верхних зон анизийского яруса *nevadanus* и *spectori*. Слои, содержащие представителей последней зоны, представлены пачкой неравномерного, часто линзовидного чередования песчано-глинистых пород с мелкими линзами конгломератов, растительным детритом, остатками древесины, скоплениями игл морских ежей, битой ракушки и глинистыми закатывающими, что явно указывает на мелководные условия седиментации. Редкие амmonoидей, встречающиеся выше по разрезу, позволяют выделить все зоны верхнеладинского подъяруса — *Arctoptychites omolajensis*, *Indigirites krugi* и *Nathorstites mconnelli*. Граница анизийского и ладинского ярусов проходит внутри нижней подсвиты кульдиминской свиты и представляет собой, вероятно, скрытое парал-

лельное несогласие, так как в последовательности амmonoидей отсутствуют представители нижнеладинского подъяруса. Ладинские отложения с размывом и базальным конгломератом перекрываются глинистой осипайской свитой карнийского возраста.

Лено-Анабарская структурно-фашиальная область характеризуется чередованием морских глинистых и песчано-глинистых отложений, содержащих остатки беспозвоночных, с лагунными и континентальными толщами, представленными песчаниками с углефицированными растительными остатками. В пределах области в зависимости от литолого-фашиальных особенностей, мощностей и полноты разрезов, обусловленных их тектоническим положением, выделяется несколько структурно-фашиальных зон [43]. Наиболее представительные разрезы среднего триаса расположены в Лено-Оленекской зоне, отвечающей северному борту Лено-Анабарского прогиба.

Среднетриасовые отложения этой зоны представлены улахан-крестовской свитой, нижние слои которой еще содержат позднеоленинские амmonoидей. Разрез свиты (70–245 м) сложен преимущественно морскими глинистыми и песчанистыми алевролитами с прослоями и пачками мелкозернистых песчаников и аргиллитов, содержащими многочисленные остатки беспозвоночных, главным образом амmonoидей и двустворок. В некоторых разрезах преимущественно анизийский интервал завершается маломощной (3–15 м) стан-хаинской пачкой лагунно-континентального происхождения. Ладинский интервал разреза начинается пачкой глинистых и крупнозернистых алевролитов с остатками амmonoидей и двустворок (нижние слои еще относятся к анизийскому ярусу) и заканчивается тус-балыкской пачкой песчаников (до 30 м) лагунно-континентального генезиса. Выше резко несогласно с конгломератом в основании залегают карнийские отложения.

Восточнее, в пределах Хараулаха, мощность отложений среднего триаса возрастает, появляются новые пачки в верхней части разреза и становится более отчетливым его циклическое строение. Это позволило М. Н. Вавилову в 1982 г. выделить в пределах данного региона две свиты: тасюряхскую, охватывающую преимущественно анизийские отложения, и даркинскую, большая часть которой принадлежит ладинскому ярусу. Эти свиты отвечают соответственно нижней и верхней подсвитам улахан-крестовской свиты более западных районов. К югу, в разрезах среднего триаса возрастает роль лагунных и континентальных фаций. В разрезе по р. Эбитием морские отложения отмечаются только в пределах анизия (зона *taimyrensis*) и в низах ладина. В пределах хр. Орулган среднетриасовые отложения представлены континентальной толбонской свитой.

Характерная особенность ладинских отложений Лено-Оленекской зоны заключается в том, что все зональные подразделения яруса устанавливаются в нижней глинистой части разреза. Верхняя более грубая толща, имеющая иногда большую мощность, является лишь фашиальным дополнением верхней зоны яруса. А. Ю. Егоров (1987 г.) объясняет это различной скоростью осадконакопления: весьма незначи-

тельной, замедленной, для глин и алевритов, которые, как правило, слагают нижнюю часть разреза, и высокой – для песчаного материала, слагающего чаще всего верхи ладинской толщи.

Многочисленные аммоноидеи позволяют выделить в среднетриасовых отложениях Лено-Оленекской зоны все подразделения существующей зональной схемы. В анизийском ярусе установлено семь зон: *taimurensis*, *tardus* (нижний подъярус), *decipiens*, *kharaulakhensis* (средний подъярус), *rotelliforme*, *nevadanus*, *spectori* (верхний подъярус). В ладинских отложениях выделяются зоны *omoljensis*, *krugi*, реже *mcconnelli* верхнеладинского подъяруса. В последние годы на основе анализа последовательности аммоноидей в отложениях этого региона была предложена схема подзонального деления среднего и верхнего анизия [20]. Граница анизия и ладина, вероятно, повсеместно связана с перерывом в осадконакоплении.

Бакы-Нельгехенская структурно-фациальная область, выделенная Ю. В. Архиповым [2], расположена между Верхоянской и Яно-Колымской областями. В пределах этой области в восточном направлении резко изменяется вещественный состав и фациальная принадлежность среднетриасовых отложений. С запада на восток лагунные и континентальные песчаники быстро сменяются алевролитами и аргиллитами морского происхождения. В этом же направлении значительно возрастает мощность отложений и улучшается их фаунистическая характеристика. Наиболее представительные разрезы анизийского яруса, сложенные чередованием алевролитов и песчаников с многочисленными глинисто-карбонатными конкрециями, содержащими аммоноидеи и двустворки почти всех зональных подразделений, расположены на севере территории в бассейне р. Омолы [2, 16]. Мощность разрезов составляет 1100–1400 м. Ладинские отложения представлены преимущественно песчаниками с редкими прослоями алевролитов, линзами и прослоями конгломератов, мощностью 700 м. В нижней части этой толщи выделяется пачка алевролитов и аргиллитов, которые содержат остатки аммоноидей, относящихся, вероятно, к зоне *spectori* верхнего анизия. Мощность всей пачки достигает 250–300 м и не исключено, что большая ее часть относится к зонам *omoljensis* и *krugi*.

На юге Бакы-Нельгехенской области среднетриасовые отложения, обнажающиеся в верховьях р. Кулу (пр. Кеньеличи и Эрыча), детально изучены Ю. М. Бычковым [4, 16]. Разрез анизийских отложений (~1000 м) представлены песчаниками с прослоями аргиллитов и глинистых алевролитов. Многочисленные аммоноидеи позволяют установить следующие зоны: *taimurensis*, *tardus*, *decipiens*, *rotelliforme* и *nevadanus*. Ладинские отложения (1250 м) представлены толщей песчаников с редкими прослоями глинистых пород и линзами конгломератов. Встречаются только двустворки и брахиоподы.

Яно-Колымская структурно-фациальная область охватывает территорию от нижнего течения р. Яны до верхнего течения р. Колымы и Яно-Охотской. Среднетриасовые отложения в пределах этой обширной области представлены алевролитами и аргиллитами, содержащими

подводнооползневые текстуры, многочисленные глинисто-карбонатные конкреции и прослои ракушечников с фауной аммоноидей и двустворок. В ладинской части разреза появляются прослои песчаников и линзы мелкогалечных конгломератов. Мощность отложений среднего триаса достигает 3350 м в северных районах области и более 1500 м в Северном Приохотье. Подробное описание разрезов среднего триаса Куларского района и последовательности встречающихся в них аммоноидей содержатся в трудах многих геологов, обобщенных А. С. Дагисом и др. [16]. Вопрос о границе нижнего и среднего триаса в этом регионе рассмотрен А. С. Дагисом и С. П. Ермаковой [18].

На основе обширной коллекции аммоноидей Ю. В. Архипову [2] удалось создать схему зонального деления среднего триаса этого региона, которая представляла собой наиболее близкий вариант современной зональной схемы. Им также было внесено предложение о выделении нового куларского яруса, охватывающего зоны *taimurensis*, *tardus* (*laevigatus*) и весь средний подъярус в современном понимании, на том основании, что эквиваленты этих зон неизвестны в Альпах. Это предложение не нашло поддержки, так как при такой интерпретации куларский ярус захватывает и зону *balatonicum*, известную в стратотипе анизийского яруса.

Среднетриасовые отложения в Северном Приохотье были подробно изучены Ю. М. Бычковым [4, 16]. В разрезе по р. Вторая Сентябрьская (верховье р. Яны-Охотской) вскрываются верхнеанизийские и ладинские отложения, представленные аргиллитами, глинистыми и песчанистыми алевролитами с редкими прослоями песчаников в верхних слоях. Аммоноидеи, встречающиеся в фосфатных и глинисто-карбонатных конкрециях, позволяют выделить все зоны верхнеанизийского и верхнеладинского подъярусов. Представители нижнеладинских аммоноидей отсутствуют, что по-видимому связано со скрытым стратиграфическим несогласием. Зоны *omoljensis* *krugi* и *mcconnelli* представлены в этом разрезе с наибольшей полнотой.

Омулевская структурно-фациальная область охватывает Тас-Хаях-тахский, Омулевский и Приколымский горстантиклинории. В ее пределах триасовые, особенно среднетриасовые, отложения распространены ограниченно и отмечаются, главным образом, в тектонических блоках. Среднетриасовые отложения характеризуются преимущественно глинистым составом пород с примесью карбонатного материала, присутствием линз и прослоев глинистых известняков и очень малыми мощностями. Вместе с тем, следует отметить очень хорошую сохранность остатков аммоноидей, особенно тех, которые характеризуют ладинский интервал разреза, что очень важно для морфогенетических исследований и изучения внутреннего строения раковин.

По данным В. М. Мерзлякова [16] и М. В. Вавилова, анизийские отложения (до 100 м), представленные средним и верхним подъярусами, сложены туфоалевролитами и туфопесчаниками, несогласно перекрывающими карбонатную толщу верхней перми. Ладинские отложения (60–100 м) представлены чередованием черных известковистых аргил-

литов с прослоями туфопесчаников. Аммоноидеи, во множестве встречающиеся в фосфатных конкрециях, относятся к верхнеладинскому подъярсу (зонам *krugi* и *mcconnelli*). На границе анизийского и ладинского ярусов в большинстве разрезов Омудевской области устанавливается стратиграфическое несогласие, характеризующееся выпадением нижнеладинского подъяруса и зоны *omolajensis*.

Новосибирская структурно-фациальная область. Триасовые отложения известны только на о-ве Котельный, где весь разрез сложен очень тонкими осадками — глинами и аргиллитоподобными глинами очень небольшой мощности. В разрезе присутствуют прослои и линзы глинистых известняков и большое количество фосфатных и известковистых конкреций с остатками аммоноидей, двустворок и фораминифер [23, 30]. Отмечено увеличение мощности и полноты разреза в северном и северо-западном направлении. В анизийских отложениях (108 м), залегающих несогласно на верхнеоленинских, установлены почти все зональные подразделения, в ладинском ярусе (6 м) — только зона *omolajensis* и, вероятно, *krugi*. Отсутствие некоторых подразделений объясняется слабой обнаженностью, неравномерной насыщенностью разреза фаунистическими остатками хорошей сохранности, присутствием частых внутриформационных перерывов и тектонических нарушений.

В результате сопоставления комплексов аммоноидей, характеризующих подразделения биостратиграфических схем триаса различных районов Северо-Восточной Азии [16, 36, 42, 43], было установлено, что в пределах этой обширной территории распространено однотипное сообщество аммоноидей, возрастные изменения которого происходили более или менее единообразно. В связи с этим для всей Северо-Восточной Азии принята единая биостратиграфическая схема.

АНИЗИЙСКИЙ ЯРУС

НИЖНИЙ ПОДЪЯРУС

Зона *Grambergia taimyrensis*

Вид-индекс. *Grambergia taimyrensis* Пороу (Попов, 1961, с. 76, табл. 20, фиг. 7).

Стратотип находится на побережье Восточного Таймыра в разрезе мыса Цветкова [16].

Под этим названием Ю. В. Архиповым [2] были впервые объединены наиболее низкие слои анизийского яруса. Позднее объем зоны был расширен за счет перекрывающих ее слоев с *Lenotropites* и *Arctohungarites* и стал равен всему нижнеанизийскому подъярсу [46]. Это дало основание автору [12] при изучении разреза мыса Цветкова выделить в низах анизия зону *Stenopopanoceras mirabile*. В настоящее время принята первоначальная трактовка зоны *taimyrensis*.

Нижняя граница зоны, являющаяся одновременно нижней границей анизийского яруса, определяется по появлению родов *Grambergia*,

Stenopopanoceras, *Karangatites*. Одновременно с этим происходит полное исчезновение из разреза представителей верхнеоленинского комплекса аммоноидей (зоны *spiniplicatus*) — *Olenekites*, *Keyserlingites*, *Sibirites*, *Prospiringites* и др. Для зоны *taimyrensis* характерны следующие роды аммоноидей: *Grambergia*, *Stenopopanoceras*, *Pearylandites*, *Groenlandites*, *Karangatus*, единичные *Proacrochordiceras* и *Danubites*. В верхних слоях появляются первые *Parapopanoceras*, *Lenotropites* (из группы *solitarius*) и *Czekanowkites*. Исходя из вертикального распространения аммоноидей в наиболее полных разрезах главным образом на Севере Средней Сибири, А. С. Дагис [16, 26] предложил разделить зону *taimyrensis* на три подзоны: 1) *Karangites evolutus*, соответствующую интервалу распространения рода *Karangatites* и, кроме вида-индекса, охарактеризованную видами родов *Stenopopanoceras* и *Grambergia*; 2) *Stenopopanoceras mirabile*, где преимущественно развиты *Stenopopanoceras* и *Grambergia*; 3) *Lenotropites solitarius*, в которой исчезают *Stenopopanoceras*, но появляются первые *Parapopanoceras*, *Lenotropites*, *Czekanowskites*, *Groenlandites*, *Pearylandites*; в этой подзоне отмечено присутствие редких *Proacrochordiceras* и *Danubites*.

С. П. Ермакова [18] описала разрез нижнего анизия в низовьях р. Яны, где ниже слоев с *Karangatites* и *Grambergia* ею был обнаружен интервал, охарактеризованный *Stenopopanoceras karangatiense* (Пороу) и своеобразными *Karangatites? archipovi* Dagys et Erm. Вероятно этот интервал разреза отвечает слоям с *Prospiringites* — *Nordophiceras*, ранее относящимся к оленекскому ярусу.

Зона *taimyrensis* устанавливается во всех структурно-фациальных областях, где распространены морские отложения анизийского яруса: на Восточном Таймыре, на севере Средней Сибири, на севере Верхоянья, в низовьях Яны, в бассейне среднего и верхнего течения р. Колымы.

Зона *Lenotropites tardus*

Вид-индекс. *Lenotropites tardus* McLearn (McLearn, 1969; стр. 39, табл. 8, фиг. 2).

Стратотип находится на Восточном Таймыре в разрезе мыса Цветкова [16].

Название впервые употребил М. Н. Вавилов [7, 12] для нижней подзоны, выделенной им на Восточном Таймыре зоны *Arctohungarites triformis*. Как было установлено впоследствии, комплекс аммоноидей из слоев с *Lenotropites tardus* четко обособляется от выше- и нижележащих слоев и ограничивает значительно меньший интервал разреза, чем предполагал автор подразделения. Синонимами зоны являются зона *Arctohungarites laevigatus* Ю. В. Архипова [2] и верхняя часть зоны *taimyrensis*, объем которой ранее охватывал весь нижнеанизийский подъярус.

Нижняя граница зоны *tardus* устанавливается по первому появлению рода *Arctohungarites* (*A. involutus*) и лентропитов из группы *tardus-saurus*. Одновременно исчезают *Grambergia*, *Stenopopanoceras*, *Groenlandites*, *Pearylandites*. Комплекс аммоноидей, характеризующих зону,

представлен *Lenotropites tardus* McLearn, *L. caurus* McLearn, *L. boskhoensis* Ark., *Arctohungarites involutus* (Kipar.), в некоторых разрезах являющихся доминантом, *Czekanowskites polaris* (Kipar.), *C. tumefactus* Vavilov, реже встречаются *Parapopanoceras medium* McLearn, *Ussurites* sp., *Anagymnites* cf. *hollandi* (McLearn), *A. grandis* Ark. et Vavilov, *Taimyrites immutabilis* Vavilov et Ark.

Зона *tardus* устанавливается во многих разрезах анизийских отложений Северо-Восточной Азии, на Восточном Таймыре, на севере Средней Азии, на Хараулахе, в низовьях Яны и в верховьях Колымы.

СРЕДНИЙ ПОДЪЯРУС

К среднему подъярису ранее относилась зона *Malleptychites kotchetkovi*, разделенная на две подзоны — *Czekanowskites decipiens* и *Arctohungarites kharaulakhensis* [42, 46]. В настоящее время в связи с тем, что доказана полная дискретность их комплексов, они рассматриваются как самостоятельные зоны.

Зона *Czekanowskites decipiens*

Вид-индекс — *Czekanowskites decipiens* (Mojsisovics) (Mojsisovics, 1886, стр. 27, табл. 6, фиг. 9).

Стратотип находится в том же разрезе, что и стратотипы зон нижнего подъяруса: Восточный Таймыр, мыс Цветкова [36].

Нижняя граница устанавливается по появлению вида-индекса и многочисленных *Arctohungarites* группы *triformis*. Это инволютные, но более вздутые, чем *A. involutus*, формы с уплощенной или уплощенно-округленной вентральной стороной. Кроме того, для зоны *decipiens* характерны *Parapopanoceras inconstans* Dagys et Erm., *P. paniculatum* Porow, *P. janaense* Porow, *Azarianites taimyrensis* Dagys, установленный в ее верхней части *Malleptychites kotchetkovi* Porow, *Ussurites* sp. и первые *Neocladiscites*. Скорее всего сюда относится и *Parapopanoceras glushinskyi* Porow, ранее отмечавшийся в составе комплекса нижней подзоны *kotchetkovi*, и который в настоящее время вероятно следует считать некоторой модификацией *P. paniculatum*. В результате анализа распространения *Arctohungarites* и *Czekanowskites* в наиболее полных разрезах А. С. Дагис [14] предложил выделить две подзоны *A. ventroplanus* и *A. triformis*. Для первой из них, кроме вида-индекса, свойственны *Parapopanoceras inconstans* Dagys et Erm. и *Czekanowskites decipiens*; для второй — *Malleptychites kotchetkovi* Porow, впервые появившиеся здесь *Parapopanoceras paniculatum* (Porow) и *P. janaense* (Porow).

В пределах Северо-Восточной Азии зона *decipiens* распространена, по-видимому, во всех регионах, где развиты морские отложения анизийского возраста, но часто ее комплекс приведен вместе с комплексом вышележащей зоны *kharaulakhensis*.

Зона *Arctohungarites kharaulakhensis*

Вид-индекс *Arctohungarites kharaulakhensis* Porow (Попов, 1961, с. 73, табл. 20, фиг. 1).

Стратотип находится в том же разрезе, где и прочие зоны среднего анизия: Восточный Таймыр, мыс Цветкова.

Нижняя граница зоны устанавливается по появлению эволютных видов рода *Arctohungarites* — *A. kharaulakhensis* Porow, *A. evolutus* Vavilov, *A. burgaliensis* Bytschk et Porow, *A. laevigatus* Porow. На этом же уровне появляются умеренно эволютные формы *Czekanowskites* — *C. hayesi* McLearn, *C. wakari* (Bajar.), *C. glaber* (Vavilov), *C. gastroplanus* (Porow). Для этой части разреза характерно появление *Stannachites singularis* Vavilov, своеобразного рода, близкого *Czekanowskites*. В этой зоне отмечаются первые *Longobardites* (*Intornites*) ex gr. *nevadanus* Hyatt et Smith, продолжают встречаться *Parapopanoceras janaense* (Porow), *P. paniculatum* (Porow). В верхних слоях зоны отмечено появление первых бейрихитид — *Anagymnotoceras* sp. и *Hollandites pelletieri* McLearn.

В наиболее полных разрезах зона *kharaulakhensis* может быть подразделена на две подзоны [14]. Нижняя подзона *Arctohungarites laevigatus* характеризуется преимущественным развитием вида-индекса, *A. kharaulakhensis* и других эволютных арктохунгаритов; на этом уровне широко развиты чекановскиты — *C. hayesi* McLearn, *C. glaber* (Vavilov), *C. wakari* (Bajar.) и также *Stannachites singularis* Vavilov; для верхней — *Czekanowskites gastroplanus* свойственны, кроме вида-индекса, *Arctohungarites* из группы *kharaulakhensis*, *Czekanowskites wakari* (Bajar.) и появившийся впервые на этом уровне *Longobardites* (*Intornites*) ex gr. *nevadanus* Hyatt et Smith.

Зона *kharaulakhensis* вероятно присутствует во всех структурно-фациальных областях, где распространены отложения анизийского яруса, охарактеризованные *Arctohungarites* и *Czekanowskites*. Комплекс аммоноидей этой зоны обычно приводится вместе с комплексом зоны *decipiens*.

ВЕРХНИЙ ПОДЪЯРУС

Зона *Gymnotoceras rotelliforme*

Вид-индекс *Beyrichites rotelliforme* Meek (Меек, 1877, с. 111, табл. 10, фиг. 9).

Стратотип находится на побережье Оленекского залива моря Лаптевых в разрезе у пос. Станнах-Хочо [36].

Нижняя зона верхнеанизийского подъяруса первоначально выступала под различными названиями: *Gymnotoceras blakey* [2], *Amphipopanoceras dzeginense* [3, 6], *Gymnotoceras deleeni* [12], но позже эти названия были отвергнуты ввиду очень узкого или наоборот, очень широкого распространения выбранных форм, а также по причине их неоднозначного толкования. А. С. Дагис, Ю. М. Бычков [16] предложили новое

название зоны – *Gymnotoceras rotelliforme*, вид-индекс которой широко распространен в этом интервале анизийского разреза по всей территории Северо-Восточной Азии.

Нижняя граница зоны, которая одновременно является нижней границей верхнеанизийского подъяруса, устанавливается по появлению первых слабоскульптированных *Gymnotoceras* (*G. rotelliforme*, *G. falciforme*) и одновременному исчезновению представителей *Arctohungarites* и *Czekanowskites*. Характерными для зоны являются также *Gymnotoceras kindlei* McLearn, *G. olenekense* Dagys et Konst., *G. ex gr. blakei* Gabb., *G. aff. deleeni* McLearn, *Longobardites (Intornites) nevadanus* Hyatt et Smith, *Hollandites ex gr. pelletieri* McLearn, *Parapopanoceras asseretoi* Dagys et Erm., *P. plicatum* Bytsch., *Ussurites cameroni* McLearn., *Ptychites trochlaeformis* (Lind.). В связи с явной приуроченностью *Parapopanoceras asseretoi* к нижней части зоны, а также видов *Gymnotoceras* как *G. blakei* и *G. olenekense* к ее верхней части, устанавливаются две подзоны – *asseretoi* и *olenekense* [20].

Зона *rotelliforme* распространена на Восточном Таймыре, в Лено-Анабарской, Баки-Нельгехенской, Яно-Колымской и Омолонской структурно-фациальных областях.

Зона *Frechites nevadanus*

Вид-индекс. *Ceratites nevadanus* Mojsisovits (Mojsisovics, 1888, с. 168).

Стратотип находится на побережье Оленекского залива моря Лаптевых в разрезе у пос. Станнах-Хочо [36].

Зона под названием *Frechites humboldtensis* была впервые предложена Ю. В. Архиповым [2] для Восточной Якутии. В настоящее время в связи с отнесением вида-индекса в синонимику *F. nevadanus* [76], название зоны изменено.

Нижняя граница зоны устанавливается по появлению представителей родов *Frechites*, *Frechitoides* и *Arctogymnites*. Для зоны, кроме того, характерны *Parapopanoceras tetsa* McLearn, *Ptychites trochlaeformis* (Lind.), *Neocladiscites parenicus* Popow, *Longobardites (Intornites) nevadanus* Hyatt et Smith. Распространение амmonoидей по разрезу позволяет выделить три подзоны [20]: *Parapopanoceras tetsa*, где доминирует вид-индекс; *Frechites nevadanus*, вид-индекс которой распространен преимущественно на этом уровне; *Parafrechites sublaqueatus*, где появляются представители этого рода. *Парапананоцератида* прекращают свое существование на границе подзон *tetsa* и *nevadanus*. Комплекс амmonoидей подзоны зоны *nevadanus* в разрезе Лено-Оленекского междуречья и, особенно, на Восточном Таймыре, заметно меняется. В этих районах доминантом становится *Frechitoides migayi* (Kipar.) (= *Frechites laptevi* Popow), совершенно неизвестный в восточных районах. Крайне редок или отсутствует вид-индекс подзоны *Parapopanoceras tetsa*, реже встречаются представители *Arctogymnites* и *Neocladiscites*. Этот интервал разреза верхнеанизийских отложений Восточного Таймыра ранее был выделен М. Н. Вавиловым в самостоятельную зону

laptevi (-*migayi*). Я полагаю, что название *migayi* следует сохранить для наименования нижней подзоны зоны *nevadanus* верхнего анизия, по крайней мере для Восточно-Таймырской структурно-фациальной зоны.

Зона *nevadanus* выделяется в большинстве структурно-фациальных областей Северо-Восточной Азии, но подзональные подразделения могут быть уверенно выделены пока лишь на Севере Средней Сибири.

Зона *Arctogymnites spectori*

Вид-индекс. *Arctogymnites spectori* Archipov (Архипов, 1974, с. 249, табл. 10, фиг. 1, 2).

Стратотип находится на р. Някучан – притоке р. Даркы; хр. Хараулах, Северное Верхояе.

Ранее [16, 36] этот интервал разреза относился к зоне *Longobardites oleshkoi*, возраст которой рассматривался как раннеладинский. В связи с тем, что по своим морфологическим признакам *L. oleshkoi* не отличается от *L. nevadanus* Hyatt et Smith, а прочие амmonoидеи на этом уровне представлены позднеанизийскими родами, было предложено [33, 54] отнестись слою, ранее относящемуся к нижнеладинской зоне *oleshkoi*, к анизийскому ярусу и выделить новую зону *Arctogymnites spectori*.

Нижняя граница зоны устанавливается по исчезновению *Frechites* и *Parafrechites*. Для зоны *spectori* кроме вида-индекса характерны *Longobardites (Intornites) ex gr. nevadanus* Hyatt et Smith, *L. (Longobardites) ex gr. zigmondi* (Böckh), *Indigirophyllites bytschkovi* (Vavilov). Для этого интервала в литературе отмечают *Monophyllites* (чаще всего *M. ex gr. wengensis* Klipst.), но, как показал А. Г. Константинов (1988 г.), для Бореальной области валидным следует считать *Indigirophyllites*, а не *Monophyllites*, который, вероятно, не характерен для высоких широт. Для этого интервала разреза в пределах Северо-Восточной Азии характерны многочисленные двустворки, представляющие переходный комплекс позднеанизийско-ладинского возраста: *Daonella subarctica* Popow, *D. aff. arctica* (Kipar.), *D. dubia* (Gabb.), *Meleagrinnella tasaryensis* (Vor.), *Dacryomya polaris* (Kipar.), *Bakevella ladinica* Kur., *B. czekanowski* Kur., *Falcimytillus nasai* Kob. et Ichik.

Зона *spectori* может быть выделена в большинстве структурно-фациальных областей Северо-Восточной Азии, где распространены морские или прибрежно-морские отложения верхнего анизия и ладина.

ЛАДИНСКИЙ ЯРУС

НИЖНИЙ ПОДЪЯРУС

Согласно существующей биостратиграфической схеме [36], нижнеладинский подъярус на Северо-Востоке Азии выделялся в объеме зоны *Longobardites oleshkoi*. Ее фаунистический комплекс не содержал каких-либо существенно новых элементов, неизвестных в анизии, и основным доказательством ладинского возраста, как отмечал сам автор подразделе-

ления [2], послужило ее стратиграфическое положение выше верхне-анизийских слоев с *Frechites*. Исходя из этого, все аммоноидеи, встреченные выше слоев с *Frechites*, автоматически считались ладинскими.

Сравнение морфологических особенностей верхнеанизийских *Lombardites* (*Intornites*) из группы *nevadanus* и нижнеладинских (?) *L.* (*Intornites*) из группы *oleshkoii* позволяет полагать, что между ними нет четких видовых различий. Для обеих групп характерно наличие (или отсутствие) кия на вентральной стороне внутренних оборотов, сходные параметры раковины (степень инволютности и вздутости) и рисунки взрослой лопастной линии. Все это заставляет рассматривать *L. (I.) oleshkoii* как младший синоним позднеанизийского вида *L. (I.) nevadanus*. В связи с этим предложено [33, 54] вместо зоны *oleshkoii* выделить новую зону *Arctogymnites spectori* и отнести ее к анизийскому ярусу. Коррелятивом зоны *oleshkoii* долгое время считалась зона *subasperum*, раннеладинский возраст которой доказывался не только стратиграфическим положением выше последних *Frechites*, но и появлением первых трахицератид с цератитовой лопастной линией [83, 85]. Поскольку зона *spectori* (*-oleshkoii*) отнесена к анизийскому ярусу, приходится признать, что достоверные аналоги зоны *subasperum*, а следовательно, и нижнеладинского подъяруса, в Арктическом бассейне отсутствуют. Возможно, что это связано с перерывом в осадконакоплении, выразившемся в скрытом параллельном несогласии или зафиксированном в некоторых регионах поверхностями размыва.

ВЕРХНИЙ ПОДЪЯРУС

Зона *Arctoptychites omolajensis*

Вид-индекс. *Arctoptychites omolajensis* Archipov (Архипов, 1974, с. 248, табл. 12, фиг. 2).

Стратотип находится в верховьях р. Яны-Охотской (Северное Приохотье) в разрезе по р. Вторая Сентябрьская [4, 16].

Впервые зона выделена Ю. В. Архиповым, Ю. М. Бычковым и И. В. Полуботко под названием *Arctoptychites kruzini*. Впоследствии вид-индекс был заменен на *A. omolajensis*.

Нижняя граница зоны устанавливается по появлению *Arctoptychites* — *A. omolajensis* Arch., *A. kruzini* Bytsch., *A. euglyphus* (Mojs.) и первых *Indigirites*, представленных *I. constantis* (Arch.) ранее относившихся к лонгобардитам. Для зоны характерны также *Tsvetkovites dolioliformis* Vav. et Korch., *Neocladiscites taskanensis* Popow и *Indigirophyllites bytschkovi* (Vavilov). Представители рода *Arctoptychites*, вероятно, не выходят за пределы зоны. *Tsvetkovites*, появляясь одновременно с индигиритами, ограничены в своем распространении нижней частью зоны. Для этого подразделения также характерны крупные *Daonella* — *D. subarctica* Popow, *D. prima* Kipar.

До недавнего времени зона *omolajensis* относилась к нижнеладин-

скому подъярусу [16], поскольку считалось, что ее близкий аналог, зона *poseidon* Западной и Арктической Канады, содержит раннеладинскую фауну [81]. Последние исследования [85] показали, что *Protrachyceras*, обнаруженный в зоне *poseidon*, в действительности обладает субаммонитовой лопастной линией и, следовательно, не может рассматриваться как раннеладинский трахицератид. По мнению Э. Тозера [85] эта форма близка *P. longobardicum* Mojs. из зоны *archelaus*. В связи с этим, зона *omolajensis*, коррелятив зоны *poseidon*, была отнесена к позднему ладину [36].

Зона *omolajensis* распространена во всех структурно-фациальных областях Северо-Восточной Азии, где известны морские ладинские отложения. Основные разрезы находятся в низовьях рр. Оленек и Лена, в низовьях р. Яны и в Северном Приохотье.

Зона *Indigirites krugi*

Вид-индекс. *Indigirites krugi* Popow (Попов, 1946, с. 53, табл. 1, фиг. 11).

Стратотип находится в верховьях р. Яны-Охотской (Северное Приохотье) в разрезе по р. Вторая Сентябрьская [4].

Первоначально зона *krugi* выступала в роли подзоны *Nathorstites lenticularis* [36]. Впервые как зональное подразделение ее употребил М. Н. Вавилов [8]. Зона более или менее соответствует по объему зоне *Suordachites neraensis* Ю. В. Архипова [2], но последняя в свое время была отклонена, так как многие исследователи посчитали такую замену наименований (*Indigirites* — *Suordachites*) необоснованной и излишней.

Нижняя граница зоны *krugi* определяется по появлению вида-индекса и исчезновению ребристых *Arctoptychites*. Для зоны, кроме вида-индекса, характерны *I. neraensis* Popow, *Aristoptychites kolymensis* (Kipar.), *Sphaerocladiscites omolonensis* Bytsch., *Indigirophyllites bytschkovi* (Vavilov). Среди двустворок преобладают *Daonella prima* Kipar., *D. nitanae* McLearn., *D. densiculata* Yabe et Shim. Как показывают проведенные исследования, *Indigirites neraensis* Popow, в основном распространен в верхней части этого стратиграфического интервала.

Зона *krugi* распространена на Восточном Таймыре, в Лено-Оленекском междуречье, на Восточном Верхоянье, в верховьях Колымы и в Северном Приохотье, т. е. в основных регионах распространения морских ладинских отложений.

Зона *Nathorstites mcconnelli*

Вид-индекс. *Nathorstites mcconnelli* Whiteaves (*-Popanoceras mcconnelli* Whiteaves, 1889, с. 138, табл. 18, фиг. 2).

Стратотип находится в верховьях р. Яны-Охотской (Северное Приохотье) в разрезе по р. Вторая Сентябрьская [4].

Зона *mcconnelli* ранее была выделена как верхняя подзона зоны *lenticularis* [36]. Впервые это подразделение в статусе зоны было употреблено М. Н. Вавиловым [5].

Нижняя граница зоны устанавливается по появлению разнообразных *Nathorstites*: *N. mcconnelli* (Whit.), *N. lenticularis* (White.), *N. lindstroemi* Boehm., *N. gibbosus intermedia* Stolley, *N. vosnessenskyi* Bytschk. et Alab., *N. argatassensis* (Popow). В зону *mcconnelli* не проходят представители рода *Indigirites*. Для зоны характерны *Sphaerocladiscites omolonensis* Bytschk., *S. buralkitensis* Popow, *Lobites kolymensis* Bytschk., *Aristoptychites kolymensis* (Kipar.), *A. korkodonensis* (Bytschk.), *Indigirophyllites* sp. На этом уровне появляются первые *Pinnospiriferina popovi* Dagys. Среди двустворок типичны для этой зоны прежде всего *Daonella prima* Kipar., *D. nitanae* McLearn. и *D. densisulcata* Yabe et Schim.

Зона *mcconnelli* широко распространена в Северо-Восточной Азии. Ее разрезы известны на Восточном Таймыре, в Лено-Оленекском междуречье, на Северном Верхоянье (Хараулах), Восточном Верхоянье и в низовьях Яны. Особенно представительно выглядит комплекс амmonoидей зоны *mcconnelli* в разрезах Яно-Колымской и Омuleвской структурно-фациальных областей.

ВЕРХНИЙ ТРИАС. КАРНИЙСКИЙ ЯРУС

Зона *Nathorstites tenuis*

Буд-индекс. *Nathorstites tenuis* Stolley (Stolley, 1911, с. 116, табл. 9, фиг. 4). *Стратотип* расположен в верховьях р. Яны-Охотской (Северное Приохотье) в разрезе по р. Вторая Сентябрьская [4, 16].

Ранее этот интервал разреза фигурировал в литературе как зона *Stolleites gibbosus* [2] или *Nathorstites gibbosus* [3, 46]. На прошедшем в 1975 г. Втором Стратиграфическом совещании в Магадане [42] индекс зоны был заменен на *tenuis*.

Нижняя граница зоны устанавливается по появлению вида-индекса и *N. gibbosus gibbosus* Stolley. На этом уровне отмечено появление *Discophyllites taimyrensis* Popow. Комплекс амmonoидей зоны *tenuis* однообразен и представлен почти исключительно видом-индексом. Кроме амmonoидей для этих слоев характерны брахиоподы *Pinnospiriferina popovi* Dagys, *Planirhynchia yakutica* Dagys и др., а также двустворки *Zittelihalobia zitteli* (Lind.), *Indigirohalobia* cf. *korkodonica* (Polub.), *Bakevellia ladinica* Kur., *B. bennetti* Boehm, *Falcimyltilus nasai* Kob. et Ichik.

До недавнего времени зона *tenuis* относилась к ладинскому ярусу и по ее кровле проводилась граница ладинского и карнийского ярусов, т. е. граница среднего и верхнего триаса. Появившиеся в последние годы новые данные по биостратиграфии и фауне этого пограничного интервала разреза в Северо-Восточной Азии [5, 23] и в Альпах [70] позволяют подтвердить неоднократные высказывания М. В. Корчинской [31, 33] о раннекарнийском возрасте этой зоны.

1.3. КОРРЕЛЯЦИЯ СРЕДНЕТРИАСОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ БОРЕАЛЬНОЙ ОБЛАСТИ

АНИЗИЙСКИЙ ЯРУС

Британская Колумбия — один из наиболее важных для биостратиграфии среднего триаса регионов. Это провинция на западе Канады, где расположены основные разрезы анизийского яруса, наиболее полно охарактеризованные остатками амmonoидей. В этом регионе в анизийском интервале разреза формации Тоад, представленной глинистыми сланцами и известковистыми песчаниками, Э. Тозер [77, 81] установил следующие зональные подразделения *Lenotropites saurus*, *Anagymnotoceras varium*, *Frechites deleeni* и *Frechites chischa*. В долине р. Тетса на восточном крыле антиклинальной складки им была описана следующая последовательность зональных комплексов.

1. Зона *saurus* (стратотип) охарактеризована *L. saurus* (McLearn), *Groenlandites* cf. *nielseni* Kum., *Grambergia* sp. nov., *Ussurites muskwa* McLearn, *Leiophyllites kindlei* McLearn (на 202 м ниже контакта с перекрывающими меловыми отложениями), *Proacrochordiceras americanum* (McLearn), *Pearylandites* aff. *troelseni* Kum, *Stenopopanoceras* sp. (на 206 м ниже контакта с меловыми отложениями).

2. Зона *varium* содержит *Anagymnotoceras* cf. *varium* (McLearn), *Longobardites nevadanus* Hyatt et Smith, *Czekanowskites hayesi* (McLearn), *Parapopanoceras selwyni* McLearn (180 м ниже контакта с меловыми отложениями).

3. Зона *deleeni* представлена следующими формами: *Frechites deleeni* (McLearn), *Longobardites nevadanus* Hyatt et Smith, *Parapopanoceras* sp., *Ussurites arthaberi cameroni* McLearn, *Daonella* cf. *americana* Smith (152 м ниже контакта с меловыми отложениями).

Стратотипы зон *deleeni* и *varium* были установлены [81] на западном крыле той же антиклинали. Комплекс зоны *deleeni* представлен *Frechites deleeni* (McLearn), *Longobardites* cf. *nevadanus* Hyatt et Smith, *Parapopanoceras tetsa* McLearn, *Ussurites* sp. *indet.* Зона *varium* кроме многочисленных *Anagymnotoceras* содержит *Hollandites spiwynni* McLearn, *Longobardites nevadanus* Hyatt et Smith.

Зоны *deleeni* и *chischa* (стратотип) установлены Пеллеттиером [81] в непрерывном разрезе по р. Чиша в районе Форта Нельсон. Зона *deleeni* охарактеризована *Frechites deleeni* (McLearn), *Longobardites nevadanus* Hyatt et Smith, *Daonella americana* Smith. Позднее в этих слоях были собраны *Gymnotoceras* aff. *rotelliforme* Smith и *Tropigymnites planorbis* (Hauer). Непосредственно перекрывающие Слои (на 13,5 м выше зоны *deleeni*) содержат *Frechites chischa* Tozer, *celtites?* *polyratus* Smith, *Parapopanoceras* sp. *indet.*, *Daonella* cf. *moussoni* Merian.

Зоны *saurus*, *varium*, *deleeni* и *chischa* устанавливаются также во многих разрезах анизийских отложений Британской Колумбии и Альберты [81]. Амmonoидеи и двустворки, собранные в этих разрезах, дополняют фаунистическую характеристику стратотипичных разрезов.

Корреляция биостратиграфических схем триаса Бореальной области и Восточно-Тихоокеанской провинции Тетиса

Ярус	Под- ярус	Северо-Восточная Азия (А. С. Дагис и др. [16]. Общая шкала [36], М. В. Корчинская и др. [33])		Архипелаг Шпиц- берген (М. В. Кор- чинская [31], М. В. Корчинская и др. [33]) W. Weit- schat, U. Lehmann [87]	Арктическая Канада (E. Tozer [81, 85])	Британская Колумбия (E. Tozer [81, 85])	Юго-Запад США, Невада (N. Silberling, E. Tozer [77], N. Silberling, K. Nicols [76])	
Ла- дин- ский	Верх- ний	Nathorstites mccon- nelli		Nathorstites mcconnelli	Слои с Nathorsti- tes	Frankites sutherlandi	?	
						MacLearnoceras maclearni		
		Indigirites krugi		Indigirites tozeri		Meginoceras meginacae	Слои с Daonella lommeli	
		Arctoptychites omolo- jensis		Tsvetkovites varius	Слои с Daonella frami	Progonoceratites posei- don	?	
Ани- зий- ский	Ниж- ний	?		?	?	Eoprotrachyceras subas- perum	Eoprotrachyceras subas- perum	
	Верх- ний	Arctogymnites spectori					Frechites occidentalis	
	Frechites nevadanus	Parafrechites sublaqueatum	Frechites laqueatum	Слои с Frechites	Freshites chischa	Para- frechites meeki	Parafrechites dunni	
		Frechites nevadanus					Parafrechites meeki	
		Parapopano- ceras tetsa					Frechites nevadanus	
	Gym- noto- ceras forme	Cymnotoceras olenekense Parapopano- ceras asseretoi		?	Frechites deleeni	Gym- notoce- ras rotelli- forme	Слои с Gymno- toceras blakey Слои с Parace- ratites	

Средний	Arctohungarites Kharaulakhensis	Gzekaniwskites gastroplanus	Слои с Anadymnotoceras, Hollandites u Gymnotoceras	Anagymnotoceras varium	Anagymnotoceras varium	Longobardites (Intornites) sp. nov.	Balatonites shoshonensis	
		Arctohungarites laevigatus						
	Czekanowskites decipiens	Arctohungarites friformis				Czekanowskites hayesi	Верхняя	Acrochordiceras hyatti
		Arctohungarites ventropilana				Parapinacoceras hagei	Нижняя	
Нижний	Lenotropites tardus		Lenotropites caurus	Lenotropites caurus	Lenotropites caurus	Grambergia nahwisi		Lenotropites caurus
		Lenotropites solitarius				Arctohungarites bufonis		
		Stenopopanoceras mirabile						
	Grambergia taimyrensis	Karangatites evolutus				Groenlandites sp. nov.	Neopopanoceras haugi	
		Karangatites archipovi	?	?	?			

Нижний триас

Оленекский	Верхний	Olenekites spiniplicatus	Keyserlingites subrobustus	Keyserlingites subrobustus	Keyserlingites subrobustus	Слои с Subcolumbites и Prohungarites
------------	---------	--------------------------	----------------------------	----------------------------	----------------------------	--------------------------------------

Послойные описания разрезов зон за редким исключением отсутствуют и поэтому иногда остается неясным реальное распространение аммоноидей в каждой из выделенных зон. Палеонтологическая характеристика зоны *saugus* составлена, по-видимому, на основании сборов из фрагментарных обнажений, не всегда точно сопоставленных между собой. В тех случаях, когда проводятся тщательные сборы фауны, как например в зоне *varium* в разрезе по р. Лиард, удается выделить подзональные уровни. В этом районе зона *varium* может быть разделена на две подзоны — *Longobardites larvalis* (нижнюю) и *Czekanowskites hayesi* (верхнюю). Нижняя граница зоны *saugus*, другими словами, нижняя граница анизийского яруса, и ее соотношение с нижележащей зоной *subrobustus* нижнего триаса в Британской Колумбии не установлены.

Зона *saugus* Британской Колумбии уверенно сопоставляется с зонами *Lenotropites tardus* и, частично, *Grambergia taimyrensis* Северо-Восточной Азии (табл. 2). Сопоставление с последней затруднено тем, что стратотип зоны *saugus* не охватывает наиболее низкие слои анизийских отложений. Зону *varium* Э. Тозер [81] разделяет на три подзоны, из которых нижняя — *Parapinacoceras hagei* может быть сопоставлена с зоной *Czekanowskites decipiens*, две верхние подзоны канадской схемы — *Czekanowskites hayesi* и *Longobardites* (*Intornites*) *nevadanus*, с зоной *Arctohungarites kharaulakhensis* Северо-Восточной Азии. Зона *deleeni* более или менее соответствует зоне *Gymnoceras rotelliforme* Северо-Восточной Азии, хотя не исключено, что она включает в себя и более высокие уровни разреза. Последнее предположение основано на присутствии в комплексе зоны *deleeni*, среди прочих, килеватых *Gymnoceras* и форм, более похожих на *Frechites*, чем на *Gymnoceras*. Зона *chischa* достаточно уверенно коррелируется с зоной *Frechites nevadanus* Северо-Восточной Азии.

Арктическая Канада. Анизийские отложения описаны на о-вах Элсмир, Эксмоус и др. архипелага Королевы Елизаветы. К ним относится нижняя часть формаций Шей-Поинт и Бלאа-Маунтин [77, 81]. Формация Шей-Поинт представлена известковистыми алевролитами и песчаниками с прослоями глинистых сланцев в основании и кровле; формация Бלאа-Маунтин — глинистыми сланцами. Граница нижнего и среднего триаса установлена в разрезе по руч. Спэта в южной части фьорда Отто на о-ве Элсмир. В этом разрезе фаунистический комплекс зоны *subrobustus* (стратотип), включающий *Keyserlingites subrobustus* (Mojs.), *Svalbardiceras freboldi* Tozer, *Zenoites arcticus* Tozer, *Olenekites canadensis* Tozer, *Popovites borealis* Tozer сменяется аммоноидеями зоны *saugus* нижнего анизия, которые появляются на 52 м выше зоны *subrobustus* — *Grambergia aff. mctaggarti* (McLearn), *Gymnites* (?) sp., *Leophyllites* sp.; *Lenotropites cf. saurus* (McLearn) обнаружен на 2,5 м выше этого интервала.

На о-ве Элсмир зона *saugus*, отмеченная в нижних слоях формации Шей-Поинт (на 6 м выше подошвы), охарактеризована редкими *Lenotropites cf. saurus* (McLearn) и *Pearylandites* sp., который в действительности, возможно, является *Czekanowskites polaris* (Kipar). В таком

случае этот интервал разреза можно коррелировать с зоной *tardus* Северо-Восточной Азии. Зона *varium* установлена в нижней сланцевой пачке формации Бלאа-Маунтин по руч. Смита на о-ве Элсмир на 178 м выше *Posidonia arenea* Tozer (зона *subrobustus*) благодаря находкам *Anagymnoceras tozeri* McLearn. Другой *Anagymnoceras* — *A. cf. hella* (McLearn) встречен в нижней части формации Шей-Поинт. Верхне-анизийские аммоноидеи и двустворки — *Daonella cf. americana* Smith (зона *deleeni*?) и выше лежащие *Frechites cf. laquestum* (Lind) и *Ptychites cf. trochlaeiformis* (Lind.) (зона *chischa*) обнаружены на о-ве Эксмоус в формации Шей-Поинт, что является возможным аналогом зоны *nevadanus* и отчасти зоны *rotelliforme* Северо-Восточной Азии. Зона *varium*, установленная на о-ве Элсмир, скорее всего представлена не полностью; в разрезе присутствуют только коррелятивы зоны *kharaulakhensis* Азиатского региона.

Гренландия. Анизийские отложения установлены в северо-восточной части Гренландии на Земле Пири [72]. В этом разрезе на песчаниках с прослоями алевролитов, содержащих редкую фауну двустворок и брахиопод оленекского возраста, без видимого несогласия залегает толща тонкого чередования слабосцементированных и массивных песчаников с железистыми конкрециями, содержащими *Pearylandites troelseni* Kummel, *Groenlandites nielseni* Kummel, *Stenopopanoceras cf. mirabile* Popow (= *Parapopanoceras cf. tetsa*, по Б. Каммелу) и *Leiohyllites* sp. indet.; кроме *Pearylandites* все остальные аммоноидеи обнаружены в осыпи. Большинство из перечисленных аммоноидей встречаются в зоне *taimyrensis* Северо-Востока Азии. *Pearylandites aff. troelseni* Kummel и *Groenlandites cf. nielseni* Kummel отмечаются также в составе комплекса зоны *saugus* Британской Колумбии. Следовательно, в разрезе на Земле Пири вскрываются только нижнеанизийские отложения.

Шпицберген. Наиболее детальная стратиграфическая схема анизийских отложений архипелага разработана М. В. Корчинской [31]. Отложения анизийского яруса, относящиеся к нижней части свиты Ботнхейя, представлены битуминозными аргиллитами, глинистыми и песчанистыми алевролитами с прослоями глинисто-карбонатных пород. Характерной особенностью разреза является присутствие прослоев и линз желваковых фосфоритов. Мощная анизия изменяется от 15 м (Земля Серкап) до 125 м (Ран-Кейлен-фьорд). Выделяются следующие биостратиграфические подразделения.

1. Зона *Lenotropites saurus*. Наиболее полно представлена на о-ве Вальберг, где непосредственно выше аргиллитовой толщи оленекского яруса с многочисленными *Claraia aranea* Tozer (аналог зоны *subrobustus*) залегает горизонт фосфатных конкреций с *Pearylandites walbergensis* Korch, *Danubites tozeri* Korch, *Grambergia nachwisi* (McLearn), *Lenotropites* sp. indet., *Stenopopanoceras mirabile* Popow, *Japonites* sp., *Leiohyllites* sp.

Зона *saugus* устанавливается также на мысе Торелла в южной части Северо-Восточной Земли по находкам *Stenopopanoceras mirabile* Popow

и *Grambergia ovinus* (McLearn), на Земле Диксона и Земле Оскара II (*Grambergia* sp.), на о-ве Эдж (*Lenotropites tardus* McLearn, L. cf. *caurus* (McLearn), *Japonites* sp., *Ussurites* cf. *muskwa* McLearn). Перечисленные аммоноидеи зоны *caurus* Шпицбергена содержат формы, характерные для двух верхних подзон зоны *taimurensis* и зоны *tardus* Северо-Восточной Азии, что свидетельствует о присутствии в этом регионе аналогов обеих северо-азиатских зон. Зона *caurus* Шпицбергена соответствует одноименной зоне Британской Колумбии и Арктической Канады, которая, в свою очередь, также являются аналогами двух зон Северо-Восточной Азии — *tardus* и, частично, *taimurensis*.

2. Слои и *Anagymnotoceras*, *Hollandites* и *Gymnotoceras*. Эта часть разреза, как правило, плохо обнажена и, за редким исключением, характеризуется смешанной фауной, чему способствует глинистый состав осадков и перераспределение конкреций при их вымывании. Эти слои, залегающие непосредственно выше зоны *caurus*, характеризуются следующим комплексом аммоноидей: *Anagymnotoceras* cf. *wighille* (McLearn), *A. helle* (McLearn), *A. cf. varium* (McLearn), *Gymnotoceras todtmannei* Mojs, *G. geminatum* (Mojs), *Hollandites* sp. H. cf. *pelletieri* McLearn, *Czekanowskites hayesi* (McLearn), *Parapopanoceras* sp., *P. cf. gluschinsky* Porow. Слои с *Anagymnotoceras*, *Hollandites* и *Gymnotoceras* установлены в различных районах архипелага, на о-ве Эдж в районе Русской бухты, в Сассен-фьорде, на Земле Диксона и на юге Северо-Восточной Земли. Комплекс аммоноидей этой части разреза включает не только среднеанизийские виды, но и формы, свойственные более высоким уровням, такие, например, как *Gymnotoceras*. В связи с этим, нижнюю (большую) часть этих слоев следует коррелировать с зоной *varium* Британской Колумбии и Арктической Канады, и среднеанизийским подъярусом Северо-Востока Азии. Верхняя часть этих слоев, вероятно, уже относится к верхнеанизийскому подъярису и может быть сопоставлена с зоной *deleeni* Канадского региона и зоной *rotelliforme* Северо-Восточной Азии.

3. Зона *Frechites laqueatum*. Стратотип зоны расположен в бухте Уиче на восточном побережье о-ва Шпицберген. В этом разрезе обнаружены: *F. laqueatum* (Lind), *F. cf. nevadanus* (Mojs), *Parapopanoceras* cf. *verneuilli* (Mojs.), *Ptychites* sp., *Ussurites spitsbergensis* (Oeberg), *Daonella arctica* Mojs, *D. lindstroemi* Mojs, *Meleagrinella* cf. *tasaryensis* (Vor).

В настоящее время зона *laqueatum* может быть выделена во многих районах архипелага: в горах Ботнхейа и Викингхегда (район Сассен-фьорда), на Земле Диксона, о-ве Эдж, на восточном побережье о-ва Шпицберген и южном берегу Ван-Кейлен-Фьорда. В дополнении к фаунистической характеристике стратотипа из этих районов известны находки *Ptychites trochlaeformis* (Lind), *Frechites* sp., *Gymnotoceras* cf. *falcatum* (Mojs), *G. ex gr. blakey* Gabb и *Parapopanoceras* sp.

Отнесение этой зоны к верхнеанизийскому подъярису не вызывает сомнения, но состав комплекса аммоноидей позволяет полагать, что зона включает в себя не только аналоги зоны *nevadanus*, но в какой-то мере и аналоги зоны *rotelliforme* Северо-Восточной Азии. Зона *laqueatum*

Шпицбергена уверенно сопоставляется с зоной *chischa* и частично с зоной *deleeni* Арктической Канады и Британской Колумбии. Аналоги зоны *spectori*, венчающей разрез анизийского яруса Северо-Восточной Азии, в разрезах анизийского яруса Шпицбергена не обнаружены.

Земля Франца-Иосифа. Анизийские отложения, вскрытые двумя параметрическими скважинами на о-ве Хейса (скв. Хейса) и Грэм-Белл (скв. Северная), представлены [32] в нижней части аргиллитами и алевролитами, в верхней — алевролитами и песчаниками. Мощность разреза составляет 650–674 м. Глинистые породы, где встречаются сидеритовые и известковистые конкреции, содержат остатки аммоноидей, двустворок, остракод, фораминифер, иглокожих, водорослей и растительные остатки. Аммоноидеи представлены *Frechites* cf. *nevadanus* (Mojs), *Frechitoides* cf. *migayi* (Kipar) и *Parafrechites* cf. *sublaqueatum* (Bytschkov), *Longobardites* sp. *indet.*, которые однозначно указывают на позднеанизийский возраст вскрытых скважинами отложений.

Приведенный комплекс характерен для зоны *nevadanus*, широко распространенной на Северо-Востоке Азии. Последовательность аммоноидей, установленная в зоне *nevadanus* разреза Хейса, как показывает проведенный анализ, оказывается, как ни странно, иной, чем отмеченная во многих разрезах севера азиатского континента. Так, *Parafrechites*, который типичен для самой верхней части зоны [20], в разрезе Хейса зафиксирован ниже всех прочих форм. Не исключено, что подобная последовательность явилась результатом недостаточно точной привязки образцов к глубинам.

Непосредственно выше приведенного комплекса аммоноидей в разрезе Хейса встречен разнообразный комплекс двустворок: *Dacryomya scorochodi* Kipar, *Daonella* cf. *densisulcata* Yabe et Schis, *Bakevella* aff. *lapteviensis* Kur., *B. cf. ladinica* Kur., *Mytilus heisaensis* Korch, *M. cf. eduliformis* Schloth. и др.

Возраст отложений, охарактеризованных этим комплексом, представляется спорным. М. В. Корчинская [32] условно относит их к нижнеладинскому подъярису.

Весьма возможно, что эти слои, по крайней мере их нижняя часть, где присутствует богатый комплекс двустворок, являются аналогами верхнеанизийской зоны *spectori*, венчающей разрез анизийского яруса Северо-Восточной Азии.

Тихоокеанская провинция Тетиса. Юго-запад США, Калифорния и Невада. Анизийские отложения, установленные в этом регионе [76, 77], охарактеризованы смешанным комплексом тетических и бореальных аммоноидей, что делает эти разрезы исключительно важными для целей стратиграфии и корреляции.

Наиболее древние слои анизийского яруса, охарактеризованные аммоноидеями, были установлены в Калифорнии в верхней части цератитовых известняков и сланцев. Дж. Смит (1914 г.) выделил их в слои с *Parapopanoceras*, а Л. Спэт [78] поместил их в основание своей родовой зоны *Beurichitina*, относящейся к нижнему мезотриасу (-анизий-

ский ярус). Впоследствии Б. Камелл [73] выделил эти слои в зону *Neoropanoceras haugi*, сохранив ее положение в основании анизия.

Зона *haugi* была установлена Н. Сильберлингом [77] в западной Неваде в кряже Гумбольдта в нижней карбонатной пачке формации Прайда. Несмотря на аналогичный с калифорнийским комплекс аммоноидей, Н. Сильберлинг отнес эту зону к нижнему триасу в качестве аналога зоны *subrobustus* Канады. Это было сделано на том основании, что зона *haugi* расположена стратиграфически ниже зоны *saugus*, также установленной в кряже Гумбольдта.

Несостоятельность подобных построений недавно была доказана А. С. Дагисом [16]. Во-первых, сопоставление с разрезами Северо-Востока Азии показывает, то зона *saugus* Канады ограничена только верхней частью нижнеанизийского подъяруса и, во-вторых, палеонтологическая характеристика зоны *haugi* не может служить убедительным доказательством ее раннетриасового возраста. Как отмечают сами авторы [77], сохранность аммоноидей неудовлетворительная. Большинство видов вполне может иметь аналогию с раннеанизийскими, а некоторые, имеющие раннетриасовый облик, скорее всего являются реликтами. Таким образом, можно вполне согласиться с А. С. Дагисом, трактующим зону *haugi* Невады и Калифорнии как возможный аналог зоны *taimurensis* Северо-Восточной Азии.

Один из наиболее богато охарактеризованных аммоноидеями разрезов анизийского яруса — средняя часть формации Прайда в кряже Гумбольдта в районе Фоссил Хилл в северо-западной Неваде. Из этого района происходит обширная коллекция преимущественно средне- и позднеанизийских аммоноидей, послужившая Дж. Смитсу (1914 г.) основой для его классической монографии. Впоследствии разрез анизийских отложений в Фоссил-хилл был переописан Н. Сильберлингом [76]. На основе послонных сборов остатков аммоноидей и ревизии коллекции Дж. Смита Н. Сильберлинг создал биостратиграфическую зональную схему анизийских отложений кряжа Гумбольдта.

Анизийские отложения в этом разрезе начинаются зоной *saugus*, которая охарактеризована видом-индексом в сочетании с *Paracrochordiceras aff. americanum* McLearn, *Isiculites meeki* (Hyatt et Smith), *Gymnites tregorium* Silberling et Nichols.

К среднеанизийскому подъярусу отнесены зоны *Acrochordiceras hyatti* и *Balatonites shoshonensis*, установленные недавно в стратиграфической последовательности [85], но не в разрезе кряжа Гумбольдта, а юго-восточнее — в северо-западной Неваде в формации Феврет.

Зона *hyatti* охарактеризована многочисленными представителями бореальных (*Parapanoceras*, *Czekanowskites*, *Longobardites*, *Ussurites*) и тетических (*Koipatoceras*, *Alanites*, *Ismidites*, *Acrochordiceras*, *Anagymnotoceras*, *Hollandites*, *Unionvillites*, *Nicomedites*, *Japonites*, *Isiculites*, *Pseudodanubites*, *Aulametacoceras*) аммоноидей. Наиболее важно присутствие в этом интервале разреза *Czekanowskites hayesi* (McLearn), что позволяет проводить корреляцию с зоной *decipiens* и нижней частью зоны *kharaulakhensis* Северо-Восточной Азии.

Зона *shoshonensis* кроме вида-индекса содержит *Acrochordiceras cf. carolinae* Mojs., *Cuccoceras cf. ornatus* (Hauer), *Proteusites sf. kellneri* Hauer, *Hollandites sp.*, *Longobardites (Intornites) nevadanus* Hyatt et Smith, *Ptychites cf. fomatus* (Hauer), *Proarcestes cf. bromantei* (Mojs). Возможным эквивалентом этой зоны могут быть верхние слои зоны *kharaulakhensis* Северо-Восточной Азии.

Наиболее полно и последовательно в разрезе кряжа Гумбольдта представлены верхнеанизийские отложения, где Н. Сильберлинг [76] выделил три зоны: *Gymnotoceras rotelliforme*, *Parafrechites meeki* и *Frechites occidentalis*, разделенные в свою очередь на слои с фауной.

Зона *rotelliforme* в вертикальном разрезе разделена на пять слоев с *Paraceratites burchardi*, *P. clarkei*, *P. vogdesi*, *P. cricki* и *Gymnotoceras blakei*, каждый из которых отличается преобладающим развитием вида-индекса. Кроме того, зона содержит представителей родов *Tropigymnites*, *Tropigastrites*, *Sageceras*, *Eutomoceras*, *Longobardites*, *Aplococeras*, *Proarcestes*. Отличительная особенность зоны — широкое развитие безкилевых *Gymnotoceras* и в нижних четырех слоях представителей рода *Paraceratites*. Коррелятивами этой зоны служат: одноименная зона в Северо-Восточной Азии; зоны *deleeni* Британской Колумбии; нижняя часть зоны *laquetum* Шпицбергена.

Зона *meeki* характеризуется появлением килевых гимнотокерасов, которых Н. Сильберлинг [76] выделил в самостоятельный род *Parafrechites*. Зона разделена на три слоя по преимущественному развитию следующих видов — *Frechites nevadanus* (Mojs.), *Parafrechites meeki* (Mojs.), *P. dunni* (Smith). Кроме этих видов в зональном комплексе *meeki* присутствуют *Tozerites (Proteusitidae)*, *Eutomoceras*, *Longobardites*, *Epigymnites*, *Aplococeras*. Благодаря некоторым общим родам и видам, зона *meeki* может сопоставляться с зоной *Frechites nevadanus* Северо-Восточной Азии. Подзональные подразделения, выделенные недавно А. С. Дагисом и А. Г. Константиновым [20] в зоне *nevadanus*, могут быть сопоставлены со слоями зоны *meeki* Невады лишь в самых общих чертах. По мнению авторов схемы, подзоны *Parapanoceras tetsa* и *Frechites nevadanus* могут быть сопоставлены со слоями *Frechites nevadanus* зоны *meeki* подзона *Parafrechites sublaqueatus*, вероятно, является эквивалентом слоев с *Parafrechites meeki* и *P. dunni*.

Зона *Frechites occidentalis*, венчающая анизийская разрез Невады, кроме вида-индекса охарактеризована многочисленными представителями рода *Nevadites*, которые, сменяясь в восходящем разрезе, позволяют выделить слои с *N. hyatti*, *N. humboldtensis*, *N. furlongi* и *N. gabbi*. Кроме того, в составе комплекса зоны присутствуют *Longobardites cf. zigmondi* (Böckh), *Aplococeras parvus* (Smith), *Tozerites humboldtensis* (Smith), *T. polygyratus* (Smith), *Proarcestes gabbi* Meek, *Humboldtites septentrionalis* (Smith), *Epigymnites alexandrae* (Smith). Достоверные аналоги зоны *occidentalis* в Бореальной области отсутствуют. Возможно, что на Северо-Востоке Азии с зоной *occidentalis* можно условно сопоставить зону *spectori*.

Арктическая Канада. Ладинские отложения относятся к формации Шейпонт, распространенной на о-вах Элсмир, Тейбл и Эксмоус, и формации Бלאа-Маунтин, установленной на о-вах Элсмир и Аксель Хейберг Канадского Арктического архипелага. Слабая изученность региона и скудность палеонтологического материала заставила в настоящее время ограничиться выделением в разрезе только двух подразделений – слоев с *Daonella frami* и слоев с *Nathorstites* [77, 81]. Последовательность этих слоев описана по руч. Грисбаха на о-ве Аксель Хейберг [81, 82]. Нижняя сланцевая пачка в основании формации Бלאа-Маунтин мощностью 102 м содержит в восходящем разрезе слои с *Daonella frami*, слои с *Neocladiscites cf. martini* (Smith), которые встречаются обычно вместе с *Nathorstites*, и слои с *Discophyllites cf. taimyrensis* Popow и *Halobia cf. zitteli* Lindstr., относящиеся к нижнему карнию и являющиеся возможными аналогами зон *tenuis* и *obesum*. Первоначально слои с *D. frami*, распространенные в Арктической Канаде, относились Э. Тозером [81] к зоне *Eoprotrachyceras subasperum* раннего ладина на том основании, что на п-ове Бьерн о-ва Эсмир вместе с *Daonella frami* Kittl. были обнаружены *Longobardites sp.*, *Ptychites nanuk* Tozer и “*Protrachyceras*” sp., который рассматривался как *Eoprotrachyceras*. *Ptychites nanuk* Tozer скорее всего относится к *Aristoptychites* [33, 87] – роду, распространение которого ограничено верхним латином. *Longobardites*, вероятно, является уплощенной формой *Indigirites constantis* (Arch.), который распространен в зоне *omolensis* верхнего ладина. Как отмечает в настоящее время Э. Тозер [85], протрахичератид, обнаруженный на п-ове Бьерн, в действительности является настоящим *Protrachyceras*, так как обладает субаммонитовой лопастью линией. Таким образом, слои с *D. frami* относятся к верхнему латину, точнее, к зоне *Progonoceras tozeri*, коррелятиву зоны *omolensis* Северо-Восточной Азии.

Залегающие выше слои с *Nathorstites* в настоящее время невозможно отнести к какому-либо зональному подразделению, так как *Nathorstites* из них еще не описаны. Условно эти слои могут быть сопоставлены с зонами *krugi* и *mcconnelli* верхнего ладина Северо-Восточной Азии.

Шпицберген. Ладинские отложения Шпицбергена представлены двумя типами разрезов – западным и восточным [41]. Отложения, относящиеся к восточному типу, распространены на восточном крыле Западно-Шпицбергенского прогиба и Восточно-Шпицбергенского поднятия. Они представлены верхней частью свиты Ботнехейа или так называемыми «даонелловыми сланцами» и сложены аргиллитами и алевролитами с конкреционными прояслениями и конкрециями фосфатного и известкового состава. Согласно стратиграфической схеме В. Вейтшата и У. Лемана [87], даонелловые слои Шпицбергена, в нижней части которых встречены позднеанизийские *Frechites*, содержат два фаунистических комплекса. Нижний (зона *Tsvetkovites varius*) представлен *T. varius* Weit. et Lehm., *Arctoptychites euglyphus* (Mojs.), *Ussurites spitsbergensis*

(Oeberg), верхний (зона *Indigirites tozeri*), кроме вида-индекса, охарактеризован *Aristoptychites kolymensis* (Kipar.), *Ussurites spitsbergensis* (Oeberg), *Proarcestes sp.*

Зона *varius* установлена на Земле Диксона и прослежена в нескольких разрезах. По данным М. В. Корчинской [33], на г. Ботнехейа в 6 м выше уровня конкреций с *Parapopanoceras malmgreni* (Mojs.), *Ptychites trochlaeformis* Mojs., *Frechites laqueatum* Lind. были встречены *Arctoptychites euglyphus* (Mojs.), редкие *Tsvetkovites varius* Weit. et Lehm. и скопления мелких *Daonella sp.* Восточнее, непосредственно выше кровли зоны *laqueatum*, обнаружены *Arctoptychites cf. euglyphus* (Mojs.), *Ussurites spitsbergensis* Oeberg и мелкие *Tsvetkovites varius* Weit. et Lehm. С этого уровня выделены конодонты, среди которых А. А. Дагис определила *Neogondolella longa* Bud. et Stef., *N. transitio* Kozur et Most., *N. spitsbergensis* A. Dagys, относящиеся, по ее мнению, к фассану (ранний латин). На 20 м выше уровня с *Tsvetkovites* появляются *Daonella degeeri* Boehm вместе с *Aristoptychites kolymensis* (Kipar.), *Ussurites spitsbergensis* Oeberg и *Indigirites tozeri* Weit. et Lehm. (зона *tozeri*). На Земле Диксона (гора Чермак) вместе с *Daonella degeeri* Boehm встречены *Aristoptychites kolymensis* (Kipar.), *Indigirites aff. neraensis* Popow и *Longobardites* (?) sp.

Разрез ладинских отложений на г. Ботнехейа, равно как и все разрезы восточного типа, венчаются пачкой аргиллитов с прослоями глинисто-карбонатных пород с включениями фосфатной гальки. В долине Агард и на о-ве Эдж (Русская бухта) из этой части разреза отобраны *Nathorstites strongularis* Korch., *N. sublenticularis* Popow, *N. mcconnelli* Whit. и *N. cf. gibbosus* Boehm. Эта часть разреза была выделена М. В. Корчинской [31] в зону *mcconnelli*.

Разрезы западного типа распространены на западном крыле Западно-Шпицбергенского прогиба [41]. Они отличаются от разрезов восточного типа как вещественным составом пород, так и меньшим разнообразием органических остатков, особенно в нижней части разреза.

Зона *varius* [33] в разрезе западного типа может быть выделена только на Земле Серкап, где в нижней части битуминозных аргиллитов найдены *Arctoptychites popowi* Korch. Зона *tozeri* в большинстве разрезов западного типа не установлена; только на западном побережье Грен-фьорда ниже слоев с *Nathorstites mcconnelli* обнаружены многочисленные обломки *Daonella*, близкие *D. degeeri* Boehm.

Наиболее полно в западных разрезах представлена зона *mcconnelli*. Натгорститы этой зоны обычно встречаются в нижних слоях пачки массивных алевролитов, непосредственно перекрывающих битуминозные аргиллиты. Фосфатные конкреции, во множестве встречающиеся в разрезе, содержат *Nathorstites lenticularis* (Whit.), *N. of lindstroemi* Boehm, *N. mcconnelli* (Whit.), *Daonella sp.*, *Eumorphotis sp.*, *Bakevella cf. bennetti* Boehm., фрагментарные остатки наутилоидей, брахиопод и гастропод. В последние годы на западном побережье Грен-фьорда вместе с *N. mcconnelli* (Whit.) М. В. Корчинская обнаружена обломки и отпечатки *Protrachyceras? sp.* с эродированной лопастью линией.

Ладинские отложения Шпицбергена уверенно сопоставляются с разновозрастными толщами Северо-Восточной Азии и Арктической Канады [31, 33]. Зоны *varius* и *tozeri* по характеризующим их комплексам аммоноидей являются коррелятивами зон *omolajensis* и *krugi* Северо-Восточной Азии. Зона *mcconnelli* Шпицбергена хорошо сопоставляется с одноименной зоной Северо-Восточной Азии и, вероятно, с верхней частью слоев с *Nathorstites* Арктической Канады.

Земля Франца-Иосифа. Отложения ладинского возраста вскрыты во всех трех скважинах, пробуренных на о-вах Александра (Нагуровская скважина), Хейса (скв. Хейса) и Грэм-Белл (скв. Северная). Этот интервал разреза представлен аргиллитами, алевролитами и песчаниками с линзочками каменного угля в верхней части [32]. Нижние слои разреза содержат фосфатно-сидеритовые и известковистые конкреции с многочисленными остатками двустворок, фораминифер и редкие аммоноидеи. Для этой части разреза характерны присутствие мелких даонелл и скопление игл морских ежей. Мощность толщи варьирует от 560 до 618 м. М. В. Корчинская [32] установила в разрезе наличие разнообразного комплекса даонелл: *D. subarctica* Popow, *D. prima* Kipar., *D. aff. prima* Kipar., *D. frami* Kittl., *D. cf. nitanae* McLearn, *D. parva* Korch. В скв. Северная вместе с даонеллами встречен *Nathorstites cf. lenticularis* (Whit.). Среди двустворок менее распространены *Dacryomya scorochodi* Kipar., *Plagiostoma* sp., *Myophorignonia* sp., *Mytilus heisaensis* Korch. Эти отложения, вероятно, следует относить к зоне *mcconnelli* верхнеладинского подъяруса, широко распространенной в пределах Бореальной области.

Тихоокеанская провинция Тетиса. Британская Колумбия. Этот регион — стратотипический для большинства зональных подразделений ладинского яруса Канады. Зональная схема ладинского яруса Британской Колумбии, разработанная Э. Тозером [81], по своей детальности значительно превосходит схемы, составленные по стратотипическим разрезам Альп. Комплекс аммоноидей, характеризующий разрез ладинского яруса Британской Колумбии, имеет смешанный облик, т. е. наряду с многочисленными тетическими формами включает и бореальные элементы.

В основании ладинского яруса Британской Колумбии выделяется зона *Eoprottrachyceras subasperum* [81, 82, 85], которая характеризуется появлением протрахидератид с дератитовой лопастной линией, относящихся к роду *Eoprottrachyceras*. В разрезе верхних слоев формации Тоад севернее оз. Вапити эта зона представлена следующим комплексом фауны: *Eoprottrachyceras matutinum* Tozer, *E. cf. meeki* (Mojs.), "*Gymnotoceras*" spp., *Ptychites* sp., *Daonella cf. moussoni* Merian. Соотношение зон *chischa* (верхний анизий) и *subasperum* (нижний ладин) в непрерывном разрезе до сих пор не установлено. Однако о стратиграфическом положении зоны *subasperum* в разрезе у оз. Вапити можно судить по находкам *Eoprottrachyceras cf. meeki* (Mojs.) на 30 м выше слоев, относящихся к среднему анизью (зона *varium*). Раннеладинский возраст зоны *subasperum* Канады подтверждает корреляции с разрезом одно-

возрастных отложений Невады, где установлен вид-индекс зоны и ее четкое стратиграфическое положение выше зоны *occidentalis* верхнего анизия [76]. В Бореальной области аналоги зоны *subasperum* и, следовательно, нижнеладинского подъяруса, повсеместно отсутствуют.

Вышележащая зона *Progonoceras poseidon* впервые описана в северо-восточной Британской Колумбии в бассейне р. Туходи, в разрезе формации Лиард. Кроме вида-индекса она характеризуется *Protrachyceras cf. sicaninum* McLearn, (трахидератиды с аммонитовой лопастной линией), *Arctoptychites* sp. nov., *Nathorstites* sp. nov. и *Daonella*, сходными с *D. subarctica* Popow. Присутствие в комплексе *Arctoptychites* позволяет сопоставлять зону *poseidon* с зоной *omolajensis* Северо-Восточной Азии. *Nathorstites*, первое появление которых Э. Тозер [81, 85] отметил в этой зоне, вероятно, близки роду *Tsvetkovites*, родственному *Nathorstites*, которые присутствуют в зонах *omolajensis* Северо-Восточной Азии, и *varius* Шпицбергена.

Вышележащие отложения ладинского яруса Британской Колумбии, также относящиеся к формации Лиард, характеризуются многократным преобладанием тетических аммоноидей над бореальными. Ранее весь этот интервал верхнеладинских отложений выделялся в родовую зону *Nathorstites* или «натгорститовые слои».

В настоящее время в этих отложениях выделены три сменяющих друг друга зоны, обнажающиеся в непрерывном разрезе в каньоне р. Лиард: *Meginosceras meginiae*, *Maclearnoceras maclearni*, *Frankites sutherlandi* [81, 82, 85].

1. Зона *meginiae* (стратотип) содержит два фаунистических уровня. Нижний комплекс (на 402–408 м ниже контакта с меловыми отложениями) представлен *Protrachyceras sicanianum* McLearn, *Silenticeras hatae* McLearn, *Megaphyllites selwyni* (McLearn), *Lobites pacianus* McLearn, *Nathorstites aff. mcconnelli* (Whit.). В осыпи обнаружены *Meginosceras meginiae* McLearn и *Thanannites schoolerensis* (McLearn). Верхний уровень (на 372 м ниже контакта с меловыми отложениями) включает *Meginosceras meginiae* McLearn, *Nathorstites aff. mcconnelli* (Whit.), *Daonella nitanae* McLearn.

Большинство известных видов, характеризующих зону *meginiae*, было описано Ф. Маклерном [81] из разреза по р. Пеасе. К ним относятся *Protrachyceras sicaninum* McLearn, *P. zanwae* McLearn, *Meginosceras meginar* McLearn, *Silenticeras hatae* McLearn, "*Sagenites*" *gethingi* McLearn, *Lobites pacianus* McLearn, *Proarcestes* sp., *Megaphyllites selwyni* (McLearn), *M. leve* (McLearn), *Thanannites schoolerensis* (McLearn), *T. parvus* (McLearn). В слоях с *Daonella nitanae*, которые теперь относятся к зоне *meginiae* в районе оз. Туходи, обнаружены *Arpadites aff. toldyi* Mojs., *Silenticeras* sp., *Nathorstites aff. mcconnelli* (Whit.). Этот комплекс аммоноидей встречен на 91 м выше слоев с *Progonoceras poseidon*. *Nathorstites*, присутствующие в зоне *meginiae*, как отмечает Э. Тозер [85], напоминают *Indigirites*, что создает предпосылку для корреляции зоны *meginiae* Британской Колумбии, зоны *krugi* Северо-Восточной Азии и зоны *tozeri* архипелага Шпицберген.

2. Зона *maclearni* была впервые выделена в разрезе по р. Леард [81]. Зона характеризуется следующим комплексом аммоноидей: *Protrachyceras aff. sikanianum* McLearn, *Anolcites cf. doleriticum* (Mojs.), *Maclearnoceras maclearni* Tozer, *Maclearnoceras sp. nov.*, *Liardiceras whiteavesi* Tozer, *Clionites? sp. nov.*, *Nathorstites aff. mcconnelli* (Whiteaves). Зона состоит из трех фаунистических уровней. Нижний (на 332 м ниже контакта с меловыми отложениями) содержит *Protrachyceras caurinum* McLearn, *Anolcites cf. doleriticum* (Mojs.), *Nathorstites aff. mcconnelli* (Whit.); средний (на 264 м ниже контакта) представлен *Protrachyceras aff. sikanianum* McLearn, *Anolcites cf. doleriticum* (Mojs.), *Daonella nitanae* McLearn. Верхний (на 261 м ниже контакта) охарактеризован *Hungarites sp.*, *Protrachyceras aff. sikanianum* McLearn, "*Protrachyceras*" *sp. nov. aff. reitzi* (Boekh), *Maclearnoceras sp. nov. aff. maclearni* Tozer, *Maclearnoceras sp. nov.*, *Asclepioceras sp. nov.*, *Lobites cf. ellipticus* (Hauer), *Megaphyllites sp.*, *Nathorstites aff. mcconnelli* (Whit.), *Gymnites? sp.*, *Monophyllites sp.*

Присутствие в комплексе зоны *Nathorstites* позволяет сопоставлять ее с нижней частью зоны *mcconnelli* Северо-Восточной Азии и Шпицбергена. Более точное сопоставление в настоящее время невозможно ввиду того, что *Nathorstites* Британской Колумбии определены только в открытой номенклатуре, хотя Э. Тозер [85] предполагает присутствие здесь нескольких новых видов.

3. Зона *sutherland* (стратотип) представлена в разрезе по р. Леард несколькими фаунистическими уровнями, содержащими аммоноидеи и двустворки (снизу вверх): *Frankites aff. sutherlandi* (McLearn), *Megaphyllites sp.*, *Daonella elegans* McLearn (на 180 м ниже контакта с меловыми отложениями); *F. sutherlandi* (McLearn), *Nathorstites mcconnelli* (Whit.), *Daonella elegans* McLearn (145 и 153 м ниже контакта); *Daxatina canadensis* (Whit.), *Asclepioceras cf. laurenci* McLearn, *Nathorstites mcconnelli* (Whit.), *Daonella elegans* McLearn (на 140 м ниже контакта); *Daxatina canadensis* (Whit.), *Nathorstites mcconnelli* (Whit.), *Lobites cf. ellipticus* (Hauer) (на 110 м ниже контакта). Как отмечает Э. Тозер [85], внутри зоны *sutherlandi* намечаются два подзональных уровня преимущественного распространения *Frankites sutherlandi* (McLearn) и *Daxatina canadensis* (Whit.). Распространение *Nathorstites mcconnelli* (Whit.) Э. Тозер [81, 82, 85] ограничивает только зоной *sutherlandi*. В настоящее время зона *sutherlandi* коррелируется с верхней частью зоны *mcconnelli* Северо-Восточной Азии и Шпицбергена.

Юго-Запад США, Невада и Калифорния. Непрерывный разрез верхне-анизийских и нижнеладинских отложений описан в районе Фосилл Хилл кряжа Гумбольдта [76, 77]. Граница анизийского и ладинского ярусов в этом разрезе совпадает с границей между пачкой Фосилл Хилл, сложенной алевролитами с прослоями известняков, и вышележащей пачкой кремнистых известняков формации Прида. Верхняя часть анизийских отложений соответствует зоне *Frechites occidentalis*. Вышележащие отложения, относящиеся к нижнеладинской зоне *Eoprotachyceras subasperum*, охарактеризованы следующим комплексом аммоноидей и двустворок: *E. subasperum* (McLearn), *E. meeki* (Mojs.), *Frechites*

(?) *jonstoni* Silb. et Nich., *Epigymnites alexandrae* (Smith), *Daonella rieberi* Silb. et Nich.

Верхний предел зоны *subasperum* в Неваде не установлен. Верхняя часть формации Прида содержит чаще всего только *Daonella*, сходные с *D. lommeli* (Wissm.) из верхнего ладина Альп. В каньоне Конгресс в верхней пачке формации совместно с *D. cf. lommeli* (Wissm.) были обнаружены редкие плохо сохранившиеся аммоноидеи *Protrachycerae? sp.*, *Proarcestes sp.* и *Hungarites sp.* В этом же разрезе ранее были обнаружены аммоноидеи, характерные для зоны *meginae*: *Meginoceras cf. meginae* McLearn, *Protrachyceras cf. sikanianum* McLearn, *Thanamites schoolerensis* (McLearn).

Сопоставление бореальных разрезов ладинских отложений с разрезами Невады может быть произведено лишь в самых общих чертах с обязательным использованием разрезов Британской Колумбии. Как справедливо отметил Э. Тозер [85], в Бореальной области в настоящее время невозможно установить аналоги нижнеладинской зоны *subasperum*. Слои с *Daonella lommeli* более или менее соответствуют зоне *meginae* и, возможно, какой-то части зоны *maclearni*. Следовательно, они отвечают зоне *krugi* и, частично, зоне *mcconnelli* Северо-Востока Азии.

2. СРЕДНЕТРИАСОВЫЕ АММОНОИДЕИ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

Зональная биостратиграфическая схема среднетриасовых отложений Северо-Восточной Азии основана на анализе вертикального распространения аммоноидей. Она призвана отражать последовательное развитие этой группы организмов, другими словами, должна иметь твердую филогенетическую основу.

Общепринятая система триасовых аммоноидей в настоящее время отсутствует. Это вызвано тем, что исследователи придерживаются различных принципов ее построения: одни опираются главным образом на форму взрослой раковины и характер ее скульптуры, другие — на морфогенез лопастной линии. По глубокому убеждению М. Н. Вавилова, только онтогенетический метод изучения лопастной линии в сочетании с четким стратиграфическим контролем служит надежной основой создания системы триасовых аммоноидей. Изучение изменений лопастной линии, особенно происходящих на ранних стадиях развития, позволяет установить однотипно развивающиеся группировки высокого таксономического ранга и восстановить их филогенетические связи.

Важное значение для филогении и систематики высших таксонов аммоноидей имеют и данные о внутреннем строении их раковин, позволяющие выявить группы родов с более или менее сходным строением, т. е. обладающих однотипно построенным гидростатическим аппаратом.

2.1. ОСОБЕННОСТИ ВНУТРЕННЕГО СТРОЕНИЯ СРЕДНЕТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

Изучение внутреннего строения раковин ископаемых цефалопод в медиальном сечении с целью использования этих данных для систематики было начато А. Хайеттом в 1872 г. Эти исследования были продолжены В. Бранко (1869 г.), Дж. Бемерсом (1936 г.) и Л. Спэтом (1951 г.), которые использовали для своих наблюдений мезозойские и, прежде всего, триасовые аммоноидеи. Полученные ими данные касались, впрочем, лишь отдельных деталей строения раковин — таких, как размеры протоконха, положение сифона или строение септальных трубок. Это никак не способствовало воссозданию целостной картины внутреннего строения раковины какого-нибудь одного рода и, тем более, не позволяло судить об изменениях признаков в пределах семейства или надсемейства.

Большой вклад в познание внутреннего строения триасовых аммоноидей внес Ю. Д. Захаров [25]. На основе изучения нижнетриасовых аммоноидей Востока и Северо-Востока Азии он убедительно показал важное значение признаков внутреннего строения для систематики и диагностики таксонов не ниже семейственного, реже родового ранга.

В настоящем разделе приводятся результаты изучения внутреннего строения средне- и отчасти познетриасовых аммоноидей Бореальной области. В процессе исследования в качестве основных, наиболее стабильных признаков внутреннего строения рассматривались: положение сифона, размеры и форма начальных образований (протоконха, цекума, аммонителлы), угол первичного пережима (α), момент и характер смены типов септальных трубок и изменение формы септ в онтогенезе (рис. 2, 3). При описании особенностей внутреннего строения раковин использована терминология, предложенная В. В. Друшицем [22] и значительно дополненная Ю. Д. Захаровым [25].

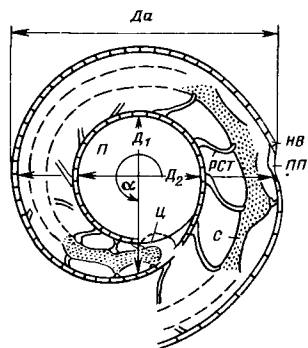
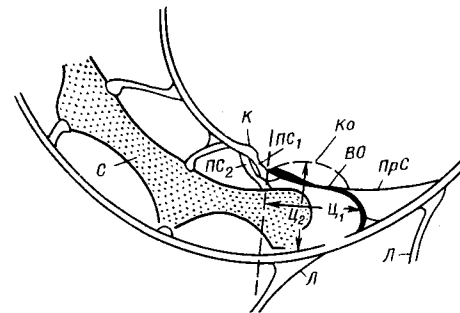


Рис. 2. Схема измерения основных структур протоконха и первого оборота фрагмокона на примере *Parapropioceras asseretoi* Dagys et Erm., экз. 18/312 ($\times 100$).

D_1 и D_2 — больший и меньший диаметры протоконха (Π); D_α — диаметр аммонителлы; α — угол первичного пережима; НВ — непионический валик; ПП — первичный пережим; С — сифон; РСТ — ретрохоанитовые септальные трубки; Ц — цекум; хр. Хараулах, руч. Артист-Агатын-Юреге, анизийский ярус, зона rotelliforme

Рис. 3. Схема измерения цекума и основные детали его строения на примере *Parapropioceras asseretoi* Dagys et Erm., экз. 18/312 ($\times 250$).

C_1 и C_2 — больший и меньший диаметры цекума; ВО — внутренняя органическая оболочка цекума; ПрС — просифон; Ко — кожух; Л — ленты; ПС₁ — просепта, ПС₂ — примасепта; К — кромка; С — сифон, местонахождение и возраст те же



Семейство Longobarditidae Spath, 1951

Особенности внутреннего строения раковины установлены в результате изучения представителей пяти родов — *Grambergia*, *Lenotropites*, *Arctohungarites*, *Czekanowskites*, *Longobardites*. Наиболее ранний представитель этого семейства *Grambergia*, вертикальное распространение которой ограничивается зоной таймырской нижнеанизийского подъяруса. Внутреннее строение *Grambergia* изучено по трем экземплярам *G. taimyrensis* Porow (экз. 2, 27, 28/831), пришлифованным в медиальной плоскости (табл. I, фиг. 8, 9). Протоконх средних размеров ($D_1 = 0,45-0,50$, $D_2 = 0,37-0,43$ мм), округлый. Цекум мелкий, шаровидный ($C_1 = C_2 = 0,075$ мм). Жилая камера аммонителлы короткая; угол первичного пережима составляет 290° , диаметр аммонителлы — $0,85-0,91$ мм. Связка просифона средней длины — $0,15$ мм. Положение сифона на всех оборотах раковины вентрально-краевое. Смена типов септальных трубок от ретрохоанитовых к прохоанитовым происходит на 2,5 оборота фрагмокона. Гидростатические камеры, за исключением камер в начале первого оборота, умеренно высокие. Септальные трубки короткие. На первых 3,5 оборотах септы выпуклые, направленные выпуклостью в сторону устья, далее они приобретают извилистую форму. Число гидростатических камер на один оборот у *Grambergia* показано на табл. I.

Ю. Д. Захаров [25] наблюдал у *Grambergia* более мелкий протоконх ($D_1 = 0,34-0,36$ мм, $D_2 = 0,32$ мм) и цекум, больший диаметр которого составлял $0,06$ мм. Такое расхождение с полученными нами данными наводит на мысль, что Ю. Д. Захаровым был изучен *Arctohungarites involutus*, а не *Grambergia*.

Внутреннее строение *Lenotropites* (верхняя подзона зоны таймырской и зона tardus), изученное у двух видов — *L. tardus* (McLearn) (экз. 16–18/831) и *L. boschoensis* Arkadiev (экз. 19, 20/831), характеризуется следующими основными параметрами (табл. I, фиг. 5, 6). Протоконх мелкий, каплевидный, слегка вытянутый по большому диаметру $D_1 = 0,32-0,38$ мм, $D_2 = 0,28-0,36$ мм. Цекум мелкий — его диаметр, вероятно, не превышает $0,05-0,06$ мм. Жилая камера аммони-

теллы короткая, угол первичного пережима составляет 270° , диаметр аммонителлы не превышает 0,57–0,73 мм. Сифон на всех оборотах занимает вентральное положение. Смена типов септальных трубок происходит в начале второй половины третьего оборота. Септальные трубки короткие, септы слабо изогнуты вперед на большей части оборотов фрагмокона и только на четвертом обороте они становятся извилистыми. Форма гидростатических камер изменяется от изометрической на первом и втором оборотах до умеренно высокой на последующих.

Наиболее многочисленная и разнообразная группа лонгобардитид – *Arctohungarites*, широко распространенные в зонах *tardus*, *decipiens* и *kharaulakhensis* нижнего и среднего подъярусов анизийского яруса Северо-Восточной Азии. Особенности внутреннего строения *Arctohungarites* установлены у четырех видов: *A. involutus* (Kipar.) (экз. 12, 30/831), *A. triformis* (Mojsisovics) (экз. 8–10, 31/831), *A. kharaulakhensis* Popow (экз. 32, 33/831) и *A. evolutus* Vavilov (экз. 7/831).

Значение основных параметров внутреннего строения у изученных раковин колеблется в незначительных пределах (табл. I, фиг. 10, табл. II, фиг. 2, 5). Протоконх мелкий, яйцевидный, иногда близкий к шаровидному ($D_1 = 0,36–0,41$, $D_2 = 0,31–0,35$ мм), цекум мелкий, шаровидный или близкий к шаровидному ($C_1 = 0,07–0,08$, $C_2 = 0,06–0,07$ мм). Небольшие размеры цекума вызваны тем, что чаще всего сохраняется только внутренняя органическая оболочка. Длина связки просифона 0,12–0,15 мм. Жилая камера аммонителлы средней длины, угол первичного пережима 270° , диаметр аммонителлы составляет 0,60–0,77 мм. Сифон на всех стадиях роста занимает вентрально-краевое положение. Смена типов септальных трубок происходит на стадии в 2,5 оборота фрагмокона. Трубки у всех изученных видов *Arctohungarites* короткие, на поздних стадиях онтогенеза – средней длины. Извилистую форму септы приобретают на четвертом обороте. Форма гидростатических камер изменяется от умеренно высокой на первых оборотах до высокой на последних стадиях роста.

Анализ полученных данных не позволяет точно судить о характере изменений основных параметров внутреннего строения *Arctohungarites* при переходе от *A. involutus* (зона *tardus*) к *A. kharaulakhensis* и *A. evolutus* (зона *kharaulakhensis*). Вероятно, о каких-либо изменениях внутри родовой группировки можно уверенно говорить только на основе анализа массового материала. Пока можно лишь предполагать некоторое уменьшение основных категорий внутреннего строения у наиболее поздних представителей этого рода.

Основные параметры внутреннего строения *Czekanowskites* изучены по двум видам: *C. decipiens* (Mojs.) (экз. 14/831 и 34/831) и *C. hayesi* (McLearn) (экз. 15/831, пришлифованным в медиальной плоскости (табл. II, фиг. 9; табл. III, фиг. 5). Протоконх мелкий, округлый, слабо вытянутый по большому диаметру ($D_1 = 0,33–0,37$, $D_2 = 0,31–0,32$ мм); цекум мелкий, шаровидный – его диаметр, вероятно, не превышает 0,06 мм. Жилая камера аммонителлы короткая, ее диаметр составляет

0,60–0,67 мм. Угол первичного пережима 270° . Положение сифона на всех стадиях развития вентрально-краевое. Смена ретрохоанитовых септальных трубок на прохоанитовые происходит на 2,5–2,8 оборота. Форма гидростатических камер с ростом раковины изменяется от умеренно высокой на первых оборотах до удлинённой на последних оборотах. Число гидростатических камер на один оборот фрагмокона приведено в табл. I.

Внутреннее строение *Longobardites* (*Intornites*) изучено по двум экземплярам (4,5/831) *L. (I) nevadanus* Hyatt et Smith из верхнеанизийских отложений (зона *nevadanus*) хр. Хараулах. Протоконх мелкий, приближающийся к среднему, округлый – $D_1 = 0,46–0,47$, $D_2 = 0,38–0,43$ мм; цекум каплевидный, близкий к шаровидному, средних размеров, $C_1 = 0,10$, $C_2 = 0,09$ мм. Просифон в виде бокала охватывает цекум, длина связки составляет 0,21 мм. Диаметр аммонителлы изменяется от 0,80 до 0,77 мм. Сифон на первых 0,2 оборота занимает привентральное, почти центральное положение, затем становится вентральным и сохраняет такое положение на всех стадиях развития. Смена типов септальных трубок от ретрохоанитовых к прохоанитовым происходит в самом конце второго или в самом начале третьего оборота, причем стадия появления амфиохоанитовых трубок очень короткая. На первом и втором оборотах септы прямые, слегка выпуклые вперед, на третьем они приобретают пологую форму с выпуклостью в привентральной части, на четвертом обороте септы становятся извилистыми. Гидростатические камеры изменяют свою форму от умеренно высоких на начальных оборотах до высоких на последних оборотах фрагмокона (табл. IV, фиг. 3, 5).

Семейство Nathorstitidae Spath, 1951

Внутреннее строение изучено у следующих представителей семейства: *Tsvetkovites dolioliformis* Vavilov et Korchinskaja (экз. 8, 9/799, зона *omolojensis*), *Indigirites constantis* (Archipov) (экз. 35/831, зона *omolojensis*), *I. krugi* Popow (экз. 38/831, 26–29/312, зона *krugi*), *Nathorstites mcconnelli* (Whit.) (экз. 24/831, 30/312, зона *mcconnelli*), *N. lenticularis* (Whit.) (экз. 31/312, зона *mcconnelli*), *N. gibbosus intermedia* Stolley (экз. 36/9831, зона *mcconnelli*), *N. gibbosus* Stolley (экз. 25/831, 31/312, зона *tenuis*) [53].

Наиболее древние представители семейства – верхнеладинские *Indigirites constantis* (Arch.) имеют мелкий, приближающийся к среднему протоконх ($D_1 = 0,45$, $D_2 = 0,40$ мм), мелкий, каплевидный цекум ($C_1 = 0,08$, $C_2 = 0,07$ мм). Диаметр аммонителлы 0,77 мм, угол первичного пережима 290° . Сифон занимает вентральное положение на всех стадиях развития раковины. Смена типов септальных трубок отмечается в середине четвертого оборота. В целом, внутреннее строение *I. constantis* во многом напоминает строение *Longobardites*.

Более молодые *I. krugi* Popow обладают более мелкими размерами основных параметров внутреннего строения (табл. V, фиг. 2). Прото-

конх *I. krugi* мелкий, шаровидный или почти шаровидный ($D_1 = 0,35-0,37$, $D_2 = 0,32-0,35$ мм), цекум мелкий, каплевидный, приближающийся к шаровидному ($C_1 = 0,07-0,08$, $C_2 = 0,06-0,07$ мм). Длина просифона 0,10–0,12 мм. Диаметр аммонителлы изменяется в пределах 0,62–0,63 мм. Сифон на всех стадиях онтогенеза занимает вентральное положение. Смена ретрохоанитовых септальных трубок на прохоанитовые отмечается в середине четвертого оборота, причем стадия перехода, характеризующаяся формированием трубок амфихоанитового типа, занимает немного менее половины оборота. Форма гидростатических камер изменяется от умеренно высокой на начальных оборотах до высокой – на последних, примерно так же как у *Longobardites*. До четвертого – пятого оборотов септы представляют собой дугу с выпуклостью в сторону устья, затем они приобретают извилистую форму.

Tsvetkovites (табл. V, фиг. 5), отделившиеся от *Indigirites* в начале фазы *omoljensis*, обладают мелким, почти шаровидным протоконхом ($D_1 = 0,35-0,37$, $D_2 = 0,33$ мм) и мелким каплевидным цекумом ($C_1 = 0,07$, $C_2 = 0,06$ мм). Диаметр аммонителлы составляет 0,65 мм, жилая камера аммонителлы короткая, угол первичного пережима 290° . Сифон на первом обороте привентральный, на последующих – вентрально-краевой. На первых трех оборотах септальные трубки ретрохоанитового типа, в середине четвертого оборота происходит изменение их типа: сначала появляются амфихоанитовые септальные трубки, а в конце оборота – прохоанитовые. Гидростатические камеры изменяют свою форму от умеренно высоких на первых трех оборотах до высоких на последующих. Септы представляют собой дугу, выпуклость которых направлена вперед; извилистой формы септы не достигают.

Ладинские *Nathorstites* (табл. V, фиг. 8, 10) обладают мелким, близким к шаровидному, протоконхом ($D_1 = 0,42$, $D_2 = 0,31-0,36$ мм),

мелким шаровидным цекумом ($C_1 = C_2 = 0,06-0,07$ мм), соединенным со стенкой протоконха лентой просифона длиной 0,09–0,10 мм. Жилая камера короткая, диаметр аммонителлы составляет 0,62–0,76 мм при угле первичного пережима 270° . Сифон занимает вентрально-краевое положение на всех стадиях развития раковины.

Для *Nathorstites* характерна поздняя смена типов септальных трубок: стадия перехода от ретрохоанитовых трубок к прохоанитовым наблюдается на пятом или даже шестом оборотах (рис. 4). У *N. mcconnelli* (экз. 24/831) смена типов септальных трубок происходит в конце пятого – начале шестого оборотов. В этом интервале на переднем крае ретрохоанитовой трубки длиной 0,1 мм появляется складка, направленная вперед. В середине шестого оборота прохоанитовый элемент трубки обособляется, его длина составляет 0,1 мм. Длина манжеты, направленной назад, – 0,09 мм. В конце шестого оборота длина прохоанитовой трубки достигает 0,32 мм, длина манжеты – 0,1 мм. Септальные мембраны у изученных видов двух типов: соединяющие переднюю поверхность септы с адоральным концом септальной трубки и соединяющие заднюю поверхность септы с оболочкой сифона. На первой половине первого оборота у *N. mcconnelli* септы направлены выпуклостью назад, затем они выпрямляются и в конце оборота выпуклость септ уже направлена в сторону устья. Извилистую форму септы не приобретают. Форма гидростатических камер у изученных видов изменяется от умеренно высокой на первых оборотах до изометрической на пятом и шестом.

Раннекарнийские *Nathorstites gibbosus* Stolley (табл. V, фиг. 9) почти не отличаются от позднеладинских *Nathorstites* размерами основных параметров внутреннего строения. Так, протоконх имеет диаметр $D_1 = 0,37-0,39$, $D_2 = 0,35$ мм, диаметр аммонителлы 0,62–0,63 мм. Диаметр цекума, вероятно, не превышает 0,06–0,07 мм. Смена типов септальных трубок приходится на вторую половину пятого оборота. Септы на всех оборотах направлены выпуклостью вперед. Извилистую форму септы приобретают на шестом обороте. Гидростатические камеры на первых оборотах умеренно-высокие, удлиненные на пятом и изометрические на шестом и седьмом оборотах.

Ц. Кулицкий [71], изучая особенности внутреннего строения *N. gibbosus* Stolley, отметил постепенность перехода ретрохоанитовых трубок к прохоанитовым, начиная с септы 42 (3,75 оборота). На этой стадии в вентральной части септальной трубки появляется кромка, направленная вперед, которая на первой половине пятого оборота увеличивается в размерах, что приводит к окончательному оформлению прохоанитовой трубки во второй половине оборота.

Основные параметры внутреннего строения представителей надсемейства *Nathorstitaceae* с возрастом уменьшаются: наибольший протоконх и аммонителла отмечаются у *Grambergia* ($D_1 = 0,50$, $D_2 = 0,91$ мм), у раннекарнийских *Nathorstites* эти размеры значительно меньше – $D_1 = 0,37$, $D_2 = 0,63$ мм. Отмечается также смещение момента смены типа септальных трубок на более поздние обороты: у *Grambergia* – 2,5 оборота, у раннекарнийских *Nathorstites* – пятый – шестой оборот.

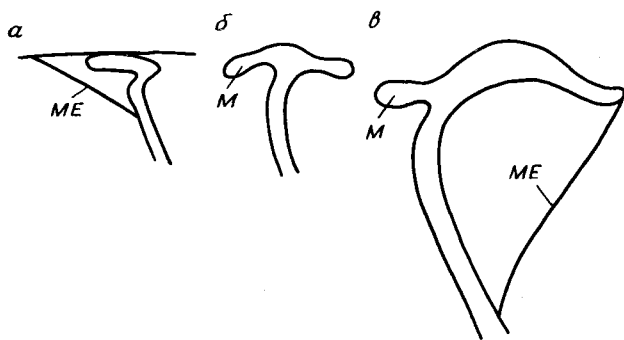


Рис. 4. *Nathorstites lenticularis* (Whiteaves), экз. 31/312.

Септальные трубки ($\times 100$): а – ретрохоанитового типа в начале шестого оборота; б – амфихоанитового типа в середине него; в – прохоанитового типа в конце оборота; М – манжета, МЕ – мембрана; Омлевское поднятие, р. Олгва, ладинский ярус, зона mcconnelli

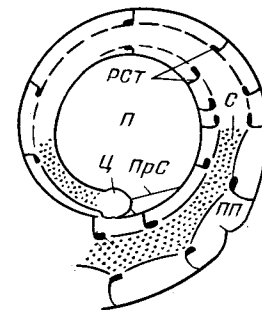
Внутреннее строение раковин бореальных трахicerатид изучено у шести представителей карнийских и ранненорийских родов: *Neoprotrachyceras*, *Neosirenites*, *Striatosirenites*, *Obrutchevites*, *Pterosirenites* и *Wangoceras* [9].

Раннекарнийский *Neoprotrachyceras* sp. (экз. 18/838, зона omkutchanicum) обладает мелким, приближающимся к среднему протоконхом ($D_1 = 0,48$, $D_2 = 0,40$ мм); средним, каплевидным цекумом ($Ц_1 = 0,12$, $Ц_2 = 0,09$ мм). Жилая камера аммонителлы короткая, ее диаметр 0,77 мм с углом первичного пережима 290° . Сифон на первом обороте, по-видимому, дорсальный, по крайней мере на стадии в 1,6 оборота отчетливо видна смена дорсального положения на центральное. В середине третьего оборота сифон становится привентральным, в начале пятого оборота сифон занимает вентральное положение. Смена ретрохоанитовых септальных трубок на прохоанитовые происходит в конце второго—середине третьего оборота. Септы на первых двух оборотах имеют слабый изгиб, направленный назад, затем септы приобретают выпуклость, направленную вперед; извилистая форма у них появляется на пятом обороте. Форма гидростатических камер изменяется с ростом раковины от слабо удлинённой на первых оборотах до высокой и весьма высокой на пятом обороте. Септальные трубки короткие. Амфихоанитовый тип септальных трубок отмечается в интервале 1,8–2,5 оборота, причем изменение происходит весьма постепенно, как это трактует Ю. Д. Захаров [25].

Очень мелкими параметрами внутреннего строения обладает *Neosirenites irregularis* (Kipar.) из верхнекарнийских отложений о-ва Котельный (зона pentastichus): протоконх мелкий, слегка вытянутый по большому диаметру, $D_1 = 0,37$, $D_2 = 0,35$ мм; цекум мелкий, каплевидный, $Ц_1 = 0,07$, $Ц_2 = 0,06$ мм. Жилая камера аммонителлы короткая, угол первичного пережима составляет 290° . Диаметр аммонителлы—0,57 мм. Сифон на первом обороте дорсальный, на втором и в начале третьего—центральный, на третьем и в начале четвертого—привентральный, далее сифон приобретает вентральное положение. Септальные трубки короткие, они изменяют свой тип, вероятно, в начале третьего оборота. На первых трех оборотах септы представляют собой дугу, выпуклость которой направлена вперед; волнистую форму септы приобретают в начале четвертого оборота. Форма гидростатических камер изменяется от умеренно высокой на первых двух оборотах до высокой на четвертом обороте.

Внутреннее строение *Striatosirenites solonis* (Mojs.) изучено по двум экземплярам (экз. 9, 10/838) из верхнекарнийской зоны yakutensis (табл. VII, фиг. 2). Протоконх мелкий, почти шаровидный ($D_1 = 0,45$, $D_2 = 0,40$ –0,42 мм); цекум мелкий, каплевидный ($Ц_1 = 0,11$, $Ц_2 = 0,07$ мм). Жилая камера аммонителлы короткая, угол первичного пережима не более 280 – 290° . Диаметр аммонителлы 0,7 мм. Связка просифона весьма короткая—0,06 мм. Сифон на первых четырех оборо-

Рис. 5. Реконструкция первого оборота раковины *Obrutchevites prodigialis* Vavilov, экз. 11/838 ($\times 55$). П—протоконх; Ц—цекум; ПрС—просифон; С—сифон; ПП—первичный пережим; РСТ—ретрохоанитовые септальные трубки; Омудевское поднятие, р. Агиджа, карнийский ярус, зона yakutensis



тах занимает нецентральное положение: на первом обороте он дорсальный, на середине второго оборота—центральный, в конце третьего—привентральный, и только на пятом—вентральный. Смена типов септальных трубок отмечается примерно в начале четвертого оборота: по крайней мере в конце второго оборота трубки еще ретрохоанитовые, а в середине четвертого—прохоанитовые. Септальные трубки короткие. Форма гидростатических камер изменяется от умеренно высокой в середине второго оборота до высокой—на пятом обороте. Извилистую форму септы приобретают в середине пятого оборота. На первых двух оборотах раковины септы направлены выпуклостью назад. Появление выпуклости, направленной в сторону устья, примерно совпадает с моментом смены типов септальных трубок.

Obrutchevites prodigialis Vavilov (экз. 11/838, зона yakutensis) обладает почти шаровидным протоконхом средних размеров ($D_1 = 0,51$, $D_2 = 0,48$ мм) и мелким шаровидным цекумом ($Ц_1 = 0,09$, $Ц_2 = 0,08$ мм, табл. VII, фиг. 5, рис. 5). Просифон средней длины—0,17 мм. Жилая камера аммонителлы короткая, ее длина не превышает 0,82 мм. Угол первичного пережима составляет 290 – 300° . Сифон на половине первого оборота занимает дорсальное положение, к концу 1 оборота—центральное, к концу 2—привентральное, и только в начале 5 оборота сифон становится вентральным. Короткие ретрохоанитовые септальные трубки отмечаются на первых трех оборотах. В начале 4 оборота трубки становятся прохоанитовыми, причем стадия перехода, характеризующаяся появлением амфихоанитовых трубок, не превышает одной четверти оборота. Форма гидростатических камер изменяется от умеренно-высокой на первых оборотах до высокой—на 5 обороте. Септы на 1–1,8 оборота направлены выпуклостью назад, в дальнейшем выпуклость септ направлена в сторону устья. Извилистую форму септы приобретают на пятом обороте.

У ранненорийских *Pterosirenites nelgehensis* (Arch.) (табл. VI, фиг. 3), изученных по двум шлифованным экземплярам (экз. 6, 7/839, зона obrutchevi подзона seimkanense), протоконх средних размеров, немного вытянутый по большому диаметру ($D_1 = 0,50$ –0,55, $D_2 = 0,47$ мм); цекум мелкий, приближающийся к среднему, каплевидный ($Ц_1 = 0,11$, $Ц_2 =$

= 0,09 мм). Жилая камера аммонителлы короткая, ее диаметр составляет 0,72 мм, угол первичного пережима 280–290°. Сифон на половине первого оборота дорсальный, к концу первого и на первой половине второго оборота – центральный, к концу второго оборота – привентральный. Такое положение сифон занимает на третьем, четвертом обороте и на половине пятого. Далее сифон приобретает вентральное положение. На первом и большей части второго оборота септальные трубки ретроанитового типа, на третьем обороте, после короткой переходной стадии они становятся проанитовыми. Септальные трубки короткие. Выпуклость септ, направленная в сторону устья, наблюдается уже на половине оборота раковины. Септы извилистой формы отмечаются в начале четвертого оборота. Гидростатические камеры на первом обороте изометрические, на последующих – умеренно-высокие и высокие.

Внутреннее строение ранненорийских *Wangoceras berissense* Vavilov (табл. VI, фиг. 6, 7) изучено по четырем экземплярам, пришлифованным в медиальной плоскости. Протоконх мелкий, почти шаровидный ($D_1 = 0,40–0,45$, $D_2 = 0,40$ мм); цекум мелкий, шаровидный, больший диаметр, вероятно, не превышает 0,12 мм. Угол первичного пережима составляет 290–300°. Длина жилой камеры аммонителлы изменяется в пределах 0,63–0,77 мм. Сифон у изученных экземпляров на первом обороте занимает дорсальное положение, к концу второго сифон центральный, к концу третьего – привентральный, и только к концу пятого – вентральный. Смена типов септальных трубок от ретроанитовых к проанитовым наблюдается в конце третьего – начале четвертого оборотов, причем стадия появления амфианитовых трубок устанавливается в интервале 2,5–3 оборота. На первом обороте выпуклость септ направлена назад, на более поздних оборотах – в сторону устья. Извилистая форма септ появляется на пятом обороте. Гидростатические камеры умеренно-высокие на первых двух оборотах и высокие на последующих.

Некоторые сведения о внутреннем строении других, преимущественно тетических представителей трахицератид упоминаются в работах О. Шиндевольфа, В. Бемерса и Л. Спэта [25], но они, как правило, касаются лишь положения сифона и в меньшей степени затрагивают размеры и форму начальных образований, форму септ и другие детали строения. Как отмечают эти исследователи одна из главных особенностей внутреннего строения трахицератид, а впрочем и большинства позднетриасовых аммоноидей, – невентральное положение сифона на ранних и средних стадиях онтогенеза. К сожалению, при описании в этих работах часто отсутствует не только указание на возраст изученной формы, но и видовая (а нередко и родовая) ее принадлежность, что значительно снижает качество информации и делает ее непригодной для анализа.

Семейство Parapopanoceratidae Tozer, 1971

Внутреннее строение раковин изучено у двух представителей этого семейства: *Stenopopanoceras*, одного из характерных родов нижеанизийских отложений Северо-Восточной Азии, распространенного в нижних и средних интервалах зоны Grambergia taimyrensis и *Parapopanoceras*, многочисленные виды которого распространены почти по всему разрезу анизийских отложений Бореальной области, за исключением самых нижних и самых верхних его уровней [53].

Материалом изучения внутреннего строения *Stenopopanoceras* послужили три экземпляра (1–3/312) типового вида, пришлифованные в медиальной плоскости. Протоконх мелкий до среднего ($D_1 = 0,42–0,46$, $D_2 = 0,38–0,41$ мм), шаровидный; цекум округлых очертаний, среднего размера ($C_1 = 0,12$, $C_2 = 0,11$ мм). Угол первичного пережима составляет примерно 270°, диаметр аммонителлы – 0,70–0,75 мм. Сифон на первом обороте занимает, по-видимому, привентральное положение, на втором и последующих оборотах – вентральное. Проанитовые септальные трубки хорошо заметны начиная с третьего оборота. Длина трубок у экземпляра 1/312 в начале пятого оборота составляет 0,4 мм при длине гидростатической камеры 2,5 мм. Гидростатические камеры меняют свою форму с возрастом от удлиненной до весьма вытянутой. У отмеченного экземпляра (рис. 6) внутри проанитовой септальной трубки ПСТ находится немного выступающая назад манжета М. Заднюю часть септальной трубки с оболочкой сифона соединяет септальная мембрана МЕ. В месте перегиба септы в септальную трубку наблюдается образование, охватывающее заднюю часть септы и септальной трубки. Подобное образование до настоящего времени не было известно у мезозойских аммоноидей и их предлагается называть септальными чехлами СЧ [53]. В конце четвертого оборота экз. 1/312 длина части септального чехла, охватывающей септу с задней стороны, достигает 0,3 мм. Толщина септального чехла в месте перегиба септы в септальную трубку составляет 0,02 мм. Число оборотов фрагмента достигает 6–6,5, жилая камера занимает более одного оборота.

Внутреннее строение *Parapopanoceras* (табл. VIII, фиг. 3, 6, 7, рис. 7) изучено у пяти видов: *P. medium* McLearn, *P. paniculatum* Porow, *P. janaense* (Porow), *P. asseretoi* Dagys et Ermakova и *Parapopanoceras* sp.

Протоконх округлых очертаний, немного вытянутый по большему диаметру, в основном мелких размеров ($D_1 = 0,38–0,42$, $D_2 = 0,29–0,36$ мм). Экз. 17/312 *Parapopanoceras* sp. обладает более мелким протоконхом ($D_1 = 0,26$, $D_2 = 0,25$ мм), а экз. 12/312, *P. janaense* – более крупным протоконхом среднего размера ($D_1 = 0,50$, $D_2 = 0,42$ мм). Цекум сохранился у пяти экземпляров. У *P. asseretoi* Dagys et Erm. (экз. 20–22/312) и *P. medium* McLearn (экз. 9/312), он шаровидный, мелкий ($C_1 = 0,07–0,09$, $C_2 = 0,07–0,09$ мм), расположен в пределах адоральной части протоконха. Цекум у *P. asseretoi* Dagys et Erm. (экз. 18/312) окружен сложно построенным просифоном (см. рис. 3). Он состоит из кожуха, окружающего цекум, и двух лент, соединяющих

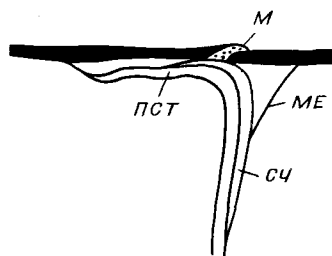


Рис. 6. *Stenopopanoceras mirabile* Porow, экз. 1/312 ($\times 100$), хр. Хараулах, верхние р. Кендей, анизийский ярус, зона taimyensis

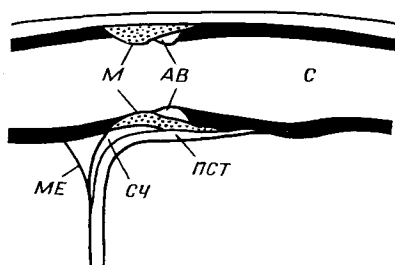


Рис. 7. *Parapopanoceras paniculatum* Porow, экз. 15/312 ($\times 50$). Строение септальной трубки прохонитового типа в начале седьмого оборота: ME—мембрана, CЧ—септальный чехол, M—манжета; AB—анулярный валик, C—сифон; Восточный Таймыр, мыс Цветкова, анизийский ярус, зона kharaulakhensis

пекум со стенкой протоконха. Длинная лента просифона достигает 0,07 мм, короткая—0,015 мм. Цвет оболочки кожуха черный, а просепты, примасепты, кромки и стенки протоконха—почти белый. Часть кожуха между кромкой и просифоном выгнута к вентральной стороне аналогично стенке протоконха, что, вероятно, является следствием вторичных изменений. Кромка хорошо развита, она оттянута к кожуху протоконха. Просепта и примасепта выгнуты к началу раковины и расположены очень близко друг от друга, имеют короткие ретрохонитовые трубки.

Подобное строение просифона ранее было описано Ю. Д. Захаровым [25] у *Desmophyllites aff. siskiyonensis* Anderson из кампанского яруса Южного Сахалина, а также М. Н. Вавиловым и С. Н. Алексеевым (1979 г.) у позднеладинского рода *Aristoptychites* Восточной Якутии. Первичный валик и пережим у изученных видов можно наблюдать только в прозрачных шлифах. Угол первичного пережима составляет 270° , что указывает на короткую жилую камеру аммонителлы—ее диаметр изменяется в пределах 0,64–0,67 мм.

У всех изученных видов *Parapopanoceras* сифон на первом обороте занимает нецентрально-центральное положение: у *P. paniculatum* Porow положение сифона на первом обороте центральное; у *P. medium* McLearn—центральное или близкое к нему; у *P. janaense* (Porow)—привентральное; у *P. asseretoi* Dagys et Ermakova—центральное. У большинства видов сифон становится вентральным к концу второго оборота, и значительно реже—в начале второго оборота (*P. medium* McLearn, экз. 6/312) или на третьем обороте (*P. asseretoi* Dagys et Ermakova, экз. 23/312). В местах

прохождения через септы сифон приближается к вентральной стороне, а при прохождении через гидростатические камеры отклоняется, отчего стенки сифона дугообразно изогнуты.

Септальные трубки у большинства видов на первом обороте короткие, ретрохонитовые, на втором—переходного типа, амфиохонитовые, на третьем—прохонитовые. У *P. asseretoi* переход к прохонитовому типу отмечается в конце четвертого оборота. У некоторых видов длина прохонитовых септальных трубок достигает почти одной трети от длины гидростатических камер. У *P. medium* McLearn (экз. 8/312) в середине пятого оборота она составляет 0,63 мм при длине камеры 2 мм. Длина прохонитовой септальной трубки у *P. paniculatum* Porow в начале седьмого оборота составляет 0,7 мм при длине камеры 2,3 мм. Гидростатические камеры, как правило, весьма вытянутой формы: отношение длины камеры к медиальной высоте оборота составляет 2,5–3.

С вентральной и дорсальной стороны сифона видны манжеты, длина которых составляет 0,20–0,22 мм, и на передней стороне манжет—анулярные отложения. Манжеты расположены внутри септальных трубок. Толщина стенки сифона в начале седьмого оборота составляет 0,03 мм, стенки раковины—0,07 мм. Цвет органической оболочки сифона в прозрачном шлифе желто-коричневый. В месте перегиба септы в септальную трубку наблюдается септальный чехол толщиной до 0,02 мм, аналогичный по своему строению, описанному у рода *Stenopopanoceras*. У экз. 15/312 наблюдались септальные мембраны, соединяющие заднюю поверхность септы с оболочкой сифона, и мембраны, соединяющие переднюю поверхность септы с септальной трубкой (см. рис. 7). Первый тип септальных мембран часто встречается у мезозойских аммоноидей [22, 25]. Второй тип встречается значительно реже, он описан Ц. Кулицким [71] для среднетриасового рода *Nathorstites* и юрского рода *Quenstedtoceras*. Строение септальных трубок *P. asseretoi* Dagys et Erm. (экз. 23/312) отличается от описанного выше: манжеты этого вида выступают сзади септальных трубок.

В ходе онтогенеза форма септ в медиальном сечении меняется незначительно. Первые две септы выгнуты в сторону протоконха. Последующие септы (три оборота) представляют собой дугу, слабо выгнутую в сторону устья. На более поздних оборотах септы максимально изогнуты в своих центральных частях.

Сравнение основных параметров внутреннего строения анизийских *Parapopanoceras* с оленекскими *Paranannitidae* (*Prosphingites czekanowskii* Mojs.), изученных Ю. Д. Захаровым [25], позволяет выяснить возрастные изменения их гидростатического аппарата. Прежде всего следует отметить общее уменьшение размеров протоконха и аммонителлы: у *Prosphingites czekanowskii* Mojs. (зона spiniplicatus верхнего оленека) протоконх $D_1 = 0,44$, $D_2 = 0,36$ мм, диаметр аммонителлы 0,79 мм, угол перегиба 275° ; у *Parapopanoceras asseretoi* Dagys et Erm. (зона rotelliforme верхнего анизия) протоконх $D_1 = 0,33$ –0,40, $D_2 = 0,30$ –0,33 мм, диаметр аммонителлы 0,65–0,68 мм, угол перегиба 270° . Связка сифона

меняет свою длину от весьма короткой у *Prosphingites czekanowskii* Mojs. до короткой у *Parapopanoceras asseretoi* Dagys et Erm. В отличие от *Prosphingites* сифон анизийских *Parapopanoceras* на первом обороте приобретает центральное положение и только в конце второго – начале третьего он становится вентральным. Смена типов септальных трубок с возрастом также изменяется: прохоанитовые септальные трубки у *Prosphingites* появляются в пределах пятого оборота, у *Parapopanoceras* – в середине третьего.

Семейство Cladiscitidae Zittel, 1884

Данные о внутреннем строении бореальных кладисцитид получены в результате изучения двух видов – *Sphaerocladiscites omolonensis* Bytsch. (экз. 21/838) из верхнеладинских отложений (зона mcconnelli Омурского поднятия) и *Paracladiscites* sp. (экз. 22/838) из нижнекарнийских отложений архипелага Шпицберген.

Протоконх средних размеров, яйцевидный ($D_1 = 0,52-0,55$, $D_2 = 0,40-0,45$ мм); цекум у *Sphaerocladiscites* средних размеров, неправильной формы (по-видимому, сохранилась только внутренняя многоугольная оболочка), $C_1 = 0,12$, $C_2 = 0,10$ мм. У *Paracladiscites* (табл. XII, фиг. 8) цекум округлый, слегка вытянутый по большому диаметру, $C_1 = 0,12$, $C_2 = 0,11$ м. Просифон имеет очень короткую связку. Жилая камера аммонителлы короткая, угол первичного пережима составляет 290° . Диаметр аммонителлы 0,80–0,87 мм. В начале первого оборота сифон занимает привентральное положение, далее – вентрально-краевое. У *Paracladiscites* – сифон вентральный на всех стадиях развития. Смена ретроанитовых септальных трубок на проанитовые отмечается на стадии в 2,5 оборота. Гидростатические камеры изменяют свою форму от умеренно-высоких до удлинённых. Септы слабо выпуклые в сторону протоконха отмечаются в самом начале первого оборота, далее их выпуклость направлена в сторону устья. Извилистую форму септы не приобретают даже на шестом обороте. Септальные трубки короткие.

Сведения о внутреннем строении других преимущественно тетических представителей семейства Cladiscitidae можно почерпнуть из работ В. Бемерса, Л. Спэта и Ю. Д. Захарова [25]. По сравнению с ладинскими кладисцитидами *Phyllocladiscites basarginensis* из анизия Южного Приморья, детально изученный Ю. Д. Захаровым [25], имеет более крупный протоконх, цекум и аммонителлу, значительно большую длину септальных трубок. *Cladiscites beyrichi* из верхнетриасовых отложений Тимора [25] имеет мелкий протоконх, всего 0,32 мм, короткую жилую камеру аммонителлы (угол пережима 300°). У этих тетических представителей кладисцитид сифон занимает вентральное положение на всех стадиях онтогенеза. Сравнивая параметры внутреннего строения у анизийских, ладинских и поздне-триасовых кладисцитид, можно сделать вывод о том, что с возрастом они постепенно уменьшаются.

Семейство Ptychitidae Mojs., 1882

Внутреннее строение раковины изучено у представителей трех родов, довольно широко распространенных в верхнеанизийских и ладинских отложениях Северо-Восточной Азии: *Ptychites trochlaeformis* (Lind.) (зона nevadanus) анизийского яруса Северного Верхоянья), *Arctoptychites kruzini* Bytschk. и *A. euglyphus* (Mojs.) (зона omolajensis Северного Верхоянья), *Aristoptychites kolymensis* (Kipar.) (зона mcconnelli Омурского поднятия).

Наиболее убедительные данные получены в результате изучения ладинских Ptychitidae. *Arctoptychites kruzini* Bytschk. (экз. 46, 47/321) характеризуются крупным почти шаровидным протоконхом ($D_1 = 0,65$, $D_2 = 0,6$ мм), средних размеров цекумом, больший диаметр которого, вероятно, не превышает 0,12–0,13 мм. Жилая камера аммонителлы длинная, угол первичного пережима составляет $340-350^\circ$. Диаметр аммонителлы – 0,9–0,92 мм. Сифон на половине первого оборота занимает центральное или привентральное положение, в конце первого и начале второго – привентральное, а на последующих оборотах – вентрально-краевое. Смена типов септальных трубок происходит в середине второго оборота; по крайней мере в конце него септальные трубки уже проанитового типа. Трубки короткие с длинными манжетами, напоминая такие у представителей Parapopanoceratidae. Форма гидростатических камер изменяется от умеренно высокой на первом обороте, до удлинённой на пятом.

A. euglyphus (Mojs.) по своему внутреннему строению почти не отличается от *A. kruzini* Bytschk. Обращают на себя внимание лишь меньшие размеры протоконха и аммонителлы (экз. 49/321).

Aristoptychites (табл. XI, фиг. 7), внутреннее строение которого изучено по трем экземплярам *A. kolymensis* (экз. 6, 9, 10/824), характеризующимися близкими параметрами: протоконх шаровидный, немного приплюснутый с боков, в медиальном сечении округлый, ограниченный просептой ангустиселлатного типа ($D_1 = 0,61-0,67$, $D_2 = 0,55-0,56$ мм); цекум полностью расположен в пределах адоральной части протоконха и имеет округлое сечение ($C_1 = 0,125$, $C_2 = 0,11-0,12$ мм). На экз. 5/824 наблюдались две оболочки цекума – внутренняя и внешняя. Внутренняя сжатая, угловатая, многоугольной формы, темного цвета – подобна оболочке сифона, окрашенной в желто-коричневый цвет. Внешняя округленная оболочка, одним своим концом соединяющаяся с кромкой протоконха, другим – с просептой, обладает светлой окраской, свойственной образованиям из арогонита. Обе оболочки связаны между собой тонкими, часто раздваивающимися связками, окрашенными в коричневый цвет. Просифон полностью охватывает цекум и частично покрывает внутреннюю поверхность протоконха. Размеры длинной ленты колеблются от 0,09 до 0,12 мм; коротких лент насчитывается три. Конус просифона в своей апикальной части имеет полость, где наблюдается газовая инклюзия диаметром около 0,01 мм. Апикальная полость, переходящая в полость между внешней оболочкой цекума и бокалом

просифона, незначительно расширяется у кромки и в месте прилегания цекума к внутренней поверхности протоконха (у септы), напоминая кольцевую полость [25]. Первичный валик выражен довольно отчетливо: его длина 0,165 мм при толщине 0,018 мм. Диаметр аммонителлы равен диаметру первого оборота, так как угол первичного пережима близок к 360° и составляет 1 мм.

Сифон с самого начала занимает вентрально-краевое положение и сохраняет его на более поздних стадиях. В местах прохождения через септы сифон прилегает ближе к вентральной стенке, чем при прохождении через гидростатические камеры. Септальные трубки на первом обороте (до шестой септы) ретрохоанитовые, далее на протяжении почти всего второго оборота — амфиохоанитовые, начиная с конца второго оборота — проохоанитовые. Переход септальных трубок от ретрохоанитовых к амфиохоанитовым и затем к проохоанитовым постепенный.

Плохая сохранность начальных оборотов *Ptychites trochleaformis* (Lind) не позволяет точно определить основные параметры его внутреннего строения. Вентрально-краевое положение сифона отмечается со второго оборота раковины. Смена типов септальных трубок, вероятно, происходит на первых двух оборотах: по крайней мере на третьем обороте и на последующих они проохоанитовые.

По данным О. Шиндевольфа (1931 г.), основные параметры внутреннего строения раковины *P. latifrons* Mojs. из анисийских отложений Шпицбергена более или менее совпадают со строением *Aristoptychites*. Так, протоконх имеет размеры: $D_1 = 0,60-0,65$, $D_2 = 0,5-0,55$ мм; цекум шаровидный $C_1 - C_2 = 0,13$ мм. Длинная лента просифона не превышает 0,1 мм. Сифон на всех стадиях занимает крайнее вентральное положение. Переход к проохоанитовым септальным трубкам заканчивается на четвертом обороте.

Семейство Proarcestidae Wiedmann, 1973

Особенности внутреннего строения boreальных проарцестид установлены в результате изучения верхнекарнийских *Proarcestes korchinskajae* Vavilov (экз. 4–6/841, зона pentastichus) и *P. verchojanicus* (Kipar) (экз. 14, 15/838, 14/841, зона yakutensis), обнаруженных соответственно на о-ве Котельный и в верховьях р. Агиджи на Омудевском поднятии.

Протоконх изученных форм среднего размера (табл. XII, фиг. 5–7), немного вытянутый по большему диаметру ($D_1 = 0,55-0,6$, $D_2 = 0,47-0,5$ мм). Цекум средних размеров или мелкий, приближающийся к среднему: у *P. korchinskajae* сохранилась лишь внутренняя оболочка цекума, больший размер которой 0,06–0,07 мм; у *P. verchojanicus* $C_1 = 0,12$, $C_2 = 0,11$ м. Диаметр аммонителлы 0,8–0,95 мм, причем большие размеры принадлежат *P. korchinskajae*. Жилая камера аммонителлы короткая, угол первичного пережима составляет 340° . Сифон на первом обороте занимает центральное положение, в самом конце него и на втором обороте — привентральное, на третьем и последующих оборотах — вентральное. Смена типов септальных трубок происходит

довольно рано: на первом обороте развиты трубки ретрохоанитового типа, в начале или середине второго появляются проохоанитовые септальные трубки. Стадия перехода составляет, вероятно, 0,2–0,3 оборота. Ретрохоанитовые трубки короткие, проохоанитовые длинные. На септах с внутренней стороны заметны септальные чехлы. Гидростатические камеры на первых трех оборотах умеренновысокие, на последующих — удлинённые или изометрические. Септы направлены выпуклостью вперед и не принимают извилистой формы даже на седьмом-восьмом оборотах.

Внутреннее строение тетических представителей поздне триасовых арцестид изучалось разными исследователями. Характеристики внутреннего строения, полученные ими, весьма неоднозначны. *A. bulla*, изученный В. Бемерсом (1936 г.), и *Arcestes sp.*, исследованный Ю. Д. Захаровым [25], отобраны из карнийских отложений Тимора. Они обладают меньшим протоконхом ($D_1 = 0,32-0,37$ мм), более короткой жилой камерой аммонителлы (угол первичного пережима 300°) и дорсальным положением сифона на первых трех оборотах фрагмокона, которое сменяется центральным (четвертый оборот) и затем вентральным. Септальные трубки у тиморских форм, вероятно, обладают близким к boreальным *Arcestes* типом развития. По крайней мере септальные трубки *Arcestes sp.*, исследованные Ю. Д. Захаровым [25] на третьем (?), четвертом и шестом оборотах, относятся к проохоанитовому типу.

Отрывочные сведения о внутреннем строении европейских арцестид встречаются в работах Ф. Гранжана (1910 г.) и Л. Спэта (1951 г.). Так, материалы Ф. Гранжана свидетельствуют о средней длине жилой камеры аммонителлы (угол первичного пережима 340°) у *A. klipsteini*. У *A. antoni* В. Бранко отметил дорсальное положение сифона приблизительно на втором обороте. Л. Спэт указал на большие размеры протоконха и невентральное положение сифона на первых двух оборотах у поздне триасовых арцестид. У средне триасовых *Proarcestes* сифон становится вентральным уже в конце второго оборота.

Сопоставление особенностей внутреннего строения boreальных и тетических арцестид позволяет согласиться с Ю. Д. Захаровым [25], предполагавшим присутствие в этом семействе форм с несомненно иной семейственной принадлежностью.

Семейство Meekoceratidae Waagen, 1895

Единственным представителем микокератид, перешедшим границу нижнего и среднего триаса, является *Karangatites*. Немногочисленные виды этого рода распространены в нижней части зоны taimyrensis нижнего анизия, главным образом, на севере Средней Сибири.

K. evolutus Рорow (экз. 27, 28/820) обладает мелким яйцевидным протоконхом ($D_1 = 0,26-0,28$, $D_2 = 0,2-0,21$ мм). Цекум мелкий шаровидный ($C_1 = 0,1-0,11$, $C_2 = 0,1$ мм). Просифон с короткой связкой — 0,075 мм. Жилая камера аммонителлы короткая — 0,75–0,77 мм, угол первичного пережима составляет $280-290^\circ$. Сифон на большей части

первого оборота занимает центральное положение, к концу него – привентральное, в середине второго он принимает вентральное положение. Смена ретрохоанитовых септальных трубок на прохоанитовые у *Karangatites* наблюдается на 4,5–5,5 оборота. Трубки имеют среднюю длину и короткие манжеты. Септы первых трех оборотов слабо выпуклые вперед; извилистую форму в медиальном сечении они начинают приобретать в начале четвертого оборота.

Раннетриасовые представители семейства Meekoceratidae подробно изучены Ю. Д. Захаровым [25]. Позднеоленинские *Nordophiceras*, которые рассматриваются в качестве предков *Karangatites*, в отличие от последних обладают более крупным протоконхом и цекумом. *N. schmidtii* (Mojs.), по данным Ю. Д. Захарова [25], имеет следующие размеры начальных образований: протоконх – $D_1 = 0,37–0,39$, $D_2 = 0,3–0,32$ мм; цекум – $C_1 = 0,14$, $C_2 = 0,09$ мм. Размеры аммонителлы в общем совпадают с таковыми у *Karangatites*, но угол первичного пережима меньше – 260° . Сифон у *Nordophiceras* занимает привентральное положение на первом и частично на втором оборотах. Смена типов септальных трубок происходит на пятом обороте. У *Bajarunia euomphalus* (Keys.) (зона demokidovi) протоконх довольно мелкий, но все же более крупный, чем у *Karangatites* и *Nordophiceras*, его больший диаметр составляет 0,38–0,42 мм. Сифон занимает вентральное положение, по-видимому, на самых ранних стадиях развития раковин. Смена ретрохоанитовых септальных трубок на прохоанитовые наблюдается в середине четвертого оборота.

Анализ изменений основных параметров внутреннего строения оленекских [25] и анизийских микocerатид (*Meekoceras*, *Boreomeekoceras*, *Svalbardiceras*, *Bajarunia*, *Nordophiceras*, *Karangatites*) позволяет выявить в их развитии некоторые закономерности. Со временем в развитии этого семейства намечается определенная тенденция к уменьшению размеров протоконха и цекума, что хорошо заметно на примере ряда *Bajarunia* – *Nordophiceras* – *Karangatites*. В этом же направлении, т. е. от оленекского яруса к анизийскому, у микocerатид изменяется и положение сифона на ранних стадиях онтогенеза: вентральный или привентральный сифон приобретает центральное положение на первом обороте. Обращает на себя внимание также изменение времени смены типов септальных трубок: у оленекских микocerатид – 4–4,5 оборота, у анизийских – 5,5–6.

Семейство Beyrichitidae Spath, 1934

Детально изучено внутреннее строение у двух представителей семейства *Gymnotoceras* и *Frechites*, широко распространенных в верхне-анизийском подъярусе (зоны *G. rotelliforme* и *F. nevadanus*) Средней Сибири [1]. Внутреннее строение *Arctogymnites* рассмотрено на примере *A. sonini* Porow и *A. spectori* Archipov из верхнеанизийских отложений Северо-Восточной Азии.

Особенности внутреннего строения *Gymnotoceras* (табл. IX, фиг. 5) выполнены в результате изучения четырех представителей этого рода.

пришлифованных в медиальной плоскости: 3/310, 13/310 – *G. rotelliforme* (Meek.), 4,14/310 – *G. falciforme* (Smith). Протоконх почти шаровидный, мелкий ($D_1 = 0,36–0,47$, $D_2 = 0,30–0,41$ мм); цекум мелкий, приближающийся к среднему ($C_1 = 0,07–0,1$, $C_2 = 0,06–0,08$ мм). Жилая камера аммонителлы короткая, угол первичного пережима составляет 270° , диаметр аммонителлы 0,69–0,85 мм. Сифон на ранних стадиях развития занимает нецентральное положение: у *G. rotelliforme* – на первых полутора оборотах привентральное, далее – вентральное, у *G. falciforme* на первом обороте центральное, на втором – привентральное, далее – вентральное. Смена типов септальных трубок происходит на третьем обороте: у *G. rotelliforme* – на 2,5 оборота, у *G. falciforme* – на 2,1 оборота. Септальные трубки средней длины. На большей части оборотов септы умеренно выпуклые вперед. Извилистую форму септы приобретают в конце пятого оборота. Форма гидростатических камер изменяется от умеренно высокой на первых оборотах до высокой на четвертом – пятом.

Внутреннее строение *Parafrechites meeki* (Mojs.) (экз. 5 6/310) мало чем отличается от строения *Gymnotoceras*: протоконх мелкий ($D_1 = 0,39–0,45$, $D_2 = 0,35$ мм), больший диаметр цекума, вероятно, не превышает 0,06 мм. Диаметр аммонителлы 0,72–0,73 мм, угол первичного пережима составляет 270° (табл. X, фиг. 9).

В отличие от *Gymnotoceras* представители *Frechites* обладают несколько более крупным протоконхом (табл. IX, фиг. 6). В результате изучения четырех экземпляров (11/310 – *Frechites* sp., 12, 15/310 и 40/321 – *F. nevadanus* (Mojs.)) установлено следующее: протоконх мелкий, приближающийся к среднему ($D_1 = 0,41–0,60$, $D_2 = 0,35–0,53$ мм); больший диаметр цекума составляет 0,10 мм (данные по одному экземпляру). Диаметр аммонителлы 0,77 мм, угол первичного пережима $270–280^\circ$. Наибольшая величина параметров внутреннего строения получена при изучении небольшого экземпляра *Frechites* sp. (экз. 11/310), относящегося, вероятно, к новому виду. Сифон на первом обороте занимает центральное положение, на большей части второго оборота – привентральное и к концу него – вентральное. Смена типов септальных трубок отмечается в самом конце второго оборота (1,7–1,8 оборота), причем переходная стадия, сопровождающаяся формированием трубок амфиохоанитового типа, занимает примерно четверть оборота. Прохоанитовые трубки средней длины. На большей части фрагмента септы имеют умеренно выпуклую форму; слабо извилистыми они становятся в конце пятого или начале шестого оборота. Форма гидростатических камер преимущественно умеренно высокая.

Внутреннее строение эндемичного бореального рода *Arctogymnites* (рис. 8), который ранее относился к семейству Gymnitidae [6, 38], а позднее был включен в состав семейства Beyrichitidae, изучено по четырем экземплярам (2,3/380 и 11, 12/830), происходящим из верхне-анизийских отложений (зоны *nevadanus* и *spectori*) Средней Сибири.

Протоконх *A. sonini* Porow из зоны *nevadanus* (табл. VII, фиг. 8) весьма крупный, веретенообразный ($D_1 = 0,82–0,88$, $D_2 = 0,64–0,65$ мм). Его адоральная часть слегка уплощена, апикальная – интенсивно изогну-

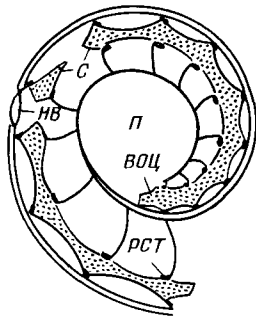


Рис. 8. *Arctogymnites sonini* Porow, экз. 2/830.

Строение первого оборота раковины ($\times 45$): П — протоконх. ВОЦ — внутренняя оболочка цекума. С — сифон. РСТ — ретрохоанитовые септальные трубки. НВ — непнионический валик; верховье р. Кегали. анизийский ярус, зона nevadanus

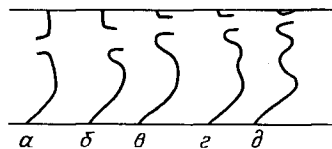


Рис. 9. Схема изменения формы септ *Arctogymnites sonini* Porow в медальном сечении, экз. 2/830.

а — 0,25 оборота; б — 2,75 оборота; в — 3,5 оборота; г — 4,3 оборота; д — 5,5 оборота; верховье р. Кегали, анизийский ярус, зона nevadanus

та. Уплотнение приурочено к моменту появления на внутренней поверхности протоконха призматического слоя стенки первого оборота. Непосредственно перед этим наблюдается интенсивный изгиб призматического слоя протоконха. Цекум представлен, по-видимому, только внутренней органической оболочкой, имеющей неправильную угловатую форму. Судя по размерам сохранившейся части цекума ($C_1 = 0,15$, $C_2 = 0,135$ мм), можно предположить, что он был крупный. Диаметр аммонителлы составляет 1,425–1,470 мм, угол первичного пережима 270° . Первая камера фрагмокона редуцирована, кромка раковины плотно прилегает к просепте и напоминает кромку *Pinacoceras* [24]. На первом обороте сифон занимает привентральное положение, в начале второго — вентрально-краевое. В таком положении сифон остается на всех последующих стадиях развития.

Септальные трубки (рис. 9) на первых полутора оборотах ретрохоанитовые (до семнадцатой септы), от восемнадцатой до двадцать четвертой септы трубки амфиохоанитовые. Начиная с третьего оборота трубки становятся проохоанитовыми. Гидростатические камеры *Arctogymnites sonini* на первых оборотах изометрические, на последних — умеренно высокие. Септы в процессе онтогенеза меняют свою конфигурацию: на первых трех оборотах они представляют собой дугу с выгибом в сторону устья, для последующих оборотов характерно уплощение в средней части септы и далее выгиб на месте уплощения, усиливающийся по мере возрастания порядкового номера септы. На взрослых оборотах септы имеют извилистый контур.

A. spectori Arch (экз. 10, 11/830) отличаются от описанных выше значительно меньшими размерами основных структур внутреннего строения (табл. VII, фиг. 10): протоконх средний, ближе к крупному, ($D_1 = 0,62$ – $0,68$, $D_2 = 0,55$ – $0,57$ мм), цекум средних размеров, почти шаровидный ($C_1 = 0,12$ – $0,13$, $C_2 = 0,12$ мм), диаметр аммонителлы составляет 1,1–1,12 мм, угол первичного пережима 270° . Просифон со связкой средней длины — 0,15 мм. Смена типов септальных трубок происходит, вероятно, на том же уровне, что и у *A. sonini*. Сифон на первых полутора оборотах привентральный, далее становится вентральным. Септальные трубки средней длины. Извилистую форму септы приобретают начиная с четвертого оборота.

Семейство Ussuritidae Hyatt, 1900

Данные о внутреннем строении раковины получены на основании изучения *Ussurites* sp. (12/830) из верхнеанизийских отложений (зона nevadanus) и *Indigirophyllites bytschkovi* (Vavilov) из верхнеладинских отложений (экз. 43/321, зона omolojensis) Средней Сибири.

Протоконх у *Ussurites* (табл. XI, фиг. 8) крупный, вытянутый по большому диаметру ($D_1 = 0,75$, $D_2 = 0,67$ мм), цекум крупный, каплевидный ($C_1 = 0,17$, $C_2 = 0,12$ мм). Диаметр аммонителлы составляет 1,35 мм, угол первичного пережима 300° . Сифон на первом обороте привентральный, далее — вентрально-краевой. Смена типов септальных трубок от ретрохоанитовых к проохоанитовым происходит на третьем обороте. Трубки проохоанитового типа, длинные. Гидростатические камеры изменяют свою форму в онтогенезе от изометрических до умеренно высоких. Извилистую форму септы приобретают на четвертом обороте.

У *Indigirophyllites* протоконх несколько меньшего диаметра ($D_1 = 0,70$, $D_2 = 0,67$ мм), аммонителла также меньших размеров, ее диаметр составляет 1,25 мм, угол первичного пережима остается прежним — 300° . Сифон на первом обороте и первой половине второго занимает привентральное положение, далее он становится вентрально-краевым.

Смена типов септальных трубок происходит в конце второго — начале третьего оборота. Число гидростатических камер удалось установить, начиная со второго оборота. Извилистую форму септы приобретают в начале четвертого оборота. Форма гидростатических камер и ее изменение более или менее совпадает с установленными у *Ussurites*.

Семейство Ussuritidae в настоящее время рассматривается в качестве исходного семейства отряда Phylloceratida [35, 84], Ю. Д. Захарову [25], несмотря на полученные им неполные данные по внутреннему строению *Monophyllites* sp., удалось показать определенную близость уссуритид и цератитов, что наряду с присутствием у уссуритид четырехлопастной примасуры, позволило отнести их к цератитам, а не к аммонитам.

Родственные уссуритидам палеофиллитиды, по данным В. Бемерса (1936 г.), изучавшего *Leiophyllites* sp., обладают привентральным сифо-

нам на первых двух оборотах фрагмокона. Карнийские дискофиллитиды, непосредственные потомки уссуритид, как будет показано ниже, также имеют привентральный сифон на первых полутора оборотах, но протоконх, цекум и аммонителла представителей этого семейства имеют меньшие размеры.

Семейство Discophyllitidae Spath, 1927

Единственным представителем семейства, у которого удалось наблюдать особенности внутреннего строения, является широко распространенный в нижнекарнийских отложениях (зоны *tenuis-seimkanensis*) Северо-Восточной Азии *Discophyllites taimyrensis* Porow. Протоконх изученного вида (экз. 13/838) крупный, ближе к среднему, вытянутый по большому диаметру ($D_1 = 0,675$, $D_2 = 0,56$ мм), цекум крупный, каплевидный ($C_1 = 0,170$, $C_2 = 0,150$ мм). Диаметр аммонителлы составляет 1,3 мм, угол первичного пережима 300° . Положение сифона в самом начале первого оборота почти центральное, в конце первого и начале второго – привентральное, затем сифон становится вентральным и сохраняет такое положение на всех последующих стадиях развития раковины. Смена ретрохоанитовых трубок на прохоанитовые происходит на первой половине третьего оборота. Септальные трубки средней длины. Гидростатические камеры на первых оборотах изометрические, на более поздних умеренно высокие.

Норийские *Rhacophyllites*, по данным В. Бемерса (1936 г.), в отличие от карнийских дискофиллитид, имеют более мелкий протоконх, диаметр которого составляет 0,29 мм. Сифон на первом обороте занимает промежуточное положение между центральным и привентральным, на втором – привентральное, далее – вентральное.

Несмотря на то, что данные о внутреннем строении дискофиллитид не отличаются особенной полнотой, все же в развитии внутренних образований этого семейства можно усмотреть определенную тенденцию к уменьшению размеров основных параметров, прежде всего протоконха, а также изменение положения сифона на первых оборотах: более длительное сохранение нецентрального положения сифона у норийских *Rhacophyllites*. Эта закономерность подтверждается и при сопоставлении с уссуритидами, предками дискофиллитид. Сопоставление основных параметров внутреннего строения анизийских *Ussurites*, карнийских *Discophyllites* и норийских *Rhacophyllites* позволяет уверенно говорить об эволюции гидростатического аппарата этой группы цератитов в сторону уменьшения размеров основных образований.

2.1.1. ЭВОЛЮЦИЯ ГИДРОСТАТИЧЕСКОГО АППАРАТА СРЕДНЕТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ

Изучение признаков внутреннего строения раковин бореальных среднетриасовых аммоноидей позволяет выявить особенности их онто-филогенетического развития (табл. 3).

У большинства среднетриасовых аммоноидей размеры основных элементов эмбриональной раковины – протоконха, цекума и аммонителлы, в целом, уменьшаются от древних к более молодым формам. Это особенно хорошо видно при анализе размерных групп в пределах одного надсемейственного или семейственного ряда. Так, например, у раннеанизийских *Grambergia*, начинающих надсемейственный ряд *Nathorstitaceae*, диаметр протоконха 0,45–0,5 мм, цекума – 0,07 мм, аммонителлы – 0,85–0,91 мм, тогда как у раннекарнийских *Nathorstites*, завершающих этот ряд, диаметр протоконха 0,37 мм, цекума 0,06 мм, аммонителлы – 0,62 мм. У раннеанизийских *Stenopopanoceras* диаметр протоконха 0,46 мм, цекума – 0,12 мм, аммонителлы – 0,75 мм, в то время как у позднеанизийских *Parapopanoceras* диаметр протоконха составляет 0,3–0,4 мм, цекума – 0,08–0,09 мм, аммонителлы – 0,6–0,67 мм. У представителей надсемейства *Ussuritaceae* наблюдается та же закономерность: позднеанизийские *Ussurites* имеют протоконх диаметром 0,75 мм, цекум – 0,17 мм, аммонителлу – 1,35 мм, тогда как у раннекарнийских *Discophyllites* диаметр протоконха 0,67 мм, цекума 0,15 мм и диаметр аммонителлы 1,30 мм. Диаметр протоконха норийских *Rhacophyllites*, завершающих надсемейственный ряд, не превышает 0,29 мм.

Наряду с общей тенденцией к уменьшению основных элементов внутреннего строения, у представителей боковых тупиковых ветвей могут наблюдаться и резкие увеличения начальных образований. Так, например, у позднеоленекских *Keyserlingites* [25] диаметр протоконха, цекума и аммонителлы чуть ли не в два раза превышает их размеры у более ранних сибиритид. Позднеанизийские *Arctogymnites*, которые в настоящее время рассматриваются в качестве боковой подсемейственной ветви семейства *Beyrichitidae*, имеют значительно более крупные начальные образования (протоконх – 0,82–0,88 мм, цекум – 0,15 мм, аммонителла – 1,47 мм), нежели ранние виды *Gymnotoceras*, наиболее древнего рода семейства *Beyrichitidae*.

У большинства изученных среднетриасовых аммоноидей положение сифона изменяется в процессе онтогенеза. Вентрально-краевое положение сифона на всех стадиях развития отмечается только у представителей семейства *Longobarditidae*. У их потомков (семейство *Nathorstitidae*) на первом обороте сифон имеет привентральное положение. У представителей таких семейств, как *Beyrichitidae*, *Ussuritidae*, *Cladiscitidae*, *Parapopanoceratidae* на первых двух оборотах сифон центральный или привентральный и только затем – вентральный. У позднеэоценовых трахицератид сифон становится вентральным только на пятом или даже шестом оборотах. Данные, полученные в результате изучения внутреннего строения средне- и позднеэоценовых аммоноидей, показывают, что у поздних представителей одного и того же семейства или надсемейства сифон, как правило, становится вентральным на более поздних оборотах. Так, у позднеоленекских *Nordophiceras* на первом обороте сифон привентральный, далее – вентральный; у раннеанизийских *Karangatites* на первом обороте он центральный, на втором – привентральный, далее – вентральный; у *Gymnotoceras* (зона *rotelliforme*, позд-

Номер образца	Возраст	Вид	Протококонх, мм		Цекум, мм		Аммонителла		Положение сифона на обороте					
			Д ₁	Д ₂	Ц ₁	Ц ₂	Д _а , мм	α, градус	1	2	3	4	5	6
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
2/831	T _{2a1} taimyrensis	<i>Grambergia taimyrensis</i> Popow	0,50	0,43	0,07	0,07	0,91	290	B	B	B	B	B	B
27/831	»	<i>G. taimyrensis</i> Popow	0,45	0,39	—	—	0,85	290	B	B	B	B	B	B
28/831	»	<i>G. taimyrensis</i> Popow	0,47	0,37	0,07	0,07	0,85	290	B	B	B	B	B	—
16/831	T _{2a1} tardus	<i>Lenotropites tardus</i> McLearn	0,34	0,30	—	—	0,64	270	B	B	B	B	B	B
17/831	»	<i>L. cf. tardus</i> McLearn	0,32	0,28	—	—	0,67	270	B	B	B	B	B	B
18/831	»	<i>L. tardus</i> McLearn	0,37	0,32	—	—	0,67	270	B	B	B	B	B	B
19/831	»	<i>L. boschoensis</i> Arkadiev	0,38	0,36	—	—	0,74	270	B	B	B	B	B	B
20/831	»	<i>L. boschoensis</i> Arkadiev	0,38	0,35	—	—	0,73	270	B	B	B	B	B	—
42/831	»	<i>Arctohungarites involutus</i> (Kipar.)	0,37	0,33	0,07	0,06	0,70	270	B	B	B	B	B	—
12/831	»	<i>A. involutus</i> (Kipar.)	0,40?	0,34	0,07	0,07	0,72	270	B	B	B	B	B	—
31/831	T _{2a2} decipiens	<i>A. triformis</i> (Mojs.)	0,38	0,32	0,08	0,07	0,72	270	B	B	B	B	B	B
8/831	»	<i>A. triformis</i> (Mojs.)	0,40	0,32	0,08	0,07	0,60	270	B	B	B	B	B	B
32/831	T _{2a2} kharaulakhensis	<i>A. kharaulakhensis</i> Popow	0,40	0,35	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
33/831	T _{2a2} kharaulakhensis	<i>A. kharaulakhensis</i> Popow	0,40	0,35	0,08	0,07	0,72	270	B	B	B	B	B	—
7/831	»	<i>A. evolutus</i> Vavilov	0,36	0,32	—	—	0,70	270	B	B	—	—	—	B
14/831	T _{2a2} decipiens	<i>Czekanowskites decipiens</i> (Mojs.)	0,34	0,31	0,06	0,06?	0,60	270	B	B	B	B	B	B
34/831	»	<i>C. decipiens</i> (Mojs.)	0,37	0,32	—	—	0,67	270	B	B	B	B	B	—
35/831	»	<i>C. decipiens</i> (Mojs.)	0,37	0,35	—	—	0,70	270	B	B	B	B	B	B
15/831	»	<i>C. hayesi</i> (McLearn)	0,33	0,31	0,06	0,06	0,60	270	B	B	B	B	B	—
5/831	T _{2a3} nevadanus	<i>Longobardites (Intornites) nevadanus</i> (Hyatt et Smith)	0,46	0,43	0,10	0,09	0,88	290	B	B	B	B	B	B
4/831	»	<i>L. (I) nevadanus</i> (Hyatt et Smith)	0,47	0,38	0,10	0,09	0,80	290	ПВ —	B	B	B	B	B
37/831	T _{2l2} omolojensis	<i>Indigirites constantis</i> (Arch.)	0,45	0,40	0,08	0,07	0,67	290	B	B	B	B	B	B
38/831	T _{2l2} krugi	<i>I. krugi</i> Popow	0,35	0,32	—	—	0,65	300	B	B	B	B	B	B
28/312	»	<i>I. krugi</i> Popow	0,37	0,35	0,07	0,07	0,60	290	B	B	B	B	B	B
29/312	»	<i>I. krugi</i> Popow	0,36	0,32	0,08	0,07	0,65	290	B	B	B	B	B	B
26/312	»	<i>I. krugi</i> Popow	0,35	0,33	—	—	0,68	290	B	—	—	B	—	—
27/312	»	<i>I. krugi</i> Popow	0,36	0,34	0,07	0,06	0,65	290	ПВ	B	B	B	B	B
8/799	T _{2l2} omolojensis	<i>Tsvetkovites dolioliformis</i> Vavilov et Korch.	0,37	0,33	—	—	0,65	290	ПВ	B	B	B	B	—
9/799	T _{2l2} omolojensis	<i>T. dolioliformis</i> Vavilov et Korch.	0,35	0,33	0,07	0,07	0,76	290	B	B	B	B	B	B
24/831	T _{2l2} mcconnelli	<i>Nathorstites mcconnelli</i> (White.)	0,42	0,36	0,07	0,06	0,62	270	ПВ?	B	B	B	B	B
25/831	T _{3l1} tenuis	<i>N. gibbosus gibbosus</i> Stolley	0,37	0,35	—	—	0,63	270	—	—	—	B	B	—
32/312	T _{2l2} mcconnelli	<i>N. gibbosus intermedia</i> Stolley	0,30?	0,26?	0,07	0,07	0,63	270	ПВ	B	B	B	B	B
36/831	»	<i>N. gibbosus intermedia</i> Stolley	0,37	0,35	—	—	—	—	B	B	B	B	B	B
33/312	»	<i>N. argatassensis</i> (Popow)	0,35	0,31	—	—	0,66	270	—	B	B	B	—	—
34/312	»	<i>N. argatassensis</i> (Popow)	0,37	0,32	—	—	0,90	350	Ц —	ПВ	B	B	B	B
46/321	T _{2l2} omolojensis	<i>Arctoptychites kruzini</i> Bytsch.	0,65	0,60	—	—	0,92	350	ПВ	ПВ —	B	B	B	B
47/321	»	<i>A. kruzini</i> Bytsch.	0,65	0,60	—	—	—	—	—	B	B	B	B	B
49/321	»	<i>A. euglyphus</i> (Mojs.)	0,62	0,51	0,125	0,12	1,0	360	B	B	B	B	B	B

Номер образца	Возраст	Вид	Протоконы, мм	
			Д ₁	Д ₂
1	2	3	4	5
6/824	T ₂ l ₂ mcconnelli	<i>Aristoptychites kolymensis</i> (Kipar.)	0,65	0,55
10/824	»	<i>A. kolymensis</i> (Kipar.)	0,61	0,55
9/824	»	<i>A. kolymensis</i> (Kipar.)	0,67	0,56
18/838	T ₃ k ₁ omkutchanicum	<i>Neoprotrachyceras sp.</i>	0,48	0,40
19/838	T ₃ k ₂ pentastichus	<i>Neosirenites irregularis</i> (Kipar.)	0,37	0,34
20/838	»	<i>N. irregularis</i> (Kipar.)	0,37	0,33
1/838	T ₃ n ₁ obrucevi	<i>Wangoceras berissense</i> Vavilov	0,45	0,40
3/838	T ₃ n ₁ obrucevi	<i>W. berissense</i> Vavilov	0,42	0,40
4/838	»	<i>W. berissense</i> Vavilov	0,45	0,40
6/838	»	<i>Pterosirenites nelgechensis</i> (Arch.)	0,55	0,47
9/838	T ₃ k ₂ yakutensis	<i>Striatosirenites solonis</i> Mojs.	0,45	0,40
11/838	»	<i>Obrutchevites prodigialis</i> Vavilov	0,51	0,48
2/312	T ₂ a ₁ taimyrensis	<i>Stenopopanoceras mirabile</i> Popow	0,46	0,41
3/312	»	<i>S. mirabile</i> Popow	0,43	0,39
6/312	»	<i>Parapopanoceras medium</i> McLearn	0,42	0,36
9/312	»	<i>P. medium</i> McLearn	0,35	0,26
12/312	T ₂ a ₂ kharaula-khensis	<i>P. janaensis</i> (Popow)	0,50	0,42
15/312	»	<i>P. janaensis</i> (Popow)	0,33	0,30
18/312	T ₂ a ₃ rotelliforme	<i>P. asseretoi</i> Dagys et Erm.	0,38	0,31
21/312	»	<i>P. asseretoi</i> Dagys et Erm.	0,3	0,30
22/312	»	<i>P. asseretoi</i> Dagys et Erm.	0,3	0,33
12/830	T ₂ a ₃ nevadanus	<i>Ussurites sp.</i>	0,75	0,67
43/321	T ₂ a ₃ spectori	<i>Indigirophyllites bytschkovi</i> (Vavilov)	0,70	0,67
13/838	T ₃ k ₁ seimkanense	<i>Discophyllites taimyrensis</i> Popow	0,67	0,56
3/310	T ₂ a ₃ rotelliforme	<i>Gymnotoceras rotelliforme</i> (Meek)	0,45	0,40
13/310	»	<i>G. rotelliforme</i> (Meek)	0,47	0,41
4/310	»	<i>G. falciforme</i> (Smith)	0,38	0,35
14/310	»	<i>G. falciforme</i> (Smith)	0,36	0,30
5/310	T ₂ a ₃ nevadanus	<i>Parafrechites meeki</i> (Mojs.)	0,45	0,35
6/310	»	<i>P. meeki</i> (Mojs.)	0,39	0,35
12/310	T ₂ a ₃ nevadanus	<i>Frechites nevadanus</i> (Mojs.)	0,59?	0,53?
15/310	»	<i>F. nevadanus</i> (Mojs.)	0,41	0,35
40/321	»	<i>F. nevadanus</i> (Mojs.)	0,46	0,37
11/310	»	<i>Frechites sp.</i>	0,60	0,52

Цекум, мм		Аммонителла		Положение сифона на обороте					
Ц ₁	Ц ₂	Д ₁ , мм	α, градус	1	2	3	4	5	6
6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
0,125	0,11	0,97	360	В	В	В	В	В	В
0,125	0,12	1,0	360	В	В	В	В	В	В
0,12	0,09	0,77	290	Д?	Д-Ц	Ц-ПВ	ПВ	В	—
0,07	0,06	0,57	290	Д?	Ц	Ц-ПВ	В	—	—
—	—	0,56	290	—	Ц	ПВ	В	В	—
0,12	—	0,75	300	Д	Ц	ПВ	ПВ	ПВ-В	В
—	—	0,68	290	Д	Ц	Ц-ПВ	ПВ	ПВ	ПВ-В
—	—	0,75	300	—	Ц	ПВ	ПВ	ПВ	В
0,11	0,09	0,72	290	Д-Ц	Ц-ПВ	ПВ	ПВ	ПВ-В	В
0,11	0,07	0,70	290	Д	Ц	ПВ	ПВ	В	В
0,09	0,08	0,82	290	Д-Ц	Ц-ПВ	ПВ	ПВ	В	В
0,12	0,11	0,75?	—	ПВ?	В	В	В	В	В
—	—	—	—	—	—	В	В	В	В
—	—	—	—	Ц-ПВ	В	В	В	В	—
0,07	0,07	—	—	Ц-ПВ	ПВ-В	В	В	В	В
—	—	—	—	ПВ	В	В	В	В	—
—	—	0,64	270	—	—	—	В	В	В
0,08	0,07	0,65	270	Ц	ПВ	В	В	В	В
0,08	0,08	0,60	270	—	ПВ	В	В	В	В
0,09	0,09	0,67	270	Ц	ПВ	В	В	В	В
0,17	0,12	1,35	300	ПВ	В	В	В	В	В
—	—	1,25	300	ПВ?	В	В	В	—	—
0,15	0,17	1,30	300	Ц-ПВ	ПВ-В	В	В	В	В
—	—	—	—	ПВ	ПВ-В	В	В	В	В
0,10	0,08	0,85	270	—	ПВ	В	В	В	В
—	—	0,69	270	Ц	ПВ	В	В	В	В
0,07	0,06	0,66	270	ПВ	ПВ	В	В	В	В
0,06?	0,06?	0,72	270	Ц	ПВ	В	В	В	В
0,05?	0,05?	0,73	270	Ц	ПВ	В	В	В	—
—	—	—	—	—	ПВ	В	—	—	—
—	—	0,77	270	—	ПВ-В	В	В	В	В
0,10	—	0,77	270	Ц	ПВ	В	В	В	В
—	—	1,32	270	Ц-ПВ	ПВ-В	В	В	В	В

Номер образца	Возраст	Вид	Протоконы, мм	
			Д ₁	Д ₂
1	2	3	4	5
2/830	»	<i>Arctogymnites sonini</i> Popow	0,88	0,65
3/830	»	<i>A. sonini</i> Popow	0,82	0,65
12/830	»	<i>A. sonini</i> Popow	0,85	0,64
10/830	T _{2a} _s spectori	<i>Arctogymnites spectori</i> Arch.	0,68	0,55
11/830	»	<i>A. cf. spectori</i> Arch.	0,65	0,52
27/820	T _{2a} ₁ taimyrensis	<i>Karangatites evolutus</i> Popow	0,26	0,21
28/820	T _{2a} ₁ taimyrensis	<i>K. evolutus</i> Popow	0,28	0,20
21/838	T _{2l} ₂ mcconnelli	<i>Sphaerocladiscites omolonensis</i> Bytsch.	0,55	0,45
22/838	»	<i>Paracladiscites</i> sp.	0,50	0,45
4/841	T _{3k} ₂ pentastichus	<i>Proarcestes korchinskajae</i> Vavilov	0,52	0,47
5/841	»	<i>P. korchinskajae</i> Vavilov	0,48	0,45
6/841	»	<i>P. korchinskajae</i> Vavilov	0,50	0,45
14/841	T _{3k} _s yakutensis	<i>P. verchojanicus</i> Kipar.	0,62	0,52

Номер образца	Возраст	Вид
1	2	3
2/831	T _{2a} ₁ taimyrensis	<i>Grambergia taimyrensis</i> Popow
27/831	»	<i>G. taimyrensis</i> Popow
28/831	»	<i>G. taimyrensis</i> Popow
16/831	T _{2a} ₁ tardus	<i>Lenotropites tardus</i> McLearn
17/831	»	<i>L. cf. tardus</i> McLearn
18/831	»	<i>L. tardus</i> McLearn
19/831	»	<i>L. boschoensis</i> Arkadiev
20/831	»	<i>L. boschoensis</i> Arkadiev
42/831	»	<i>Arctohungarites involutus</i> (Kipar.)
12/831	»	<i>A. involutus</i> (Kipar.)
31/831	T _{2a} ₂ decipiens	<i>A. triformis</i> (Mojs.)
8/831	»	<i>A. triformis</i> (Mojs.)
32/831	T _{2a} ₂ kharaulakhensis	<i>A. kharaulakhensis</i> Popow
33/831	T _{2a} ₂ kharaulakhensis	<i>A. kharaulakhensis</i> Popow
7/831	»	<i>A. evolutus</i> Vavilov
14/831	T _{2a} ₂ decipiens	<i>Czekanowskites decipiens</i> (Mojs.)
34/831	»	<i>C. decipiens</i> (Mojs.)
35/831	»	<i>C. decipiens</i> (Mojs.)
15/831	»	<i>C. hayesi</i> (McLearn)
5/831	T _{2a} ₃ nevadanus	<i>Longobardites (Intornites) nevadanus</i> (Hyatt et Smith)
4/831	»	<i>L. (I) nevadanus</i> (Hyatt et Smith)

Цекум, мм		Аммонителла		Положение сифона на обороте					
Ц ₁	Ц ₂	Д _а , мм	α, градус	1	2	3	4	5	6
6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
0,15	0,15	1,425	270	ПВ	В	В	В	В	В
0,14	—	1,47	270	ПВ	ПВ—В	В	В	В	В
0,17	0,16	1,30	270	ПВ	ПВ—В	В	В	—	—
—	—	1,15	270	ПВ	ПВ—В	В	В	В	В
0,16	0,15	1,17	270	ПВ	ПВ—В	В	В	В	—
0,10	0,10	0,77	290	Ц	ПВ	В	В	В	В
0,11	0,10	0,75	290	Ц	ПВ	В	В	В	В
0,12	0,10	0,80	290	ПВ	В	В	В	В	В
—	—	—	—	ПВ—В	В	В	В	В	В
0,12	0,11	0,87	290	Ц	ПВ	В	В	В	—
0,10	0,08	0,90	340	Ц	ПВ	В	В	В	В
—	—	0,87	340	Ц	ПВ	В	В	В	В
—	—	0,85	340	ПВ	ПВ	В	В	В	В
0,12	0,10	0,95	340	Ц—ПВ	ПВ—В	В	В	В	В

Тип септальных трубок на обороте							Количество камер на обороте					
1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6
16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
P	P	2,5P—П	П	П	П	—	10	11	11	14	25	29
P	P	—	П	П	П	—	10	14	11	12	18	>23
P	P	—	П	П	П	—	9	10	14	18	>14	—
P	P	2,7P—П	П	П	П	—	8	10	9	10	12	>10
P	P	2,7P—П	П	П	П	—	8	10	10	10	11	>9
P	P	2,7P—П	П	П	П	—	9	11	9	10	11	>9
P	P	2,7P—П	П	П	П	—	11	12	11	12	13	>14
P	P	2,7P—П	П	П	П	—	9	11	11	12	17	—
P	P	—	П	П	—	—	8	11	12	16	21	—
P	P	2,5P—П	П	П	—	—	9	10	11	14	>10	—
P	P	2,5P—П	П	П	—	—	9	11	10	11	>17	—
P	P	2,5P—П	П	П	П	—	9	10	10	11	12	>17
P	P	2,5P—П	П	П	П	—	10	11	10	11	12	>5
P	P	2,5P—П	П	П	—	—	9	10	13	13	>5	—
—	—	—	П	П	П	П	9	10	12	14	15	18
P	P	2,5P—П	П	П	П	—	8	12	12	11	13	>12
P	P	2,8P—П	П	П	—	—	11	15	15	12	>17	—
P	P	2,5P—П	П	П	П	—	11	13	12	10	15	>5
P	P	2,5P—П	П	П	П	—	11	11	12	12	14	—
P	P	П	П	П	П	П	12	14	10	11	16	24

Номер образца	Возраст	Вид
1	2	3
37/831	T ₂ l ₂ omolojensis	<i>Indigirites constantis</i> (Arch.)
38/831	T ₂ l ₂ krugi	<i>I. krugi</i> Popow
28/312	»	<i>I. krugi</i> Popow
29/312	»	<i>I. krugi</i> Popow
26/312	»	<i>I. krugi</i> Popow
27/312	»	<i>I. krugi</i> Popow
8/799	T ₂ l ₂ omolojensis	<i>Tsvetkovites dolioliformis</i> Vavilov et Korch.
9/799	T ₂ l ₂ omolojensis	<i>T. dolioliformis</i> Vavilov et Korch.
24/831	T ₂ l ₂ mcconnelli	<i>Nathorstites mcconnelli</i> (White.)
25/831	T ₃ l ₁ tenuis	<i>N. gibbosus gibbosus</i> Stolley
32/312	T ₂ l ₂ mcconnelli	<i>N. gibbosus intermedia</i> Stolley
36/831	»	<i>N. gibbosus intermedia</i> Stolley
33/312	»	<i>N. argatassensis</i> (Popow)
34/312	»	<i>N. argatassensis</i> (Popow)
46/321	T ₂ l ₂ omolojensis	<i>Arctoptychites kruzini</i> Bytsch.
47/321	»	<i>A. kruzini</i> Bytsch.
49/321	»	<i>A. euglyphus</i> (Mojs.)
6/824	T ₂ l ₂ mcconnelli	<i>Aristoptychites kolymensis</i> (Kipar.)
10/824	»	<i>A. kolymensis</i> (Kipar.)
9/824	»	<i>A. kolymensis</i> (Kipar.)
18/838	T ₃ k ₁ omkutchanicum	<i>Neoprotrachyceras</i> sp.
19/838	T ₃ k ₂ pentastichus	<i>Neosirenites irregularis</i> (Kipar.)
20/838	»	<i>N. irregularis</i> (Kipar.)
1/838	T ₃ n ₁ obrucevi	<i>Wangoceras berissense</i> Vavilov
3/838	T ₃ n ₁ obrucevi	<i>W. berissense</i> Vavilov
4/838	»	<i>W. berissense</i> Vavilov
6/838	»	<i>Pterosirenites nelgechenensis</i> (Arch.)
9/838	T ₃ k ₂ yakutensis	<i>Striatosirenites solonis</i> Mojs.
11/838	»	<i>Obrutchevites prodigialis</i> Vavilov
2/312	T ₂ a ₁ taimyrensis	<i>Stenopopanoceras mirabile</i> Popow
3/312	»	<i>S. mirabile</i> Popow
6/312	»	<i>Parapopanoceras medium</i> McLearn
9/312	»	<i>P. medium</i> McLearn
12/312	T ₂ a ₂ kharaulakhensis	<i>P. janaensis</i> (Popow)
15/312	»	<i>P. janaensis</i> (Popow)
18/312	T ₂ a ₃ rotelliforme	<i>P. asseretoi</i> Dagys et Erm.
21/312	»	<i>P. asseretoi</i> Dagys et Erm.
22/312	»	<i>P. asseretoi</i> Dagys et Erm.
12/830	T ₂ a ₃ nevadanus	<i>Ussurites</i> sp.
43/321	T ₂ a ₃ spectori	<i>Indigirophyllites bytschkovi</i> (Vavilov)
13/838	T ₃ k ₁ seimkanense	<i>Discophyllites taimyrensis</i> Popow
3/310	T ₂ a _s rotelliforme	<i>Gymnotoceras rotelliforme</i> (Meek)
13/310	»	<i>G. rotelliforme</i> (Meek)
4/310	»	<i>G. falciforme</i> (Smith)
14/310	»	<i>G. falciforme</i> (Smith)
5/310	T ₂ a _s nevadanus	<i>Parafrechites meeki</i> (Mojs.)
6/310	»	<i>P. meeki</i> (Mojs.)
12/310	T ₂ a ₃ nevadanus	<i>Frechites nevadanus</i> (Mojs.)
15/310	»	<i>F. nevadanus</i> (Mojs.)

Продолжение табл. 3

Тип септальных трубок на обороте							Количество камер на обороте					
1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6
16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
P	P	Π	Π	Π	Π	—	12	12	9	11	20	>9
P	P	—	Π	Π	—	—	8	11	11	15	>12	—
P	P	P	3,5P-Π	Π	Π	Π	9	11	12	15	17	>10
P	P	P	3,5P-Π	Π	—	—	9	12	12	17	17	—
P	P	P	3,5P-Π	Π	Π	Π	10	12	12	14	20	>8
P	P	P	P-Π	Π	Π	—	9	12	10	15	18	—
P	—	—	Π	Π	—	—	8	11	12	17	20	—
P	P	P	P-Π	Π	Π	—	10	13	15	14	>5	—
P	P	P	P-Π	Π	—	—	9	14	13	14	>5	—
P	P	P	P	P	P-Π	Π	14	13	14	14	17	19
P	P	P	P	P-Π	Π	Π	8	10	11	13	11	14
—	—	—	P	Π	—	—	—	—	—	14	15	—
P	P	P	A?	—	—	—	9	10	11	14	14	>10
P	P	P	P-A	A-Π	Π	Π	10	13	14	15	12	>8
—	P	P	P-A	A-Π	Π	—	9	10	11	12	11	15
P	—	Π	Π	Π	—	—	10	—	—	9	10	—
P	P	Π	Π	Π	Π	Π	12	9	10	11	10	11
—	P	Π	Π	Π	Π	Π	8	9	9	8	9	10
P	P-A	A	A-Π	Π	Π	Π	8	9	9	9	10	12
P	P-A	A-Π	Π	Π	Π	Π	8	7	8	9	10	13
P	P-A	A-Π	Π	Π	Π	Π	9	7	8	7	12	12
—	P	P-Π	Π	Π	—	—	8	13	13	15	19	—
—	—	P-Π	Π	—	—	—	11	18	17	17	>6	—
—	—	—	Π	Π	—	—	11	18	17	18	—	—
P	P	P-Π	Π	Π	Π	—	11	16	17	17	20	20
P	P	P	P-Π	Π	Π	—	10	16	15	18	19	20
P	P	P	Π	Π	Π	—	9	15	15	18	20	20
P	1,7P-Π	Π	Π	Π	—	—	9	13	16	22	>6	—
P	P	P	Π	Π	Π	—	10	12	12	15	19	>18
P	P	P	Π	Π	Π	—	10?	19	22	20	24	>8
—	—	Π	Π	Π	Π	Π	>6	10	11	11	12	15
—	—	Π	Π	Π	Π	Π	—	—	10	11	13	15
—	A?	Π	Π	Π	—	—	11	10	12	14	>3	—
P	P-A	Π	Π	Π	Π	—	10	11	12	15	12	—
—	—	—	—	Π	Π	Π	9	—	—	—	15	>10
—	—	—	Π	Π	Π	Π	11	13	14	13	10	14
P	A	—	Π	Π	Π	Π	13	15	11	11	16	17
—	A	A-Π	Π	Π	Π	Π	10	13	10	10	13	15
P	—	A-Π	Π	Π	Π	Π	10	12	10	11	15	>8
P	P	Π	Π	—	—	—	11	12	15	17	—	—
P	P	Π	Π	Π	—	—	—	11	16	17	14	—
P	P	Π	Π	—	—	—	14	>9	18	20	—	—
—	—	—	—	—	—	—	10?	10	11	12	16	—
P	P	2,5P-Π	Π	Π	Π	—	10	10	15	11	11	14
P	P	2,1P-Π	Π	Π	—	—	13?	—	17	13	12	—
P	P	2,5P-Π	Π	Π	Π	—	11	12	14	11	16	22
P	P	—	Π	Π	—	—	13	15	13	13	—	—
P	P	—	Π	Π	—	—	—	16	15	10	11	—

Номер образца	Возраст	Вид
1	2	3
40/321	»	<i>F. nevadanus</i> (Mojs.)
11/310	»	<i>Frechites</i> sp.
2/830	»	<i>Arctogymnites sonini</i> Popow
3/830	»	<i>A. sonini</i> Popow
12/830	»	<i>A. sonini</i> Popow
10/830	T ₂ a _s spectori	<i>Arctogymnites spectori</i> Arch.
11/830	»	<i>A. cf. spectori</i> Arch.
27/820	T ₂ a ₁ taimyrensis	<i>Karangatites evolutus</i> Popow
28/820	T ₂ a ₁ taimyrensis	<i>K. evolutus</i> Popow
21/838	T ₂ l ₂ mcconnelli	<i>Sphaerocladiscites omolonensis</i> Bytsch.
22/838	»	<i>Paracladiscites</i> sp.
4/841	T ₂ k ₂ pentastichus	<i>Proarcestes korchinskajae</i> Vavilov
5/841	»	<i>P. korchinskajae</i> Vavilov
6/841	»	<i>P. korchinskajae</i> Vavilov
14/841	T ₃ k _s yakutensis	<i>P. verchojanicus</i> Kipar.

ний анизий) сифон привентральный на первых 1,5 оборотах, далее он становится вентральным; у *Frechites* (поздний анизий, зона nevadanus) на первом обороте сифон центральный, далее – вентральный; у раннеанизийских *Stenopopanoceras* на первом обороте сифон привентральный, далее – вентральный; у *Parapopanoceras* (поздний анизий) на первом обороте сифон центральный, на втором – привентральный, далее вентральный; у карнийских трахицератид сифон принимает вентральное положение на четвертом – пятом оборотах, у норийских представителей этого семейства – на пятом – шестом оборотах.

Смена типов септальных трубок у изученных среднетриасовых аммоноидей происходит чаще всего на третьем обороте. Исследованиями автора установлено, что у поздних представителей одного и того же семейства или надсемейства такие изменения происходят на более поздних уровнях. Так, например, у *Grambergia* (ранний анизий, зона taimyrensis) смена типов септальных трубок происходит на уровне 2,5–2,7 оборота, тогда как у *Nathorstites* (поздний ладин – ранний карний) эти изменения фиксируются на пятом или даже на шестом оборотах. У *Parapopanoceras medium* (ранний анизий) на втором обороте септальные трубки прохонанитового типа, тогда как у *P. asseretoi* (поздний анизий) прохонанитовый тип трубок установлен на третьем обороте. У раннекарнийских *Neoprotrachyceras* подобные изменения отмечаются в конце второго – начале третьего оборота, у ранненорийских *Wango-*

Тип септальных трубок на обороте							Количество камер на обороте					
1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6
16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
—	P–П	П	П	П	—	—	11	12	11	15	12	—
P	P	П	П	П	П	—	12	17	15	17	18	>10
P	1,8P П	П	П	—	—	—	—	12	13	15	—	—
P	A	П	П	П	—	—	12	10	11	12	>18	8
P	P–A	П	П	П	—	—	12	13	12	14	17	—
P	P–A	П	П	—	—	—	13	13	10	>8	—	—
P	P–A	A–П	П	П	П	—	12	9	10	16	20	>6
P	—	П	П	П	—	—	10	15	12	11	>12	—
P	P	P	P	P	5,5P–П	П	12	14	15	15	14	19
P	P	P	P	4,5P–П	П	П	13	17	17	12	12	>11
P	P	2,5P–П	П	П	П	П	12	14	13	14	15	>14
P	P	P–A	A–П	П	П	П	11	13	14	13	13	>14
P	П	—	—	—	П	—	11	13	—	—	—	>18
P	П	П	П	П	П	—	12	13	12	15	20	>12
—	П	П	П	П	П	П	—	12	11	14	18	>10
P	P–П	П	П	П	П	П	10	13	14	16	16	17

ceras – в конце третьего – начале четвертого оборота. У анизийских *Ussurites* смена типов септальных трубок происходит на рубеже второго и третьего оборотов, у карнийских *Discophyllites* – в середине третьего оборота.

В результате изучения внутреннего строения раковин средне- и поздне триасовых аммоноидей было установлено, что смена типов септальных трубок у поздних представителей большинства семейств происходит позже момента становления типа развития лопастной линии. У предковых форм изменение типа трубок и момент становления типа линии могут более или менее совпадать по времени.

Как показали исследования Ю.Д. Захарова [25], на протяжении индского века аммоноидеи сохраняли гидростатический аппарат палеозойского типа, который отличался прежде всего вентрально-краевым положением сифона и ретрохонанитовым типом септальных трубок. В позднеоленекское время гидростатический аппарат многих родов аммоноидей уже сочетал в себе как особенности предков (ретрохонанитовый тип септальных трубок, вентральный сифон на большей части оборотов), так и признаки, свойственные юрским и меловым аммонитам (невентральное положение сифона на первых оборотах, прохонанитовый или амфихонанитовый тип септальных трубок).

В среднетриасовую эпоху происходит дальнейшее усовершенствова-

ние гидростатического аппарата аммонойд. Среди них только анизийские лонгобардитиды сохранили вентральное положение сифона на всех стадиях развития. Подавляющее большинство среднетриасовых аммонойд на первых оборотах имеют нецентральный сифон. Дорсальное или центральное положение сифона на первых оборотах отмечается у всех изученных мною аммонойд позднего триаса.

В отличие от аммонойд раннего триаса, большинство которых сохраняют ретроанитовый тип септальных трубок [25], у изученных М. Н. Вавиловым средне- и позднетриасовых аммонойд на средних стадиях онтогенеза появляются септальные трубки проанитового типа. У наиболее поздних представителей семейственных рядов смена типов септальных трубок отмечается на более поздних уровнях. Одновременно с этим сифон у таких становится вентральным также на более поздних уровнях.

Таким образом, гидростатический аппарат средне- и позднетриасовых аммонойд за время жизни моллюска не остается постоянным. На ранних стадиях развития гидростатический аппарат представляет собой помимо прочего сочетание примитивных ретроанитовых септальных трубок и сифона, занимающего прогрессивное нецентральное положение. На средних и поздних стадиях развития происходит изменение основных составляющих гидростатического аппарата: септы приобретают более прогрессивный проанитовый тип, тогда как сифон становится вентральным, т.е. занимает положение более свойственное древним палеозойским формам. Такое качественное изменение признаков в ходе эволюции гидростатического аппарата, вероятно, типично для мезозойских аммонойд.

2.2. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ЛОПАСТНЫХ ЛИНИЙ СРЕДНЕТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

2.2.1. Методика исследований

При изучении морфогенеза триасовых цератитов чаще всего приходится иметь дело с инволютными или умеренно инволютными, как правило очень твердыми, часто пиритизированными раковинами, что значительно усложняет все стадии обработки материала. При разворачивании таких раковин, в независимости от того, дискоидальные они или вздутые, особую осторожность следует соблюдать, препарируя приумбиликальную часть оборота, так как этот участок является центром возникновения новых лопастей и его разрушение приводит к потере всей возрастной стадии.

При последовательном отделении фрагментов оборотов раковины необходимо точно фиксировать, к какому обороту и к какой его части относится тот или иной фрагмент. Ранее [7, 50 и др.] лопастные линии, зарисованные на различных стадиях развития, привязывались к числен-

ной величине высоты и ширины оборота, но, как справедливо отметила И. А. Михайлова [35], этот метод нельзя признать удачным. В случае привязки фрагмента к номеру и части оборота мы сразу получаем наглядную картину возрастных изменений, происходящих с раковиной на всех стадиях онтогенеза. Тщательная привязка всех происходящих изменений к обороту, особенно момент появления новых элементов в лопастной линии, очень важна для сравнения онтогенезов у различных представителей одного семейства или надсемейства, распространенного в пределах того или иного биостратиграфического подразделения.

Наиболее точная привязка к номеру и части оборота раковины может быть достигнута в том случае, если раковина предварительно пришлифована в медиальной плоскости. В этом случае перед разворачиванием аншлиф фотографируется и на нем измеряются основные параметры внутреннего строения. Правда, при шлифовке образца теряется одна из сторон раковины, но с этим приходится смириться, так как это не может особенно влиять на качество исследований. Небольшая асимметрия лопастной линии наблюдается у всех без исключения раковин аммонойд, а разительная асимметрия, как например у одного экземпляра позднейиндского *Vavilovites*, связанная с повреждением на ранних стадиях развития, встречается довольно редко. Как показывает практика, пришлифованные раковины сравнительно легко расчленяются на отдельные фрагменты и потеря при препарировке значительно меньше.

Все приведенные в работе рисунки лопастных линий и поперечных сечений оборотов сделаны с помощью бинокулярного микроскопа МБС-1 и рисовального аппарата РА-4. Основные правила зарисовывания лопастных линий и поперечных сечений оборотов изложены в работах И. А. Михайловой [35]. Следует добавить, что поперечные сечения раковин лучше всего зарисовывать с поперечных пришлифовок, которые позволяют выявить все стадии изменения формы раковины в онтогенезе.

Кроме тщательной зарисовки просутуры и примасутуры, не менее важна для последующего анализа точная фиксация стадии появления второй и третьей умбиликальных лопастей. Необходимо точно установить также, появилась ли новая лопасть из седла на умбиликальном шве или явилась результатом деления внутренней боковой лопасти. Следует также установить направление смещения новых лопастей относительно центра возникновения. Решение этих вопросов крайне необходимо для установления типа развития лопастной линии. У одних групп триасовых аммонойд новые лопасти появляются на всех стадиях онтогенеза и более или менее равномерно распределены на всех оборотах фрагмента, у других, как например представителей *Ptychitidae*, *Arcestidae* или *Ragoropoceratidae*, лопастная линия раковины в 2–2,5 оборота имеет почти все умбиликальные лопасти. Это вызывает необходимость зарисовывать подряд все линии на ранних стадиях онтогенеза.

Зарисованные лопастные линии монтируются в единую схему, где они размещаются одна над другой с равномерным уменьшением

увеличения от ранних оборотов к более поздним. Схема, состоящая из десяти рисунков, как правило, дает исчерпывающее представление о всех изменениях лопастной линии в процессе онтогенеза.

2.2.2. ТЕРМИНОЛОГИЯ ЭЛЕМЕНТОВ ЛОПАСТНОЙ ЛИНИИ АММОНОИДЕЙ

До недавнего времени изучение лопастной линии аммоноидей ограничивалось, за редким исключением, лишь их внешним отрезком на взрослой раковине и носило чисто описательный характер. При этом для индексации элементов линии применялась морфологическая терминология, впервые предложенная Л. Бухом (1829 г.). Такой подход к изучению лопастной линии позволял сравнительно легко выделять отдельные ее элементы, не вдаваясь в особенности их происхождения и дальнейшего развития. Несмотря на явные недостатки, морфологическая терминология до сих пор продолжает использоваться при описании лопастных линий аммоноидей как отечественными, так и зарубежными палеонтологами.

Применение в изучении лопастных линий аммоноидей онтогенетического метода, базирующегося на гомологии ее элементов, повлекло за собой появление морфогенетической терминологии, призванной отразить весь сложный процесс преобразования элементов линии. Согласно морфогенетической терминологии решающим при выделении и наименовании того или иного элемента линии является не положение его на обороте взрослой раковины, а принцип и способ его возникновения. Одинаковые наименования в этом случае получают элементы линии одинакового происхождения, а не похожие по форме и положению на обороте взрослой раковины, но отличающиеся друг от друга в генетическом смысле.

Трудность использования морфогенетической терминологии заключается в том, что выяснение принципов и способов возникновения элементов лопастной линии, равно как и характера их дальнейших преобразований, связано с последовательным вскрытием внутренних оборотов раковины вплоть до протококса. Это возможно осуществлять только на материале очень хорошей сохранности и требует тщательных и кропотливых исследований.

В результате более чем полувековых исследований были предложены несколько вариантов морфогенетической терминологии, которые отличаются друг от друга не только индексацией элементов лопастной линии, но и различным их толкованием. Наиболее разработаны и аргументированы две терминологические системы: предложенная Р. Ведекиндом (1916, 1918 гг.) и впоследствии развитая О. Шиндевольфом (1929, 1954, 1957 гг.); предложенная В. Е. Руженцевым [45], более поздняя. Как у первой, так и у второй системы есть свои приверженцы и противники, и неоднократно в палеонтологической литературе появлялись специальные работы не только авторов систем, но и других исследователей, посвященные их критическому анализу [34, 35, 39, 50, 90

и др.]. Система Ведекинда–Шиндевольфа, пользующаяся правами приоритета, как и более поздняя система В. Е. Руженцева, которой пользуются многие отечественные палеонтологи, имеет свои положительные и отрицательные стороны. Выбор одной из них в качестве единой для всеобщего употребления зависит главным образом от конвенции между специалистами, на что в ближайшее время рассчитывать, по-видимому, не приходится.

В качестве основы для своих построений О. Шиндевольф, вслед за Р. Ведекиндом, принял вторую лопастную линию, названную им примасутурой, которая у девонских агониатитов состоит из трех лопастей. В связи с тем, что эти три лопасти присутствуют у всех без исключения аммоноидей от девона до мела, О. Шиндевольф назвал их протолопастями и посчитал основными первичными элементами линии любой группы аммоноидей. Эти лопасти: наружная, внутренняя и латеральная (боковая) получили буквенные обозначения, соответственно, *E*, *I* и *L*. Прочие лопасти, возникающие в ходе морфогенеза или присутствующие в примасутуре более молодых аммоноидей, были названы метолопастями и рассматривались как вторичные. Для этих элементов были предложены следующие индексы: *A* (адвентивная лопасть), возникшая при делении седла *E/L*, *U* умбиликальная, возникшая при делении седла *L/I*. Все индексы метолопастей сопровождалось нижними цифровыми обозначениями.

Основными критериями для классификации лопастей в системе Ведекинда–Шиндевольфа служат различия в способе возникновения новых элементов, тогда как первоначальному положению той или иной лопасти, кроме наружной (*E*) и внутренней (*I*), не придавалось особого значения. В связи с этим первичный парный элемент трактовался как латеральная (боковая) линия, которая присутствует в примасутуре всех без исключения аммоноидей между лопастями *E* и *I*, независимо от ее местонахождения на обороте раковины.

Большинство отечественных палеонтологов, занимающихся вопросами систематики аммоноидей, придерживаются терминологии элементов лопастной линии, разработанной В. Е. Руженцевым [45]. При построении своей системы В. Е. Руженцев основное значение придавал месту возникновения той или иной лопасти. В качестве основных он выделил шесть лопастей, которые обозначил буквенными индексами: *V* (вентральная), *O* (омнилатеральная и всебоковая), *D* (дорсальная), *U* (умбиликальная), *I* (внутренняя боковая) и *L* (боковая).

Обращает на себя внимание тот факт, что в этой системе применены термины и индексы, ранее использованные в ином смысле (*L*, *I*, *U*), а также старая индексация заменена новой (*V*, *D* вместо *E* и *I*). Боковую лопасть, в понимании Ведекинда–Шиндевольфа, В. Е. Руженцев назвал умбиликальной, исходя из первичного ее приумбиликального положения у древних аммоноидей. Умбиликальная лопасть (*U*), по В. Е. Руженцеву, постепенно развивалась из омнилатеральной вследствие изменения характера оборота на ранних стадиях онтогенеза девонских агониатитов. Омнилатеральную лопасть (*O*) Руженцева, как справедливо отметил

Н. П. Луппов [34], ссылаясь на высказывания О. Шиндевольфа, следует рассматривать скорее как одно из положений латеральной (боковой) лопасти. Первую адвентивную лопасть (*A*) системы Ведекинда – Шиндевольфа В. Е. Руженцев назвал боковой *L*, а первую умбиликальную – внутренней боковой с символом *I*. Из его системы обозначений элементов лопастной линии, как отмечал Н. П. Луппов [34], «следует парадоксальный вывод: мезозойские аммоидеи, для которых впервые было введено понятие «латеральная лопасть» с символом «*L*», получившее в этом значении широкое применение в мировой палеонтологической литературе, оказались лишенными этой лопасти».

Несмотря на многочисленные критические замечания, терминологическая система и индексация элементов лопастной линии В. Е. Руженцева получила за редким исключением всеобщее признание среди палеонтологов нашей страны. Некоторые исследователи, в том числе и автор настоящей работы, принимая в основном терминологическую систему В. Е. Руженцева, пытались найти компромиссное решение этой проблемы [1, 7, 9, 10 и др.]. Полный отказ от системы В. Е. Руженцева, как считает Н. П. Луппов [34], теперь вряд ли целесообразен, поскольку большинство терминов прочно вошли в нашу палеонтологическую литературу и стали привычными для большинства исследователей аммоидей. Признание латеральной (боковой) лопасти с символом *L* и отказ от существующей трактовки этого элемента сближает системы индексации В. Е. Руженцева и Ведекинда – Шиндевольфа и сглаживает антагонизм между их сторонниками.

В качестве основных элементов лопастной линии аммоидей, по-видимому, следует рассматривать лопасти, заложенные в примасуре, так как они и только они прослеживаются в онтогенезе, не претерпевая, как правило, коренных преобразований. Эти лопасти составляют тот каркас линии, на который накладываются все последующие изменения. Следовательно, для каждой группы аммоидей того или иного возраста количество основных элементов линии будет различно: для палеозойских – две или три лопасти, для триасовых – четыре, для юрских и меловых – пять или даже шесть. Положение лопастей, заложенных в примасуре, должно быть четко зафиксировано на обороте раковины и лопасти должны быть обозначены только им одним присущими символами.

Примасуры триасовых аммоидей состоят из следующих элементов:

V – вентральная лопасть – расположена на вентральной стороне оборота, ось ее симметрии лежит на плоскости, медиально делящей сечение оборота на две равные половины;

D – дорсальная лопасть – расположена на дорсальной стороне оборота, залегает диаметрально противоположно лопасти *V*, симметрично рассекается медиальной плоскостью;

I – парная внутренняя боковая лопасть – расположена на дорсальной стороне оборота и отделена седлом *I/D* от дорсальной лопасти;

L – парная наружная боковая лопасть – расположена на боковой

поверхности оборота, отделена седлом *V/L* от вентральной лопасти и седлом *L/I* от внутренней боковой лопасти;

U – парная умбиликальная лопасть (отмечается только у представителей отряда *Arcestida*), являющаяся пятым элементом примасуры, расположена на умбиликальном шве или рядом с ним с внешней стороны оборота в вершине седла *L/I*.

У юрских и меловых аммоидей пятый элемент в примасуре является характерной особенностью настоящих аммонитов. В примасуре некоторых поздне меловых аммонитов недавно доказано присутствие шестой лопасти [35].

После становления примасуры развитие лопастной линии идет различными путями: образуются новые, адвентивные или псевдоадвентивные лопасти, линия усложняется за счет последовательного деления возникших ранее элементов. Нередко в процессе онтогенеза, чаще всего на поздних его стадиях, происходит объединение лопастей и упрощение линии.

Новые лопасти возникают на умбиликальном шве или в непосредственной близости от него. Они обозначаются символом *U* с порядковым номером сверху – U^1 , U^2 , U^3 и т. д. Изучая процесс появления новых лопастей, не всегда легко удастся установить, происходит ли появление действительно нового элемента (из седла) или усложняется старый (деление лопасти). Опыт показывает, что перед усложнением (будь то лопасть или седло) происходит своеобразная подготовка элемента: его расширение или растягивание, и уплощение. В этом случае, когда интервал такой подготовки затрагивает несколько последовательно сменяющих друг друга лопастных линий, интерпретация не составляет особой сложности. Значительно труднее выяснить все нюансы появления новой лопасти, когда новый элемент возникает на боковой стороне лопасти (седла). Интерпретация в этом случае может быть двоякой и для окончательного решения вопроса необходимо привлечение дополнительного материала.

Новые лопасти, появляющиеся в вершине седла I_v/I_d , возникшего в результате деления внутренней боковой лопасти *I*, обозначаются индексами I^1 , I^2 , I^3 и т. д. Также обозначаются лопасти, последовательно возникающие в вершине седла *I/D* на внутренней стороне оборота, например у *Proarcestes korchinskajae* Vavilov [10] (см. рис. 45).

Новые лопасти в процессе развития раковины претерпевают существенные преобразования, которые характеризуются своими специфическими чертами, индивидуальными для различных групп аммоидей. Главная особенность дальнейших преобразований лопастной линии у триасовых аммоидей – последовательное смещение возникающих новых лопастей относительно центра образования, т. е. умбиликального шва. Анализ особенностей развития лопастных линий аммоидей (способов возникновения новых лопастей, характера их смещения и преобразования) позволяет выделять несколько основных типов их развития, объединяющих крупные группировки аммоидей подотрядного ранга.

Адвентивные лопасти, согласно морфологической терминологии, возникают либо как вторичные лопасти в результате деления первого бокового седла между лопастями V и L , либо в срединном седле вентральной лопасти V . Ф. Нетлинг (1905 г.) и П. Ведекинд (1916, 1918 гг.) ограничили значение этого термина только лопастями, возникающими при делении наружного седла V/L . В этом же значении адвентивные лопасти (A) вошли в систему О. Шиндевольфа. Лопасты, которые появляются в срединном седле, т. е. усложняющие вентральную лопасть, Ф. Нетлинг предложил называть псевдоадвентивными лопастями без собственного индекса.

Н. Сильберлинг и К. Никольс [76], описывая лопастные линии *Longobardites* из анизийских отложений Невады, указали на присутствие у них «псевдоадвентивных» лопастей. Однако вентральные лопасти линий этих аммоноидей не имеют никаких дополнительных элементов и употребление термина «псевдоадвентивная» для обозначения первой умбиликальной лопасти (L_2 по Н. Сильберлингу и К. Никольсу), на том основании, что она в процессе развития становится глубже боковой, вносит только путаницу в терминологию элементов линии.

На средних и поздних стадиях онтогенеза лопастных линий у некоторых триасовых родов, таких как *Ptychites*, *Aristoptychites* и др., в вершинах седел появляются лопасти, которые нельзя трактовать как адвентивные или псевдоадвентивные. Такие лопасти, которые усложняют вершины седел, расположенных в средней части линии как на внешней, так и на внутренней стороне оборота, предлагается называть дополнительными и обозначать индексом Z (от *zuschlages* ... — нем. — дополнительный, добавочный).

Усложнение элементов в процессе онтогенеза может затрагивать любую часть лопастной линии, но не седло, расположенное на умбиликальном шве. Под усложнением элемента обычно подразумевается его деление. Индекс лопасти, претерпевшей раздвоение, обычно заключается в скобки ($U_1^1 U_1^1$) или ($U_2^2 U_2^2$) и т. д. Некоторые авторы индексируют разделившиеся лопасти следующим образом: $U_1 U_2$ или I_1, I_2 . Это представляется неудачным, так как содержит элемент последовательности, а не одновременности. В том случае, когда в процессе онтогенеза происходит последовательное смещение частей преобразованной лопасти на внешнюю и внутреннюю стороны оборота, следует применить индексы $U_1^1 U_2^2$, $U_2^2 U_1^1$ или $I_1 I_2$. У таких триасовых родов, как *Ussurites*, *Indigirophyllites*, *Discophyllites*, одна из характерных черт строения их лопастной линии — значительное усложнение умбиликальной части линии, когда в результате многократного деления появляется до десяти новых лопастей (см. рис. 41, 42). В случаях, когда невозможно проследить последовательность возникновения мелких лопастей в приумбиликальной части линии, нередко используется термин сутуральная или ауксилиарная лопасть. Последний термин успешно применяет Ю. Д. Захаров [25], различая следующие градации по степени расчлененности умбиликального отрезка линии — mS, S и SS . Названия — сутурная или ауксилиарная лопасти отражают специфический способ возникновения

лопастей в приумбиликальной части оборота путем симметричного деления относительно шва ранее образовавшихся умбиликальных лопастей.

Объединение ранее возникших лопастей у триасовых аммоноидей отмечается довольно редко и происходит чаще всего на поздних стадиях онтогенеза. Объединившиеся лопасти следует заключать в квадратные скобки. Так например, у *Parapopanoceras medium* McLearn (см. рис. 30) лопасти U^9 и U^{10} объединяются и конечная формула линии имеет следующий вид — $(V_1 V_1) LU^1 U^3 U^5 (U_1^7 U_1^7) : [U^9 U^{10}] : U^8 U^6 U^4 U^2 I (D_1 D_1)$. Многочисленные примеры объединения лопастей у меловых аммоноидей приведены в работе И. А. Михайловой [35].

Исчезновение ранее возникших лопастей у триасовых аммоноидей также встречается довольно редко. Собственно говоря, эти два понятия «объединение» и «исчезновение» неразрывно связаны между собой: объединение элементов неизменно ведет к исчезновению одного из них. Так, например, у *Proarcestes korchinskajae* Vavilov возникающая на ранних стадиях онтогенеза адвентивная лопасть A довольно быстро превращается в зубец вентральной лопасти и исчезает. Исчезнувшую лопасть следует сохранить в генетической формуле, заключив ее индекс в квадратные скобки (см. рис. 43).

2.2.3. ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ЛОПАСТНЫХ ЛИНИЙ БОРЕАЛЬНЫХ СРЕДНЕТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ

Онтогенетические изменения лопастной линии аммоноидей уже давно привлекали внимание исследователей, искавших надежную основу для своих филогенетических построений. До недавнего времени немногочисленные фактические данные о развитии лопастных линий триасовых аммоноидей можно было почерпнуть из работ В. Бранко (1879 г.), Ф. Нетлинга (1905 г.), Дж. П. Смита, А. Хайэтта (1905 г.), О. Шиндевольфа (1929, 1931 гг.) и Л. Спэта [78, 79]. За последние 20 лет интерес к подобным исследованиям значительно возрос и в результате кропотливых исследований многих авторов [1, 7, 9, 11, 17, 25, 50, 53, 54, 75, 90 и др.] было получено много интересных данных по онтогенезу лопастных линий раннетриасовых и в меньшей степени средне- и познетриасовых аммоноидей.

В настоящее время характер онтогенетических изменений лопастных линий аммоноидей рассматривается большинством исследователей как важнейший признак при выделении крупных таксономических категорий (подотрядов, надсемейств, семейств) и выяснении их возможных филогенетических связей. Ниже приводятся результаты изучения онтогенетического развития лопастных линий средне- и отчасти познетриасовых аммоноидей Северо-Восточной Азии.

Семейство Longobarditidae Spath, 1951

Характер развития лопастной линии представителей семейства изучен у нескольких видов следующих родов: *Grambergia*, *Lenotropites*, *Arctohungarites*, *Czekanowskites*, *Stannakhites* и *Longobardites*, широко распространенных в анизийских отложениях Северо-Восточной Азии [7, 10, 54].

У всех представителей этого семейства тип развития лопастной линии одинаков: лопасти, возникающие на умбиликальном шве или в непосредственной близости от него, в процессе онтогенеза претерпевают двустороннее смещение: четные лопасти переходят на внешнюю сторону фрагмокона, нечетные — на внутреннюю. Первая линия у всех изученных видов латисселятного типа, вторая линия — четырехлопастная.

Онтогенетическое развитие лопастной линии *Grambergia* изучено по двум экземплярам *G. taimyrensis* Porow (табл. I, фиг. 1, 2, рис. 10), отобранных из нижнеанизийских (зона taimyrensis) отложений Восточного Таймыра. При $B = 0,5$ мм и $Ш = 0,8$ мм (1, 2 оборота) линия четырехлопастная (см. рис. 10). При $B = 0,7$ мм и $Ш = 1,1$ мм (2 оборота) линия пятилопастная VLU^1ID . При $B = 0,95$ мм и $Ш = 1,5$ мм (2,5 оборота) на шве с внешней стороны появляется лопасть U^2 . Вентральная лопасть раздваивается. При $B = 1,7$ мм и $Ш = 2,4$ мм (3,3 оборота) на внутренней стороне у шва возникает лопасть U^3 . При $B = 2,6$ мм и $Ш = 2,8$ мм (3,7 оборота) на шве появляется лопасть U^4 . Дорсальная лопасть раздваивается. При $B = 3,2$ мм и $Ш = 3$ мм (3,7 оборота) у шва с внутренней стороны возникает лопасть U^5 . В основании главных лопастей появляются зубчики. При $B = 7$ мм и $Ш = 4$ мм (4,3 оборота) с внешней стороны оборота появляется лопасть U^6 ; почти все лопасти зазубрены в основании. При $B = 14$ мм и $Ш = 6$ мм (пять оборотов) на шве располагается лопасть U^7 , которая при $B = 16,5$ мм и $Ш = 8$ мм (5,2 оборота) смещается на внутреннюю сторону, а с внешней стороны у шва появляется лопасть U^8 . Взрослая раковина имеет следующую формулу лопастной линии ($V_1 V_1$) $LU^1 U^2 U^4 U^6 U^8$: $U^7 U^5 U^3 I (D_1 D_1)$.

Развитие лопастной линии *Lenotropites* рассматривается на примере *L. boskhoensis* Ark. (табл. I, фиг. 3, 4, рис. 11) и *Lenotropites* sp. (рис. 12) из нижнеанизийских отложений (зона tardus) Северного Хараулаха и Восточного Таймыра.

В середине второго оборота, при $B = 0,5$ мм и $Ш = 0,8$ мм линия *L. boskhoensis* Ark. пятилопастная $VLU^1:ID$. При $B = 1,1$ мм и $Ш = 1,6$ мм (2,7 оборота) на шве появляется лопасть U^2 . Ее возникновение хорошо заметно у *Lenotropites* sp. на последовательных умбиликальных отрезках линии (см. рис. 12, в, г, д). При $B = 1,2$ мм и $Ш = 2,1$ мм (третий оборот) лопасть U^2 у *L. boskhoensis* смещается на внешнюю сторону оборота, а на шве появляется лопасть U^3 , которая при $B = 1,8$ мм и $Ш = 3,0$ мм (3,6 оборота) смещается на внутреннюю сторону. При $B = 2,0$ мм и $Ш = 3,6$ мм (3,7 оборота) на шве возникает лопасть U^4 , которая в дальнейшем перемещается на внешнюю сторону оборота. При $B = 3,5$ мм и $Ш = 6,5$ мм (4,2 оборота) линия становится

Рис. 10. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Grambergia taimyrensis* Porow, экз. 27/831.

а — при $B = 0,5$ мм и $Ш = 0,8$ мм (1,2 оборота, $\times 20$); б — при $B = 0,7$ мм и $Ш = 1,1$ мм (2 оборота, $\times 20$); в — при $B = 0,95$ мм и $Ш = 1,5$ мм (2,5 оборота, $\times 20$); г — при $B = 2,4$ мм и $Ш = 2,3$ мм (3,5 оборота, $\times 15$); д — при $B = 3,4$ мм и $Ш = 3$ мм (3,9 оборота, $\times 15$); е — при $B = 7$ мм и $Ш = 4$ мм (4,3 оборота, $\times 10$); ж — при $B = 14$ мм и $Ш = 6$ мм (пять оборотов, $\times 7$); з — при $B = 30$ мм и $Ш = 10$ мм (5,7 оборота, $\times 3$); Восточный Таймыр, мыс Цветкова, анизийский ярус, зона taimyrensis

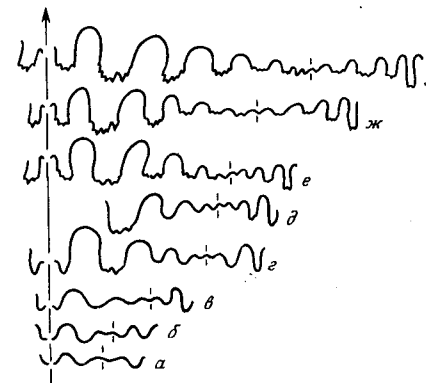


Рис. 11. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Lenotropites boskhoensis* Arkadiev, экз. 22/831.

а — при $B = 0,5$ мм и $Ш = 0,8$ мм (1,7 оборота, $\times 12,5$); б — при $B = 1,1$ мм и $Ш = 1,6$ мм (2,7 оборота, $\times 8$); в — при $B = 1,2$ мм и $Ш = 2,1$ мм (3 оборота, $\times 8$); г — при $B = 1,8$ мм и $Ш = 3$ мм (3,6 оборота, $\times 8$); д — при $B = 2$ мм и $Ш = 3,6$ мм (3,7 оборота, $\times 8$); е — при $B = 3,5$ мм и $Ш = 6,5$ мм (4,2 оборота, $\times 6$); хр. Хараулах, руч. Артист-Агатын-Юреге; анизийский ярус, зона tardus

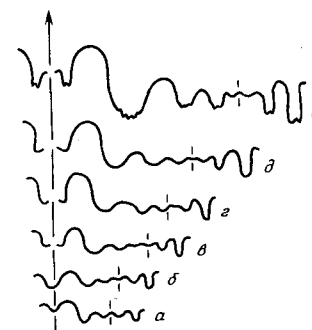
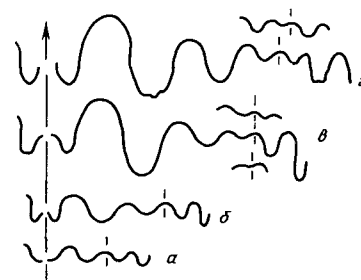


Рис. 12. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Lenotropites* sp., экз. 87/315.

а — при $B = 0,6$ мм (1,5 оборота, $\times 20$); б — при $B = 1,1$ мм (2,2 оборота, $\times 20$); в — при $B = 2,2$ мм (2,8–3,1 оборота, три последовательные линии, $\times 20$); г — при $B = 2,4$ мм (3,3 оборота, $\times 20$); низовье р. Оленек, г. Туора-Хая, анизийский ярус, зона tardus



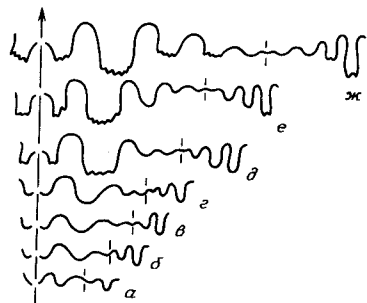


Рис. 13. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Arctohungarites involutus* (Kipar.), экз. 29/831:

а-при $B = 0,75$ мм и $Ш = 0,9$ мм (1,5 оборота, $\times 25$); б-при $B = 0,9$ мм и $Ш = 1,3$ мм (2 оборота, $\times 25$); в-при $B = 1,25$ мм и $Ш = 1,6$ мм (2,2 оборота, $\times 25$); г-при $B = 1,5$ мм и $Ш = 1,7$ мм (2,6 оборота, $\times 20$); д-при $B = 2,8$ мм и $Ш = 2,2$ мм (3,1 оборота, $\times 15$); е-при $B = 5$ мм и $Ш = 3,6$ мм (3,4 оборота, $\times 10$); ж-при $B = 11,5$ мм и $Ш = 6,8$ мм (4,5 оборота, $\times 6,5$); хр. Хараулах, р. Артист-Агатын-Юреге, анизийский ярус, зона tardus

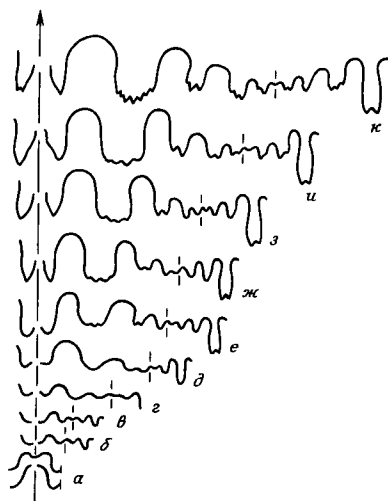


Рис. 14. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Arctohungarites evolutus* Vavilov, экз. 6/831.

а-просутира и примасутира на внешней стороне оборота ($\times 40$); б-при $B = 0,55$ мм и $Ш = 0,8$ мм (0,8–1,2 оборота, $\times 20$); в-при $B = 0,8$ мм и $Ш = 1$ мм (1,5 оборота, $\times 20$); г-при $B = 1,1$ мм и $Ш = 1,5$ мм (2 оборота, $\times 20$); д-при $B = 1,5$ мм и $Ш = 2$ мм (2,5 оборота, $\times 20$); е-при $B = 2,2$ мм и $Ш = 2,6$ мм (третий оборот, $\times 20$); ж-при $B = 3$ мм и $Ш = 3,2$ мм (3,5 оборота, $\times 14$); з-при $B = 3,4$ мм и $Ш = 3,6$ мм (3,8 оборота, $\times 12$); и-при $B = 4,2$ мм и $Ш = 4$ мм (4,5 оборота, $\times 10$); к-при $B = 10,5$ мм и $Ш = 8$ мм (5,5 оборота, $\times 6$); хр. Хараулах, р. Даркы; анизийский ярус, зона kharaulakhensis

девятилопастной $-(V_1 V_1) LU^1 U^2 U^4 : U^5 U^3 I (D_1 D_1)$. На пятом обороте, при $B = 9,5$ мм у шва с внешней стороны появляется лопасть U^6 . Формула лопастной линии становится $(V_1 V_1) LU^1 U^2 U^4 U^6 : U^5 U^3 I \times (D_1 D_1)$. У *Lenotropites* sp. развитие лопастной линии заканчивается появлением лопасти на четвертом обороте, далее следует усложнение образовавшихся ранее лопастей. Формула лопастной линии *Lenotropites* sp. на пятом обороте $-(V_1 V_1) LU^1 U^2 U^4 : U^3 I (D_1 D_1)$.

Развитие лопастной линии *Arctohungarites* рассмотрено на примере двух видов: *A. involutus* (Kipar.) (табл. I, фиг. 7, рис. 13) и *A. evolutus* Vavilov (табл. II, фиг. 1, рис. 14), происходящих соответственно из зон tardus и kharaulakhensis анизийского яруса хр. Хараулах.

У *A. involutus* на первых 1,5 оборота при $B = 0,75$ мм и $Ш = 0,9$ мм лопастная линия состоит из четырех элементов $VL:ID$ вентральная

лопасть с уплощенным основанием, седло L/I низкое и растянутое. На стадии второго оборота около шва с внешней стороны появляется лопасть U^1 . Вентральная лопасть становится двураздельной. При $B = 1,25$ мм и $Ш = 1,6$ мм (2,2 оборота) на шве с внешней стороны в вершине седла U^1/I возникает лопасть U^2 . При $B = 1,5$ мм и $Ш = 1,7$ мм (2,6 оборота) лопасть U^2 смещается на внешнюю сторону оборота, а с внутренней стороны у шва возникает лопасть U^3 ; дорсальная лопасть раздваивается, в основании боковой лопасти появляются зубчики. При $B = 2,8$ мм и $Ш = 2,2$ мм (3,1 оборота) формула лопастной линии $-(V_1 V_1) LU^1 U^2 : U^4 : U^3 I (D_1 D_1)$. При $B = 5$ мм и $Ш = 3,6$ мм (3,4 оборота) лопасть U^4 оказывается смещенной на внешнюю сторону оборота, а с внутренней стороны у шва располагается лопасть U^5 . При $B = 11,5$ мм и $Ш = 6,8$ мм (4,5 оборота) на шве намечается лопасть U^6 . Главные лопасти в основании несут мелкие зубчики, седла слабо головчатые с округленными вершинами. Формула лопастной линии на этой стадии: $(V_1 V_1) LU^1 U^2 U^4 U^6 : U^5 U^3 (D_1 D_1)$.

Примасутира *A. evolutus* Vavilov четырехлопастная, такое же количество лопастей сохраняется до 1,2 оборота при $B = 0,55$ мм и $Ш = 0,8$ мм. При $B = 0,8$ мм и $Ш = 1$ мм (1,5 оборота) на внешней стороне у шва наблюдается лопасть U^1 , появившаяся, вероятно, несколько ранее (на 1,4 оборота). Лопасть U^2 возникает в самом конце второго оборота при $B = 1,1$ мм и $Ш = 1,5$ мм и постепенно смещается на внешнюю сторону раковины. Вентральная лопасть на этой стадии становится двураздельной. При $B = 1,5$ мм и $Ш = 2$ мм (2,5 оборота) у шва появляется лопасть U^3 . При $B = 2,2$ мм и $Ш = 2,6$ мм (третий оборот) на шве возникает лопасть U^4 , которая переходит на внешнюю сторону оборота. Вентральная и дорсальная лопасти четко двураздельные. В основании боковой лопасти появляются зубчики. Седла начинают расти в высоту. В конце третьего оборота при $B = 3,4$ мм и $Ш = 3,6$ мм на внутренней стороне раковины у шва появляется лопасть U^5 . В середине оборота, при $B = 10,5$ мм и $Ш = 8$ мм на шве возникает лопасть U^6 , которая затем переходит на внешнюю сторону раковины. Лопастная линия взрослой раковины состоит из 10 лопастей. Вентральная лопасть двураздельная с остроконечными асимметричными крыльями. Боковая лопасть глубокая и широкая с округленным, зубчатым основанием. Седла значительно шире лопастей (кроме боковой). Дорсальная лопасть глубокая, узкая, двураздельная. Формула лопастной линии: $(V_1 V_1) LU^1 U^2 U^4 U^6 : U^5 U^3 I (D_1 D_1)$.

Особенности развития лопастной линии *Czekanowskites* установлены на примере линии *C. tumefactus* Vavilov (табл. III, фиг. 6, рис. 15) и *C. decipiens* (Mojs.) (рис. 16), происходящих соответственно из зон tardus и decipiens Восточного Таймыра.

Развитие лопастной линии *C. tumefactus* Vavilov [7] удалось наблюдать начиная с 3,5 оборота фрагмента. На этой стадии при $B = 1,5$ мм и $Ш = 2,8$ мм вентральная лопасть двураздельная, боковая — неглубокая, пологих очертаний, лопасти U^1 и U^2 расположены на внешней стороне оборота, лопасть U^3 — на внутренней. При $B = 1,75$ мм

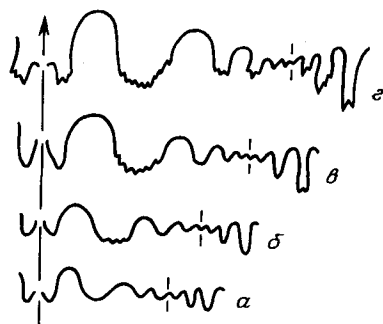


Рис. 15. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Czekanowskites tumefactus* Vavilov, экз. 12/820, голотип:

а — при $B = 1,5$ мм и $Ш = 2,8$ мм (3,5 оборота, $\times 18$); б — при $B = 1,75$ мм и $Ш = 3,8$ мм (4,1 оборота, $\times 16$); в — при $B = 3$ мм и $Ш = 6$ мм (4,8 оборота, $\times 16$); г — при $B = 5$ мм и $Ш = 13$ мм (5,5 оборота, $\times 7,5$); Восточный Таймыр, мыс Цветкова; анизийский ярус, зона tardus

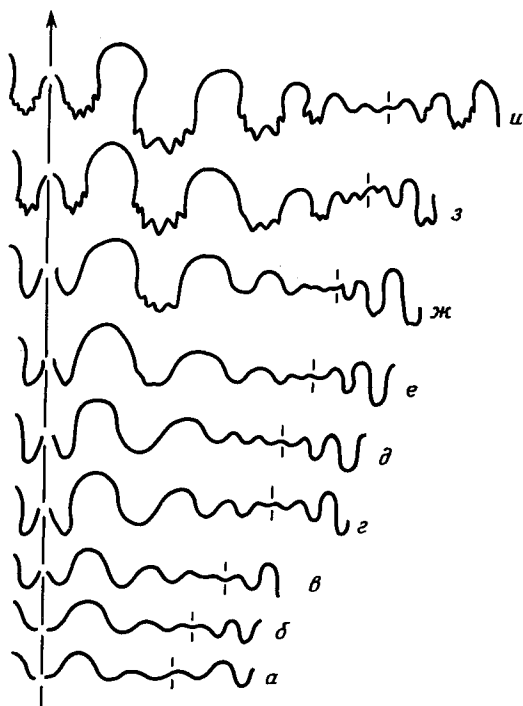


Рис. 16. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Czekanowskites decipiens* (Mojs.), экз. 34/831.

а — при $B = 0,57$ мм и $Ш = 0,85$ мм (1,5 оборота, $\times 35$); б — при $B = 0,75$ мм и $Ш = 0,95$ мм (2,1 оборота, $\times 30$); в — при $B = 1,75$ мм и $Ш = 2,1$ мм (3,3 оборота, $\times 17$); г — при $B = 2,5$ мм и $Ш = 3,5$ мм (3,9 оборота, $\times 13$); д — при $B = 2,8$ мм и $Ш = 4$ мм (4,1 оборота, $\times 12$); е — при $B = 3,2$ мм и $Ш = 5,4$ мм (4,3 оборота, $\times 10$); ж — при $B = 3,5$ мм и $Ш = 6$ мм (4,6 оборота, $\times 8$); з — при $B = 6,5$ мм и $Ш = 10$ мм (5,2 оборота, $\times 7$); и — при $B = 12$ мм и $Ш = 14$ мм (5,8 оборота, $\times 5$); Восточный Таймыр, мыс Цветкова; анизийский ярус, зона decipiens

и $Ш = 3,8$ мм (4,1 оборота) на шве образуется лопасть U^4 , которая при $B = 2,2$ мм сдвигается на внешнюю сторону оборота. При $B = 3$ мм и $Ш = 6$ мм (4,8 оборота) на шве возникает лопасть U^5 . При $B = 5-7$ мм и $Ш = 13-15$ мм (5,5-6 оборотов) линия состоит из 9 лопастей: $(V_1 V_1) LU^1 U^2 U^4 : U^5 U^3 I (D_1 D_1)$.

Просутура *C. decipiens* (Mojs.) ангустиселлятивного типа, примасутура очевидно четырехлопастная. При $B = 0,75$ мм и $Ш = 0,85$ мм (1,5 оборота) линия пятилопастная — $(V_1 V_1) LU^1 : ID$. При $B = 0,75$ мм и $Ш = 0,95$ мм (2,1 оборота) на шве возникает лопасть U^2 , вентральная лопасть приобретает уплощенное основание. При $B = 1,75$ мм и $Ш = 2,1$ мм (3,3 оборота) вентральная лопасть двураздельная; на шве появляется лопасть U^3 , лопасть U^2 переходит на внешнюю сторону фрагмокона. При $B = 2,5$ мм и $Ш = 3,5$ мм (3,9 оборота) лопасть U^3 смещается на внутреннюю сторону оборота, а около шва с внешней стороны появляется лопасть U^4 . При $B = 3,2$ мм и $Ш = 5,4$ мм (4,3 оборота) лопасть U^4 начинает делиться; у дорсальной лопасти уплощается основание. При $B = 3,5$ мм и $Ш = 6$ мм (4,6 оборота) на шве возникает лопасть U^5 . Формула лопастной линии на этой стадии представляется в следующем виде: $(V_1 V_1) LU^1 U^2 (U_1^4 U_1^4) : U^5 U^3 I (D_1 D_1)$. При $B = 6,5$ мм и $Ш = 10$ мм (5,2 оборота) лопасть U^5 переходит на внутреннюю сторону оборота, дорсальная лопасть приобретает раздвоенное основание. При $B = 12$ мм и $Ш = 14$ мм (5,8 оборота) формула лопастной линии следующая: $(V_1 V_1) LU^1 V^1 (U_1^4) (U_1^4) : V^5 U^3 I (D_1 D_1)$.

Развитие лопастной линии *Czekanowskites* отличается от *Arctohungarites* тем, что у *Czekanowskites* умбиликальные лопасти, начиная с U^3 , появляются позже: на 0,5 оборота — U^3 , на первом обороте — U^4 и на 1,5 оборота — U^5 .

Развитие лопастной линии *Stannakhites singularis* Vavilov (табл. II, фиг. 6, 7, рис. 17), являющегося боковым ответвлением от *Czekanowskites*, подчиняется общим закономерностям развития линии, установленным у представителей семейства Longobarditidae. Ранее [7] схема онтогенеза лопастной линии *Stannakhites* была неправильно интерпретирована, что привело к отнесению этого рода к данубитидам. Примасутура *S. singularis* Vavilov, вероятно, четырехлопастная. При $B = 0,6$ мм и $Ш = 0,7$ мм (1,6 оборота) линия пятилопастная: вентральная лопасть разделена очень низким срединным седлом на две ветви, боковая лопасть широкая, мелкая; на умбиликальном шве располагается лопасть U^1 .

На стадии 2,4 оборота на умбиликальном шве появляется широкая и неглубокая лопасть U^2 . При $B = 1,2$ мм и $Ш = 1,4$ мм (2,8 оборота) лопасть U^2 сдвигается на внешнюю сторону оборота, а около шва с внутренней стороны появляется лопасть U^3 . При $B = 1,5$ мм и $Ш = 1,7$ мм (3,2 оборота) дорсальная и внутренняя боковая лопасти становятся глубже и приостряются в основании. Седло I/D становится высоким и узким. При $B = 2,8$ мм и $Ш = 3$ мм (4,2 оборота) на умбиликальном шве возникает лопасть U^4 . Главные лопасти зазубриваются в основании. Дорсальная лопасть становится двураздельной, но

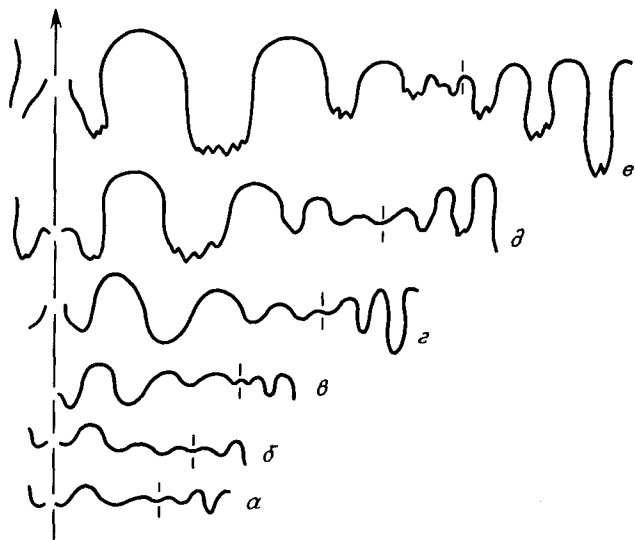


Рис. 17. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Stannakhites singularis* Vavilov, экз. 27/820.

а-при $B = 0,6$ мм и $III = 0,7$ мм (1,6 оборота, $\times 35$); б-при $B = 0,8$ мм и $III = 1$ мм (2,4 оборота, $\times 35$); в-при $B = 1,1$ мм и $III = 1,4$ мм (2,8 оборота, $\times 25$); г-при $B = 1,5$ мм и $III = 1,7$ мм (3,2 оборота, $\times 20$); д-при $B = 2,8$ мм и $III = 3$ мм (4,2 оборота, $\times 15$); е-при $B = 4,5$ мм и $III = 5$ мм (4,8 оборота, $\times 12$); побережье Оленекского залива, пос. Станнах-Хочо; анизийский ярус, зона kharaulakhensis

срединное седло в ее основании очень узкое и низкое. Линия раковины в 4,8 оборота восьмилоспая: седла широкие с широкими округленными сводами, на внутренней части линии седла довольно узкие, вытянутые в высоту. Вентральная лопасть двураздельная с узкими слабозазубренными крыльями, дорсальная лопасть глубокая, узкая, разделена на две ветви очень узким, низким седлом. Формула лопастной линии на этой стадии развития $(V_1 V_1) LU^1 U^2 U^4 : U^3 I (D_1 D_1)$.

На поздних стадиях онтогенеза, при $B = 10$ мм, происходит слияние лопастей U^2 и U^4 в одну интенсивно зазубренную лопасть. Формула лопастной линии представляется в следующем виде: $(V_1 V_1) LU^1 \times [U^2 U^4] : U^3 I (D_1 D_1)$.

Развитие лопастной линии *Longobardites* (табл. IV, фиг. 1, 2, 4) изучено по двум экземплярам из верхнеанизийских отложений Северного Хараулаха (зоны nevanus и spectori).

Лопастная линия *L. (Intornites) nevanus* Hyatt et Smith в конце первого-начале второго оборота пятилопастная $VL:U:ID$ (рис. 18). В конце второго оборота на дорсальной стороне седла U^1/I около шва возникает лопасть U^2 . Основание вентральной лопасти уплощается. В середине третьего оборота лопасть U^2 смещается на внешнюю

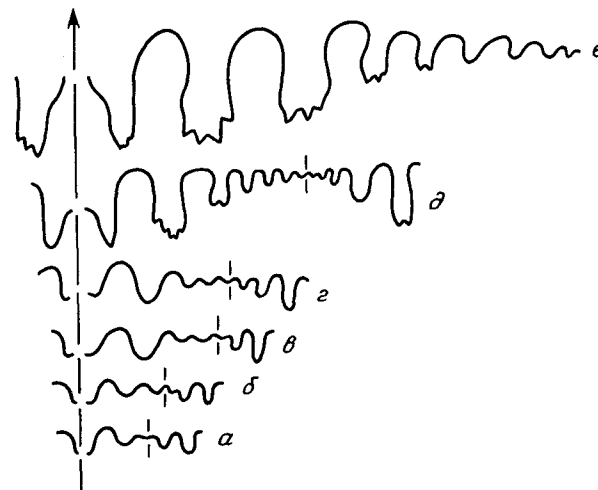


Рис. 18. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Longobardites (Intornites) nevanus* Hyatt et Smith, экз. 10/321.

а-конец первого-начало второго оборота ($\times 25$); б-конец второго оборота ($\times 20$); в-середина третьего оборота ($\times 13$); г-конец третьего оборота ($\times 10$); д-при $B = 3,7$ мм (конец четвертого-начало пятого оборота, $\times 10$); е-при $B = 8,5$ мм (конец пятого оборота, $\times 10$); хр. Хараулах, бассейн р. Кендей; анизийский ярус, зона nevanus

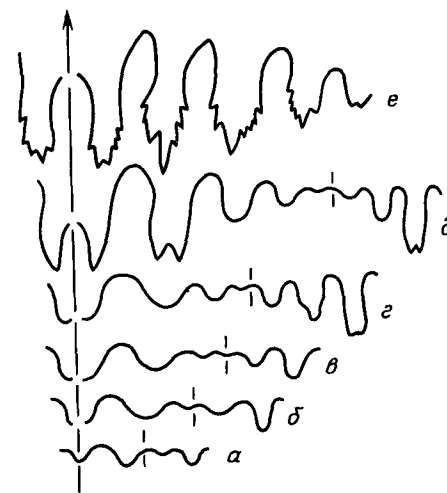


Рис. 19. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Longobardites (Intornites) nevanus* Hyatt et Smith, экз. 15/321:

а-начало первого оборота ($\times 40$); б-начало второго оборота ($\times 40$); в-начало третьего оборота ($\times 30$); г-конец третьего оборота ($\times 25$); д-при $B = 3,8$ мм (середина четвертого оборота, $\times 15$); е-при $B = 13 ?$ мм (пятый оборот, $\times 6$); хр. Хараулах, р. Някучан; анизийский ярус, зона spectori

сторону, а на шве появляется лопасть U^3 . Боковая лопасть углубляется, вентральная становится двураздельной. В конце третьего оборота линия восьмилопастная: лопасть U^3 переходит на внутреннюю сторону, а на шве возникает лопасть U^4 . Формула лопастной линии на этой стадии — $(V_1 V_1) LU^1 U^2 U^4 : U^3 I D_1$. На четвертом обороте происходит значительное и быстрое усложнение линии — возникает четыре новых лопасти, смещение которых относительно центра образования придерживается ранее установленного порядка: четные лопасти переходят на внешнюю сторону оборота, нечетные — на внутреннюю. К концу четвертого — началу пятого оборота лопастная линия состоит из 12 элементов — $(V_1 V_1) LU^1 U^2 U^4 U^6 U^8 : U^7 U^5 U^3 I (D_1 D_1)$. В основании боковой и первой умбиликальной лопастей появляются зубчики. В конце пятого оборота при $B = 8,5$ мм внешний отрезок линии включает не менее 12 лопастей. Главные лопасти зазубрены в основании, седла высокие, филлоидные. Формула лопастной линии на этой стадии $(V_1 V_1) LU^1 U^2 U^4 U^6 U^8 U^{10} \times U^{12} \dots U^{11} U^9 U^7 U^5 U^3 I (D_1 D_1)$.

Лопастная линия *L. (I) nevadanus* Hyatt et Smith (экз. 15/321, зона spectori) в начале первого оборота четырехлопастная — $VL : ID$ (рис. 19). В начале второго оборота на умбиликальном шве появляется лопасть U^1 . В начале третьего оборота лопасть U^1 смещена на внешнюю сторону оборота, а на шве возникает лопасть U^2 . Основание вентральной лопасти уплощается. В конце третьего оборота лопасть U^2 смещается на внешнюю сторону, вентральная лопасть разделяется невысоким седлом на две ветви. В середине четвертого оборота при $B = 3,8$ мм линия восьмилопастная — $(V_1 V_1) LU^1 U^2 U^4 : U^3 I (D_1 D_1)$. В конце пятого оборота при $B = 13?$ мм на сохранившемся отрезке линии все лопасти мелко зазубрены в основании и по боковым стенкам, седла узкие, филлоидные.

Семейство Nathorstitidae Spath, 1951

Развитие лопастной линии изучено у трех видов, сменяющих друг друга в вертикальном разрезе ладинских отложений: *Tsvetkovites dolioliformis* Vavilov et Korchinskaja (зона omolojensis), *Indigirites krugi* Porow (зона krugi), *Nathorstites mcconnelli* (Whit.) (зона mcconnelli), [10. 53, 54].

Лопастная линия *Tsvetkovites* (табл. V, фиг. 4, 5, рис. 20) в своем развитии подчиняется той же закономерности, что и представители семейства Longobarditidae, с которыми этот род связан филогенетически: четные умбиликальные лопасти переходят на внешнюю сторону оборотов, нечетные — на внутреннюю. Как показало изучение экземпляров 2/799 и 9/799 (см. рис. 20), *Tsvetkovites* имеет четырехлопастную примасутуру. Лопасть U^1 появляется на стадии 1,5 оборота фрагмокона, лопасть U^2 — в начале третьего оборота. На этой стадии развития вентральная лопасть раздваивается. Лопасть U^3 возникает на умбиликальном шве на стадии 3,4 оборота, к концу четвертого оборота она перемещается на внутреннюю сторону. На этой стадии в вершине седла

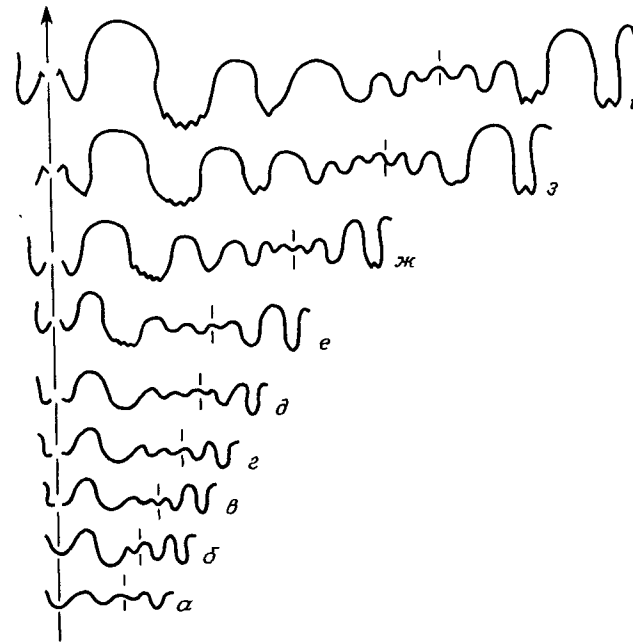


Рис. 20. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Tsvetkovites dolioliformis* Vavilov et Korch.

a — экз. 2/799; *з*, *и* — экз. 9/799. *a* — примасура ($\times 20$); *б* — при $B = 0,65$ мм и $Ш = 1$ мм (1,5 оборота, $\times 20$); *в* — при $B = 0,75$ мм и $Ш = 1,4$ мм (2,2 оборота, $\times 18$); *г* — при $B = 1$ мм и $Ш = 2,3$ мм (2,9 оборота, $\times 12$); *д* — при $B = 1,2$ мм и $Ш = 2,5$ мм (3,4 оборота, $\times 12$); *е* — при $B = 2$ мм и $Ш = 3$ мм (3,7 оборота, $\times 12$); *ж* — при $B = 2,5$ мм и $Ш = 4$ мм (4,4 оборота, $\times 12$); *з* — при $B = 2,8$ мм и $Ш = 5,5$ мм (4,6 оборота, $\times 8$); *и* — при $B = 3,5$ мм и $Ш = 6,4$ мм (4,9 оборота, $\times 6$); Восточный Таймыр, мыс Цветкова; ладинский ярус, зона omolojensis

U^2/U^3 намечается лопасть U^4 . Дорсальная лопасть становится двураздельной. В середине пятого оборота лопасть U^4 смещается на внешнюю сторону, а на умбиликальном шве фиксируется лопасть U^5 . На стадии 4,6 оборота ($B = 2,8$ мм, $Ш = 5,5$ мм) лопасть смещается на внутреннюю часть оборота, а на внешней части около шва возникает лопасть U^6 . Формула лопастной линии взрослой раковины (4,9 оборота, $B = 3,5$ мм, $Ш = 6,4$ мм) имеет следующий вид: $(V_1 V_1) LU^1 U^2 U^4 U^6 : U^5 U^3 I (D_1 D_1)$.

Примасура *Indigirites krugi* Porow латиселлатного типа, примасура — четырехлопастная, в своей внешней части состоящая из неглубоких вентральной и широкой боковой лопасти (табл. V, фиг. 1, 3, рис. 21). При $B = 0,55$ мм и $Ш = 1$ мм (0,8–1,1 оборот) линия пятилопастная — $VL U^1 : ID$. Лопасть U^1 , образовавшаяся в вершине седла L/I , располо-

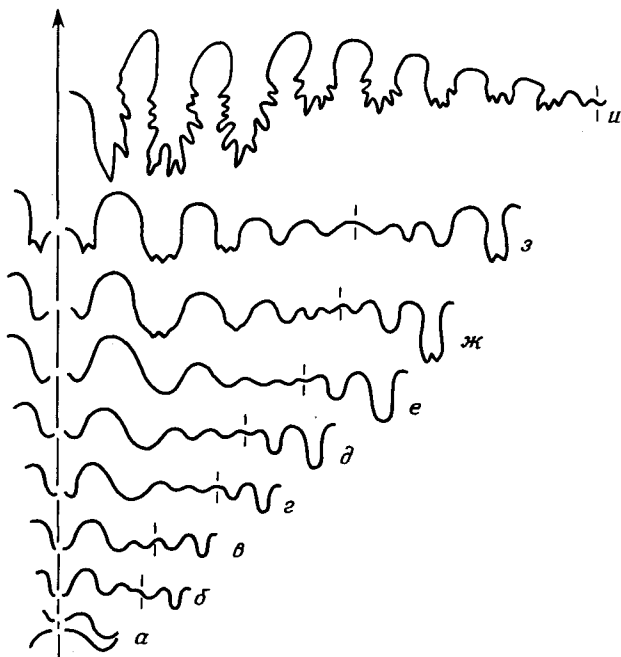


Рис. 21. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Indigirites krugi* Popow, экз. 25/312.

а — при $B = 0,55$ мм и $Ш = 1$ мм (0,8–1,2 оборота, $\times 17$); б — при $B = 0,75$ мм и $Ш = 1,5$ мм (1,8–2,2 оборота, $\times 12$); в — при $B = 1,1$ мм и $Ш = 2,3$ мм (2,5–2,8 оборота, $\times 12$); г — при $B = 1,3$ мм и $Ш = 2,8$ мм (третий оборот, $\times 12$); д — при $B = 1,6$ мм и $Ш = 3,6$ мм (3,2 оборота, $\times 12$); е — при $B = 2,5$ мм и $Ш = 5$ мм (3,5 оборота, $\times 8$); ж — при $B = 3$ мм и $Ш = 5,5$ мм (3,8–4,0 оборота, $\times 6$); з — при $B = 17,5$ мм и $Ш = 9,5$ мм (4,5–5 оборотов, $\times 4$); и — при $B = 24,3$ мм и $Ш = 14$ мм (7–8 оборотов); побережье Оленекского залива, мыс Тумул; ладинский ярус, зона *krugi*

жена у шва на наружной стороне оборота. При $B = 0,75$ мм и $Ш = 1,5$ мм (1,8–2,2 оборота) лопасть I смещается на внутреннюю сторону раковины. При $B = 1,1$ мм и $Ш = 2,3$ мм (2,8 оборота) вблизи шва наблюдается образовавшаяся ранее (вероятно, 2,4 оборота) лопасть U^2 ; намечается разделение вентральной лопасти на две составляющие. При $B = 1,3$ мм и $Ш = 2,8$ мм (третий оборот) вблизи шва на внутренней стороне оборота наблюдается лопасть U^3 . Вентральная лопасть четко двураздельная, боковая — самая глубокая и широкая, дорсальная — узкая и глубокая. При $B = 1,6$ мм и $Ш = 3,6$ мм (3,2 оборота) у шва на внешней стороне раковины появляется лопасть U^4 . Формула линии на этой стадии — $(V_1 V_1) LU^1 U^2 U^4 : U^3 ID$. При $B = 2,5$ мм и $Ш = 5$ мм (3,5 оборота) основания боковой и первой умбиликальной лопастей покры-

Вид	Номер оборота, на котором возникают умбиликальные лопасти						
	U^1	U^2	U^3	U^4	U^5	U^6	U^7
<i>Grambergia taimyrensis</i>	1,5?	2,5	3,3	3,7	3,9	4,3	5,2
<i>Lenotropites boskhoensis</i>	1,5	1,7	3,0	3,7	4,2	4,5	—
<i>Lenotropites</i> sp.	2,0?	2,8	3,1	3,5	—	—	—
<i>Arctohungarites involutus</i>	2,0	2,2	2,6	3,1	3,4	4,5	—
<i>A. evolutus</i>	1,5	2,0	2,5	3,0	3,8	6,0	—
<i>Czekanowskites decipiens</i>	1,3	2,1	3,3	3,9	4,6	—	—
<i>Longobardites nevadensis</i>	1,2	2,3–2,5	3,2	3,4	3,7	3,8?	4,0?
<i>Indigirites krugi</i>	0,8–1	2,4	3,0	3,2	3,5	3,8	?
<i>Nathorstites mcconnelli</i>	2,0?	2,3	4,7	4,9	6,0	—	—

Примечание. Виды расположены в хронологическом порядке от зоны *taimyrensis* анизийского яруса (*Grambergia taimyrensis*) до зоны *mcconnelli* ладинского яруса (*Nathorstites mcconnelli*).

ваются зубчиками, дорсальная лопасть становится двураздельной. Лопасть U^5 возникает вблизи шва на внешней стороне оборота. При $B = 3$ мм и $Ш = 5,5$ мм (3,8 оборота) лопасть U^5 смещается на внутреннюю сторону раковины. Главные лопасти становятся зазубренными. Установленный порядок возникновения и смещения лопастей относительно шва сохраняется и на более поздних стадиях развития раковины. Линии в 4,5 оборота при $B = 17,5$ мм и $Ш = 9,5$ мм в своей внешней части состоит из 9–10 лопастей. Вентральная лопасть самая глубокая, разделенная высоким срединным седлом на две зазубренные ветви. Боковая и первая умбиликальная лопасти почти одинаковой глубины, узкие, сильно расчлененные в основании и на боковых сторонах. Остальные лопасти значительно короче, слабо зазубренные в основании, закономерно убывающие в направлении шва. Главные седла головчатые, остальные — округленных очертаний. Формула лопастной линии $(V_1 V_1) U^1 U^2 U^4 U^6 U^8 U^{10} U^{12} : U^{11} U^9 U^7 U^5 U^3 I (D_1 D_1)$.

Начальные обороты *Nathorstites mcconnelli* (Whit.) (табл. 4, табл. IV, фиг. 6, 7) близки к шаровидным. При $B = 0,4$ мм и $Ш = 0,7$ мм (1,8 оборота) линия четырехлопастная $VL:ID$ (рис. 22), что свидетельствует о четырехлопастной примасуре. При $B = 0,5$ мм и $Ш = 0,8$ мм (2,3 оборота) седло L/I растягивается. При $B = 1,2$ мм и $Ш = 1,6$ мм (4,2 оборота) линия шестилопастная: лопасть U^1 сместилась на внешнюю сторону оборота, на шве лежит лопасть U^2 . При $B = 1,4$ мм и $Ш = 2,9$ мм (4,7 оборота) лопасть U^2 смещается на внешнюю сторону оборота и на шве возникает лопасть U^3 . Вентральная лопасть разделяется на две ветви невысоким срединным седлом. В основании дорсальной лопасти появляются зубчики. При $B = 3,5?$ мм и $Ш = 7$ мм (конец пятого оборота) линия восьмилопастная — $(V_1 V_1) LU^1 U^2 U^4 : U^3 I (D_1 D_1)$.

7 М. Н. Вавилов

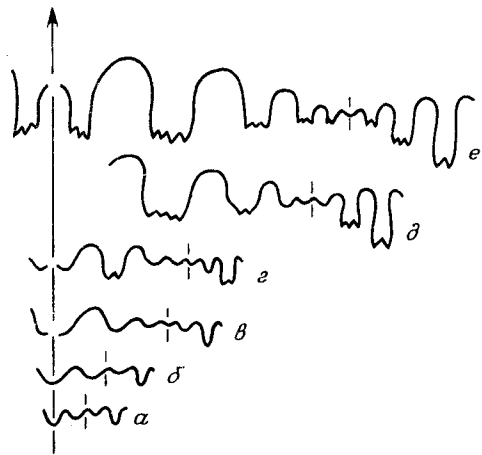


Рис. 22. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Nathorstites mcconnelli* (Whiteaves), экз. 23/831.

a – при $B = 0,4$ мм и $\text{Ш} = 0,7$ мм (1,8 оборота, $\times 12$); *б* – при $B = 0,5$ мм и $\text{Ш} = 0,8$ мм (2,3 оборота, $\times 12$); *в* – при $B = 1,2$ мм и $\text{Ш} = 1,6$ мм (4,2 оборота, $\times 8$); *г* – при $B = 1,4$ мм и $\text{Ш} = 2,9$ мм (4,7 оборота, $\times 8$); *д* – при $B = 3,5$ мм и $\text{Ш} = 7$ мм (конец пятого оборота, $\times 6$); *е* – при $B = 4,5$ мм и $\text{Ш} = 10$ мм (конец шестого оборота, $\times 5$); хр. Хараулах, междуречье Чубукулах – Кендей; ладинский ярус, зона mcconnelli

При $B = 4,5$ мм и $\text{Ш} = 10$ мм (конец шестого оборота) на шве возникает лопасть U^5 . Вентральная лопасть двураздельная с зазубренными ветвями, такой же глубины, что и боковая. Умбиликальные лопасти простые, гораздо короче боковой. Все лопасти в основании мелкозазубренные. Седла широкие, округленные. Лопастная линия раковины в 7–8 оборотов состоит из 10–12 лопастей – $(V_1 V_1) LU^1 U^2 U^4 U^5 : U^5 U^3 I (D_1 D_1)$.

Лопастная линия *N. gibbosus intermedia* Freb (экз. 36/831), которая фрагментарно изучена М. Н. Вавиловым по одному экземпляру из верхнеладинских отложений Омулевского поднятия, развивается по тому же принципу: четные лопасти переходят на внешнюю сторону оборота, нечетные – на внутреннюю. Обращает на себя внимание медленное загроможденное развитие лопастных элементов: четырехлопастную линию раковина сохраняет на протяжении по крайней мере двух оборотов. У *N. gibbosus intermedia* Freb. умбиликальные лопасти возникают немного позже, чем у *N. mcconnelli* (White.). Образование и смещение лопастных элементов происходит вплоть до восьмого оборота.

Более раннее появление лопастных элементов, свойственное поздним представителям Longobarditidae и Indigirites, в конце ладина сменяется заметной ретардацией в развитии лопастных линий *Nathorstites*.

Семейство Trachyceratidae Haug, 1894

Особенности онтогенетического развития лопастных линий изучены у шести бореальных представителей трахицератид: раннекарнийских *Neoprotrachyceras*, позднекарнийских *Neosirenites*, *Striatosirenites*, *Obruchevites*, ранненорийских *Wangoceras* и *Pterosirenites* (табл. VI, фиг. 1, 2, 4, 5, 9; табл. VII, фиг. 1, 3, 4).

Развитие лопастных линий бореальных трахицератид [9, 10] характеризуется появлением в районе шва и последующим смещением четных умбиликальных лопастей на внешнюю сторону оборота, а нечетных – на внутреннюю, и, кроме того, двукратным (реже трехкратным) делением лопастей U^2 и U^3 на средних стадиях онтогенеза. Все изученные трахицератиды, вероятно, обладают четырехлопастной примасутурой.

Лопастная линия раннекарнийского *Neoprotrachyceras* sp. (зона omkutchanicum) при $B = 0,35$ мм, $\text{Ш} = 0,75$ мм (1,5 оборота) пятилопастная (рис. 23). Вентральная и дорсальные лопасти с округленными основаниями. Лопасть U^1 постепенно смещается на внешнюю сторону раковины. Лопастная линия раковины в 2,5 оборота также пятилопастная: $VLU : ID$. На первой половине четвертого оборота (3,2–3,4 оборота) вентральная лопасть становится двураздельной; лопасть U^1 отделена от внутренней боковой лопасти широким седлом. При $B = 1,8$ мм и $\text{Ш} = 2,2$ мм (3,5–4 оборота) на умбиликальном шве появляется лопасть U^2 . Главные элементы линии приобретают гофрировку. При $B = 2$ мм и $\text{Ш} = 2,4$ мм (4–4,5 оборота) лопасть U^2 расположена на умбиликальном шве, начинает делиться на $U_1^2 U_1^2$, затем, при $B = 3,2$ мм и $\text{Ш} = 3,4$ мм (конец четвертого оборота) смещается полностью на внешнюю сторону раковины. При $B = 6$ мм и $\text{Ш} = 5$ мм (пятый оборот) все элементы линии гофрированы, вентральная и дорсальная лопасти двураздельные, лопасть $(U_1^2 U_1^2)$ расположена на внешней стороне оборота около умбиликального шва. Формула лопастной линии раковины в 5 оборотов – $(V_1 V_1) LU^1 (U_1^2 U_1^2) : I (D_1 D_1)$. По-видимому, дальнейшее развитие лопастной линии сводится лишь к усложнению образовавшихся ранее лопастей и седел.

Развитие лопастной линии у позднекарнийских *Neosirenites irregularis* (Kirat.) (зона pentastichus) удалось проследить только начиная с 1,5 оборота, при $B = 0,4$ мм и $\text{Ш} = 0,8$ мм (рис. 24). Линия на этой стадии состоит из пяти лопастей – $VLU^1 : ID$. Вентральная лопасть узкая и глубокая, с уплощенным основанием, дорсальная – неглубокая с округленным основанием. Остальные лопасти широкие плавных округленных очертаний. При $B = 0,6$ мм и $\text{Ш} = 1$ мм (второй оборот) вентральная лопасть начинает делиться. При $B = 0,95$ мм и $\text{Ш} = 1,45$ мм (2,9–3 оборота) на умбиликальном шве появляется лопасть U^2 , вентральная лопасть становится двураздельной, дорсальная лопасть в основании уплощается, в основании боковой лопасти появляются зубчики. При $B = 1,35$ мм и $\text{Ш} = 1,8$ мм (3,4 оборота) лопасть U^2 немного смещается на внешнюю сторону оборота, дорсальная лопасть становится двураздельной. При $B = 3,9$ мм и $\text{Ш} = 3,4$ мм (4,5 оборота)

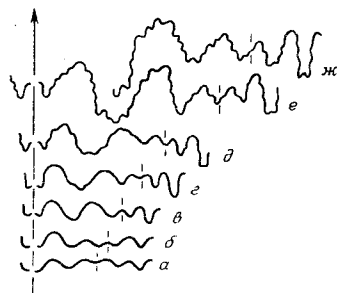


Рис. 23. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Neoprotrachyceras* sp., экз. 18/838.
а — при $B = 0,35$ мм и $Ш = 0,75$ мм (1,5 оборота, $\times 25$); б — при $B = 0,6$ мм и $Ш = 0,95$ мм (2,2 оборота, $\times 25$); в — при $B = 1,1$ мм и $Ш = 1,6$ мм (3,2 оборота, $\times 20$); г — при $B = 1,8$ мм и $Ш = 2,2$ мм (3,7 оборота, $\times 15$); д — при $B = 2$ мм и $Ш = 2,4$ мм (4,2 оборота, $\times 10$); е — при $B = 6$ мм и $Ш = 5$ мм (4,9 оборота, $\times 6$); ж — 5,5 оборота ($\times 5$); хр. Хараулах, р. Аджирхай; карнийский ярус, зона omkutchanicum

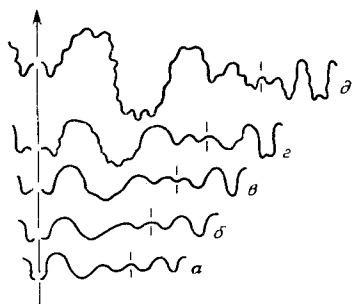


Рис. 24. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Neosirenites irregularis* (Kipar.), экз. 19/838.
а — при $B = 0,4$ мм и $Ш = 0,8$ мм (1,5 оборота, $\times 25$); б — при $B = 0,6$ мм и $Ш = 1$ мм (второй оборот, $\times 25$); в — при $B = 0,95$ мм и $Ш = 1,45$ мм (третий оборот, $\times 20$); г — при $B = 1,35$ мм и $Ш = 1,8$ мм (3,4 оборота, $\times 15$); д — при $B = 3,9$ мм и $Ш = 3,4$ мм (4,5 оборота, $\times 10$); Новосибирские о-ва, о-в Котельный; карнийский ярус, зона pentastichus

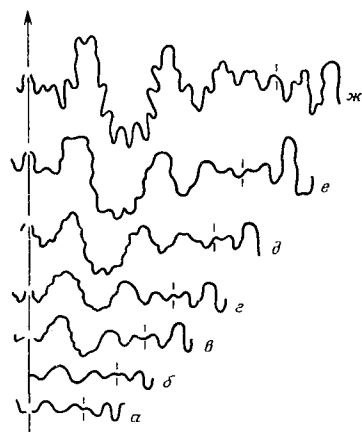


Рис. 25. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Striatosirenites solonis* (Mojs.) экз. 10/838.
а — при $B = 0,6$ мм и $Ш = 1,2$ мм (2 оборота, $\times 14$); б — при $B = 0,9$ мм и $Ш = 1,8$ мм (2,7 оборота, $\times 14$); в — при $B = 2$ мм и $Ш = 2,3$ мм (3,4 оборота, $\times 14$); г — при $B = 2,2$ мм и $Ш = 2,5$ мм (3,6 оборота, $\times 14$); д — при $B = 3$ мм и $Ш = 3,2$ мм (4 оборота, $\times 11$); е — при $B = 4,8$ мм и $Ш = 3,4$ мм (4,5 оборота, $\times 11$); ж — при $B = 9,5$ мм и $Ш = 4,8$ мм (пятый оборот, $\times 4$); Омудевское поднятие, р. Агиджа; карнийский ярус, зона yakutensis

на внутренней стороне оборота появляется лопасть U^3 . Все элементы линии гофрированы. Появление гофрировки, которая сначала затрагивает наружное седло, вентральную и боковую лопасти, отмечается во второй половине четвертого оборота. Формула лопастной линии *N. irregularis* (Kipar.) на стадии 4,5 оборота — $(V_1 V_1) LU^1 U^2 : I(D_1 D_1)$.

Лопастная линия раковины *Striatosirenites solonis* (Mojs.) (экз. 10/838) в 2 оборота при $B = 0,6$ мм и $Ш = 1,2$ мм состоит из пяти лопастей $(V_1 V_1) L : U^1 : ID$ (рис. 25); вентральная лопасть с уплощенным основанием. При $B = 0,9$ мм и $Ш = 1,8$ мм (2,7 оборота) лопасть U^1 смещена на внешнюю сторону оборота, а на шве возникает лопасть U^2 . При $B = 2$ мм и $Ш = 2,3$ мм (3,4 оборота) лопасть U^2 немного смещается на внешнюю сторону оборота. В основании боковой лопасти, на крыльях вентральной и на внутренней боковой лопасти появляется гофрировка. При $B = 2,2$ мм и $Ш = 2,5$ мм (3,6 оборота) у шва с внутренней стороны возникает лопасть U^3 . Основание дорсальной лопасти уплощается. При $B = 3$ мм и $Ш = 3,2$ мм (конец четвертого оборота) лопасть U^2 начинает делиться на две ветви — $U_1^2 U_1^2$. Все элементы линии приобретают гофрировку. При $B = 4,8$ мм и $Ш = 3,4$ мм (4,5 оборота) формула лопастной линии — $(V_1 V_1) LU^1 (U_1^2 U_1^2) : U^3 I(D_1 D_1)$. На пятом обороте, при $B = 9,5$ мм и $Ш = 4,8$ мм линия состоит из восьми лопастей. Вентральная лопасть широкая, глубокая, изрезанная. Боковая лопасть глубокая, значительно уже вентральной, усложнена пальцеобразными зубцами в основании и гофрировкой боковых сторон. Наружное седло высокое и довольно узкое. Внутренняя боковая и дорсальная лопасти узкие и двураздельные. Обе составляющие лопасти U^2 становятся самостоятельными лопастями. Формула лопастной линии — $(V_1 V_1) \times LU^1 (U_1^2) (U_1^2) : U^3 I(D_1 D_1)$.

Развитие лопастной линии *Obrutchevites prodigialis* Vavilov описано по экз. 12/838. В начале второго оборота при $B = 0,75$ мм и $Ш = 1,29$ мм линия пятилопастная — $VL U^1 : ID$. Вентральная лопасть с уплощенным основанием отделяется от пологой боковой лопасти высоким наружным седлом (рис. 26). В конце второго оборота, при $B = 1,3$ мм и $Ш = 1,6$ мм на шве появляется лопасть U^2 . При $B = 1,6$ мм и $Ш = 1,8$ мм (2,2 оборота) лопасть U^2 уплощается в основании; вентральная лопасть становится двураздельной. В середине третьего оборота при $B = 1,75$ мм и $Ш = 2$ мм лопасть U^2 делится на две ветви — $U_1^2 U_1^2$. На первой половине четвертого оборота при $B = 3,2$ –3,5 мм и $Ш = 2,8$ –3 мм лопасть U^2 полностью смещается на внешнюю сторону оборота, а на его внутренней стороне появляется лопасть U^3 ; на этой стадии гофрировкой затронуты все основные элементы линии, лежащие на внешней стороне оборота. В конце четвертого оборота при $B = 5$ мм и $Ш = 4$ мм формула лопастной линии приобретает следующий вид — $(V_1 V_1) LU^1 \times (U^2 U^2) : U^3 I(D_1 D_1)$. На пятом обороте при $B = 9$ мм и $Ш = 5,5$ мм на шве появляется лопасть U^4 , а на внутренней стороне оборота рядом со швом намечается лопасть U^5 . Почти все элементы линии грубо гофрированы. Лопастная линия взрослой раковины (5,2 оборота) состоит из 10 лопастей, в том числе: вентральная лопасть короткая

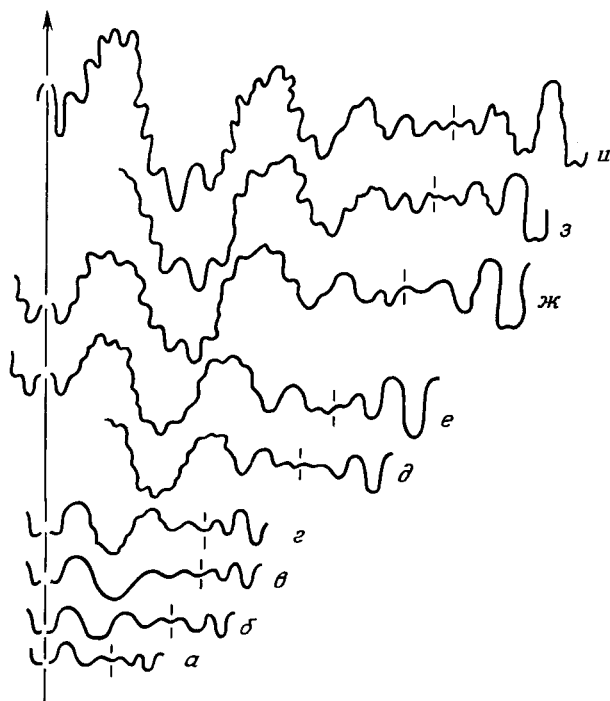


Рис. 26. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Obrutchevites prodigialis* Vavilov, экз. 12/838.

а-при $B = 0,75$ мм и $Ш = 1,2$ мм (1,2-1,3 оборота, $\times 16$); б-при $B = 1,3$ мм и $Ш = 1,6$ мм (1,8 оборота, $\times 16$); в-при $B = 1,6$ мм и $Ш = 1,8$ мм (2-2,2 оборота, $\times 13$); г-при $B = 1,75$ мм и $Ш = 2$ мм (2,5 оборота, $\times 13$); д-при $B = 3,2$ мм и $Ш = 2,8$ мм (3-3,2 оборота, $\times 13$); е-при $B = 3,5$ мм и $Ш = 3$ мм (3,5 оборота, $\times 11$); ж-при $B = 5$ мм и $Ш = 4$ мм (3,8 оборота, $\times 11$); з-при $B = 9$ мм и $Ш = 5,5$ мм (пятый оборот, $\times 11$); и-при $B = 11$ мм и $Ш = 6$ мм (5,2 оборота, $\times 6$); Омuleвское поднятие, р. Агиджа; карнийский ярус, зона yakutensis

и двураздельная, отделена довольно узким наружным седлом от глубокой и широкой боковой лопасти; лопасть U^1 короткая, клиновидная; дорсальная лопасть глубокая, слабо гофрированная на стенках. Формула лопастной линии $-(V_1 V_1) LU^1 (U_1^1) (U_1^2) U^4 : U^5 U^3 I (D_1 D_1)$.

Лопастная линия ранненорийских *Wangenoceras berissense* Vavilov (экз. 3/838) на стадии 1,3 оборота пятилопастная $-V LU^1 : ID$ (рис. 27). Глубокая вентральная лопасть имеет уплощенное основание. При $B = 0,9$ мм и $Ш = 1,4$ мм (1,6-1,8 оборота) намечается раздвоение вентральной лопасти. На этой стадии у шва с внешней стороны появляется лопасть U^2 , которая впоследствии полностью смещается на внешнюю сторону оборота. При $B = 1,5$ мм и $Ш = 1,9$ мм (2,3-2,4 оборота) на шве появляется лопасть U^3 . Вентральная лопасть разделена

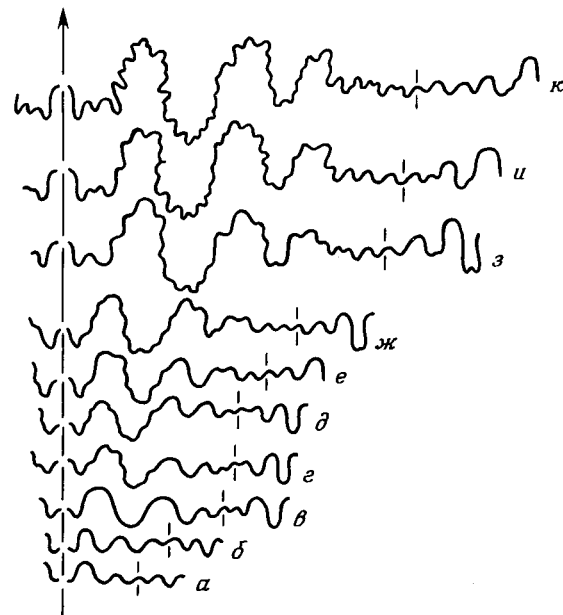


Рис. 27. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Wangenoceras berissense* Vavilov, экз. 3/838.

а-при $B = 0,45$ мм и $Ш = 0,8$ мм (0,6 оборота, $\times 35$); б-при $B = 0,6$ мм и $Ш = 1$ мм (1,3 оборота, $\times 35$); в-при $B = 0,9$ мм и $Ш = 1,4$ мм (1,8 оборота, $\times 35$); г-при $B = 1,5$ мм и $Ш = 1,9$ мм (второй оборот, $\times 35$); д-при $B = 1,8$ мм и $Ш = 2$ мм (2,3-2,4 оборота, $\times 25$); е-при $B = 2,2$ мм и $Ш = 2,1$ мм (2,5 оборота, $\times 25$); ж-при $B = 2,3$ мм и $Ш = 2,2$ мм (2,8 оборота, $\times 25$); з-при $B = 2,7$ мм и $Ш = 2,3$ мм (третий оборот, $\times 25$); и-при $B = 3,8$ мм и $Ш = 3$ мм (3,5 оборота, $\times 25$); к-при $B = 6$ мм и $Ш = 4$ мм (4,2 оборота, $\times 25$); Северное Верхоянье, р. Берис; норийский ярус, зона obrucevi, верхняя подзона seimkanense

на две ветви невысоким седлом; в основании боковой лопасти намечается слабая гофрировка; дорсальная лопасть глубокая с округленным основанием. При $B = 1,8$ мм и $Ш = 2$ мм (2,5 оборота) лопасть U^2 делится на U_1^2 и U_2^2 ; основные элементы внешней части линии покрываются гофрировкой. Основание дорсальной лопасти уплощается. Формула лопастной линии на этой стадии $-(V_1 V_1) LU^1 (U_1^2 U_2^2) : U^3 : ID$. При $B = 2,2$ мм и $Ш = 2,1$ мм (2,5 оборота) лопасть U^2 постепенно смещается на внутреннюю сторону оборота. Дорсальная лопасть становится двураздельной. На третьем обороте при $B = 2,7$ мм и $Ш = 2,3$ мм на внешней стороне у шва появляется лопасть U^4 . Вентральная и боковая лопасти грубо гофрированы; боковая лопасть наиболее глубокая. На четвертом обороте, при $B = 3,8-6$ мм и $Ш = 3-4$ мм происходит значительное усложнение линии за счет деления седел

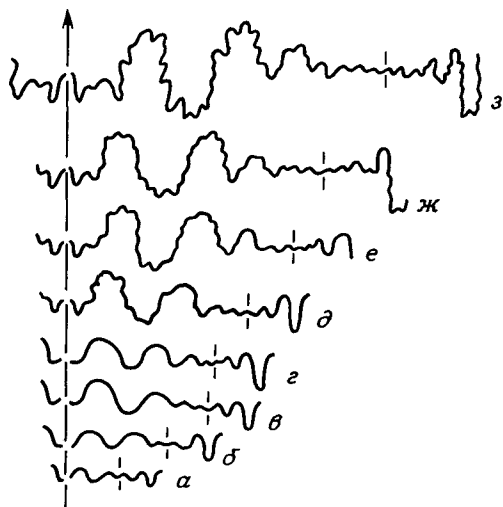


Рис. 28. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Pterosirenites nelgehensis* (Archipov), экз. 6/838.

а-при $B = 0,7$ мм и $III = 0,95$ мм (1,5 оборота, $\times 20$); б-при $B = 1,2$ мм и $III = 1,5$ мм (1,8 оборота, $\times 20$); в-при $B = 1,45$ мм и $III = 1,6$ мм (2,2 оборота, $\times 18$); г-при $B = 1,95$ мм и $III = 1,9$ мм (2,5 оборота, $\times 18$); д-при $B = 2,2$ мм и $III = 2,4$ мм (2,8 оборота, $\times 15$); е-при $B = 3,5$ мм и $III = 3$ мм (3,2 оборота, $\times 15$); ж-при $B = 4,3$ мм и $III = 3,5$ мм (4,2 оборота, $\times 10$); з-при $B = 8$ мм и $III = 5$ мм (4,8 оборота, $\times 10$); Северное Верхоянье, р. Берис, норийский ярус, зона obgrusevi, верхняя подзона seimkanense

Таблица 5

Вид	Номер оборота, на котором возникают умбиликальные лопасти					Номер оборота в момент разделения вентральной лопасти
	U^1	U^2	U^3	U^4	U^5	
<i>Neoprotrachyceras</i> sp.	1,5	3,5-4	—	—	—	3-3,5
<i>Neosirenites irregularis</i>	1,4?	2,9-3	4,5	—	—	2-2,2
<i>Obrutchevites prodigialis</i>	1,3	1,8	3,5	4,7	4,8	3 начало
<i>Striatosirenites solonis</i>	?	2,7	3,5	—	—	1,9-2
<i>Pterosirenites nelgehensis</i>	1,5	1,8	2,5	3,5	4,5	2 конец
<i>Wangoceras berissense</i>	1,3	1,8	2,3	3	4,5	1,6-1,8

умбиликальной части линии. Делится лопасть U^3 и усложняется левая составляющая лопасти $U^2 - U^1$. При $B = 9$ мм и $III = 6$ мм (4,5-5 оборотов) у шва с внутренней стороны возникает лопасть U^5 .

Лопастная линия взрослой раковины в 5-6 оборотов состоит из 10-11 лопастей. Вентральная лопасть очень широкая с грубозазубренным основанием, разделена очень узким сифональным седлом. Боковая лопасть узкая, глубокая. Первая умбиликальная лопасть узкая, клиновидных очертаний. Умбиликальные лопасти, кроме U^1 , почти все двураздельные, клиновидные. В вершинах седел между ними появляются дополнительные лопасти, которые с ростом раковины достигают таких размеров, что и умбиликальные. По-видимому, данный отрезок линии можно рассматривать как единую ауксилярную лопасть S . Формула лопастной линии в этом случае представляется в следующем виде: $(V_1 V_1) LU^1 (U^2 - U^4 = S) : U^5 (U_1^3 U_1^3) I (D_1 D_1)$.

Развитие лопастной линии ранненорийских *Pterosirenites nelgehensis* (Arch.) (экз. 6/838) в целом напоминает развитие линии *Wangoceras*. При $B = 0,7$ мм и $III = 0,95$ мм (1,5 оборота) линия пятилопастная - $VL U^1 : ID$ (рис. 28). Вентральная лопасть с плоским основанием. Лопасть U^1 , образовавшаяся, вероятно, в начале второго оборота, немного смещена на внешнюю сторону оборота. При $B = 1,2$ мм и $III = 1,5$ мм (конец второго оборота) вентральная лопасть двураздельная, дорсальная - глубокая с округленным основанием. На шве появляется лопасть U^2 . При $B = 1,45$ мм и $III = 1,6$ мм (2,2 оборота) происходит деление лопасти U^2 , по-прежнему расположенной в непосредственной близости от шва с внешней стороны оборота. При $B = 1,95$ мм и $III = 1,9$ мм (2,5 оборота) две составляющие лопасти U^2 имеют вид обособленных лопастей. С внутренней стороны шва закладывается лопасть U^3 . Формула лопастной линии на этой стадии развития - $(V_1 V_1) LU^1 (U_1^2 U_1^2) : IU^3 ID$. При $B = 2,2$ мм и $III = 2,4$ мм (2,8 оборота) главные элементы линии приобретают гофрировку; основание дорсальной лопасти уплощается. При $B = 3,5$ мм и $III = 3$ мм (3,2 оборота) лопасть U^3 начинает делиться; на шве появляется лопасть U^4 , которая уже через одну линию переходит на внешнюю сторону оборота. При $B = 4,3$ мм и $III = 3,5$ мм (4,2 оборота) вентральная и боковая лопасти становятся грубогофрированными; дорсальная лопасть - двураздельная. В вершине седла, разделяющего лопасти U_1^2 и U_1^3 , закладывается дополнительная лопасть Z^1 . При $B = 8$ мм и $III = 5$ мм (4,8 оборота) большинство элементов линии несет грубую гофрировку. На внутренней стороне оборота у шва появляется лопасть U^5 . Левая составляющая лопасти $U^2 - U_1^2$ снова делится на две ветви - $U_{1.2}^2$. Формула лопастной линии - $(V_1 V_1) LU^1 (U_{1.2}^2 U_{1.2}^2) Z^1 (U_1^2) U^4 : U^5 (U_1^3 U_1^3) I (D_1 D_1)$.

Как видно из приведенных описаний онтогенетического развития лопастных линий, у бореальных трахицератид с возрастом наблюдается явная тенденция к увеличению числа умбиликальных элементов: у раннекарнийских *Neoprotrachyceras* две лопасти, у ранненорийских *Wangoceras* и *Pterosirenites* пять. Кроме того, в развитии лопастных линий трахицератид усматривается следующая особенность: во-первых, у поздних представителей семейства, таких, как *Wangoceras* и *Pterosirenites*, умбиликальные лопасти U^2 и U^3 появляются раньше, чем у карнийских *Neoprotrachyceras* (U^2) и *Striatosirenites* (U^2 , U^3) и, во-вто-

рых, разделение вентральной лопасти у ранненорийских трахицератид происходит раньше, чем у раннекарнийских (табл. 5).

Семейство Parapopanoceratidae Tozer, 1971

Особенности онтогенетического развития лопастной линии представителей семейства установлены в результате изучения раковин *Stenopopanoceras karangatiense* (Porow) (экз. 2/312) [53], *Parapopanoceras medium* McLearn (экз. 19/820) [7] из нижнеанизийских отложений (зона taimyrensis) Восточного Таймыра и *P. tetsa* McLearn (экз. 36/312) из верхнеанизийских отложений (зона nevadanus) Северного Хараулаха. Кроме того, были использованы материалы по онтогенезам лопастных линий *S. mirabile* Porow, *Parapopanoceras inconstans* Dagys et Erm., *P. paniculatum* Porow, *P. asseretoi* Dagys et Erm., *P. plicatum* Bytsch., приведенные в работе А.С. Дагиса и С.М. Ермаковой [17]. К сожалению, при описании лопастной линии они чаще всего «привязывали» рисунки линий к численному выражению высоты и ширины оборота, а не к его порядковому номеру, что в значительной степени затрудняет интерпретацию и сопоставление полученных ими данных.

Просутура *S. karangatiense* (Porow), судя по материалам А.С. Дагиса и С.П. Ермаковой [17], ангустицеллятного типа. В своей внешней части она состоит из высокого и широкого вентрального седла и глубокой, довольно узкой боковой лопасти. Примасутура, по-видимому, четырехлопастная: вентральная лопасть широкая и мелкая, боковая — глубокая и широкая. Четвертая линия при $Ш = 0,56$ мм (вероятно, середина первого оборота) пятилопастная — $VLU^1:ID$. При $B = 0,65$ мм и $Ш = 0,9$ мм (1,8 оборота) линия состоит из шести лопастей — $VLU^1:U^2:ID$ (рис. 29). Лопасть U^2 расположена на умбиликальном шве. Примерно в самом начале третьего оборота (2–2,1 оборота) на его внешней стороне у шва появляется широкая лопасть U^3 , которая быстро становится растянутой и уплощенной (2,3–2,4 оборота), подготавливаясь тем самым к предстоящему делению. Вентральная лопасть раздваивается. При $B = 1$ мм и $Ш = 1,8$ мм (2,6 оборота) лопасть U^3 раздваивается. Формула лопастной линии на этой стадии развития представляется в следующем виде: $(V_1 V_1)LU^1(U_1^3 U_1^3):U^2 ID$. При $B = 1,6$ мм и $Ш = 2,5$ мм (3,1 оборота), составляющие U^3 лопасти сдвигаются относительно шва, а в вершине разделяющего их седла появляется лопасть U^4 . При $B = 2,4$ мм и $Ш = 4,5$ мм (3,7 оборота) лопасть U^4 отмечается на внутренней стороне оборота, в вершине седла U^3/U^4 возникает лопасть U^5 . Формула лопастной линии приобретает следующий вид — $(V_1 V_1)LU^3:U^5:U^4 U_4^3 U^2 I(D_1 D_1)$. До пятого оборота лопастная линия сохраняет подобное строение. Постепенно все главные лопасти приобретают грубые зубцы в основании, а седла — филоидную форму. На шестом обороте, при $B = 11$ мм и $Ш = 9$ мм лопасть U^5 переходит на внешнюю сторону оборота. При $B = 13,5$ мм и $Ш = 10$ мм (7,3 оборота) линия состоит из 11 лопастей. Седла слабофилоидных очертаний вытянуты в высоту. Особенно узкие седла наблюдаются на

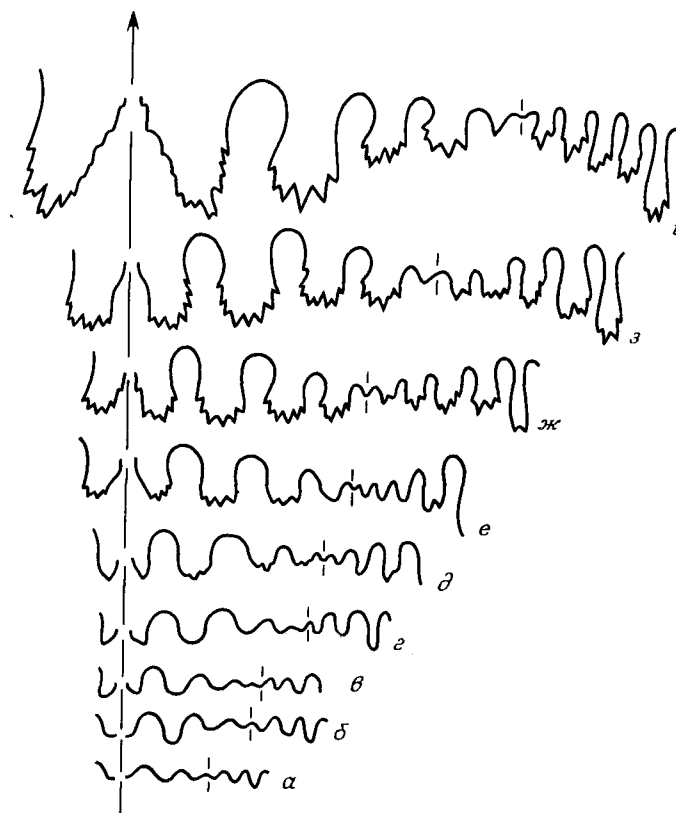


Рис. 29. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Stenopopanoceras karangatiense* (Porow), экз. 2/312.

а — при $B = 0,65$ мм и $Ш = 0,9$ мм (1,8 оборота, $\times 20$); б — при $B = 0,8$ мм и $Ш = 1,3$ мм (2,3 оборота, $\times 20$); в — при $B = 0,9$ мм и $Ш = 1,6$ мм (2,4 оборота, $\times 20$); г — при $B = 1$ мм и $Ш = 1,8$ мм (2,6 оборота, $\times 20$); д — при $B = 1,6$ мм и $Ш = 2,5$ мм (3,1 оборота, $\times 15$); е — при $B = 2,4$ мм и $Ш = 4,5$ мм (3,7 оборота, $\times 12$); ж — при $B = 5,5$ мм и $Ш = 7$ мм (4,8 оборота, $\times 8$); з — при $B = 11$ мм и $Ш = 9$ мм (четвертый оборот, $\times 5$); и — при $B = 13,5$ мм и $Ш = 10$ мм (7,3 оборота, $\times 3$); Восточный Таймыр, мыс Цветкова; анизийский ярус, зона taimyrensis

внутренней стороне оборота. Лопасти немного шире седел, грубо зазубрены в основании. Формула лопастей линии следующая — $(V_1 V_1)LU^1 \times U^3 U^5:U^6 U^4 U_4^3 U^2 I(D_1 D_1)$.

Лопастные линии *S. mirabile* Porow и *S. karangatiense* (Porow) развиваются по единому плану: четные лопасти переходят на внутреннюю сторону оборота, нечетные — на внешнюю. Схемы онтогенезов, приведенные А.С. Дагисом и С.П. Ермаковой [17], отличаются от

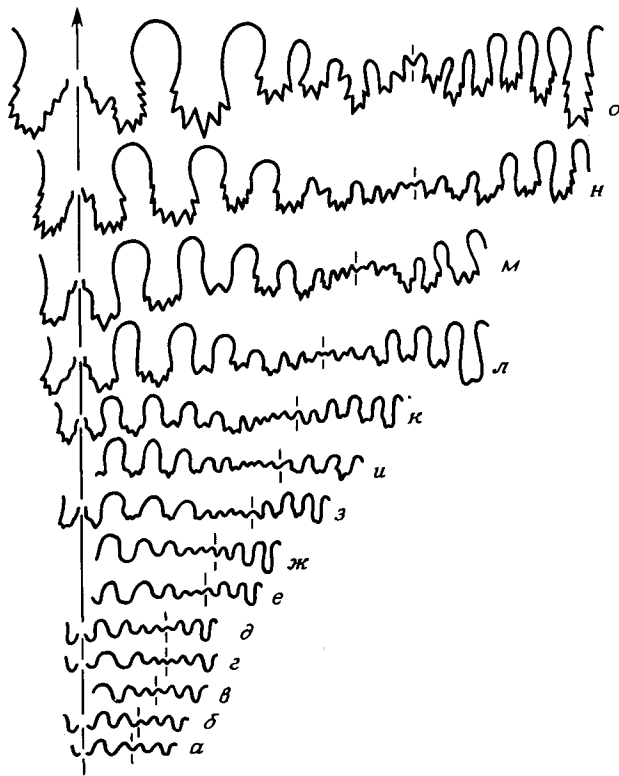


Рис. 30. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Parapopanoceras medium* McLearn, экз. 19/820.

а-при $B = 0,35$ мм и $Ш = 0,7$ мм (0,6 оборота, $\times 25$); б-при $B = 0,4$ мм и $Ш = 0,8$ мм (0,8 оборота, $\times 25$); в-при $B = 0,5$ мм и $Ш = 0,9$ мм (1,4 оборота, $\times 25$); г-при $B = 0,6$ мм и $Ш = 1$ мм (1,8 оборота, $\times 25$); д-при $B = 1$ мм и $Ш = 1,7$ мм (2,1 оборота, $\times 16$); е-при $B = 1,4$ мм и $Ш = 2,4$ мм (2,8 оборота, $\times 16$); ж-при $B = 1,6$ мм и $Ш = 2,5$ мм (третий оборот, $\times 16$); з-при $B = 1,85$ мм и $Ш = 2,8$ мм (3,5 оборота, $\times 16$); и-при $B = 2,4$ мм и $Ш = 4$ мм (четвертый оборот, $\times 16$); к-при $B = 3$ мм и $Ш = 5$ мм (4,3 оборота, $\times 16$); л-при $B = 4,5$ мм и $Ш = 5,9$ мм (4,8 оборота, $\times 12$); м-при $B = 6,5$ мм и $Ш = 8$ мм (5,5 оборота, $\times 12$); н-при $B = 10$ мм и $Ш = 11$ мм (6,5 оборота, $\times 6$); о-при $B = 18$ мм и $Ш = 17,5$ мм (7,5 оборота, $\times 1,3$); Восточный Таймыр, мыс Цветкова; анизийский ярус, зона *taimyensis*

рассмотренной выше тем, что у *S. karangatiense*, исследованного М. Н. Вавиловым, составляющие лопасть $U^3 - U^3 U^3$ в процессе онтогенеза смещаются относительно шва, как и новообразованные лопасти. Анализ схемы развития лопастных линий этого вида, приведенной А. С. Дагисом и С. П. Ермаковой [17], показывает возможность иной ее интерпретации. Не исключено, что в процессе онтогенеза лопасти,

составляющие U^3 , а возможно, и U^4 , претерпевают смещение. В таком случае формула лопастной линии *S. karangatiense* (Porow) может быть представлена в следующем виде: $(V_1 V_1) LU^1 U^3 U^4 : U^4 U^4 U^1 I (D_1 D_1)$ у *S. mirabile* Porow), наоборот, составляющие лопасти $U^3 - U^3 U^3$ в процессе онтогенеза не перемещаются. Формула его лопастной линии $(V_1 V_1) \times LU^1 (U^3 U^3) U^5 U^7 : U^6 U^4 U^2 I (D_1 D_1)$.

Просутира *Parapopanoceras* ангустицеллятного типа, примасутира четырехлопастная. Развитие лопастной линии раннеанизийских *P. medium* (McLearn) (табл. VIII, фиг. 4, рис. 30) прослежено с 0,6 оборота при $B = 0,35$ мм и $Ш = 0,7$ мм: вентральная лопасть с уплощенным основанием, лопасть U^1 расположена на умбиликальном шве. При $B = 0,4$ мм и $Ш = 0,8$ мм (0,8 оборота) формула лопастной линии приобретает вид $(V_1 V_1) LU^1 : U^2 ID$. При $B = 0,5$ мм и $Ш = 0,9$ мм (1,4 оборота) на внешней стороне раковины у шва появляется лопасть U^3 . На 1,8 оборота при $B = 0,6$ мм и $Ш = 1$ мм на шве возникает лопасть U^4 . При $B = 1$ мм и $Ш = 1,7$ мм (2,1 оборота) шов расположен между лопастями U^2 и U^4 , а центром возникновения лопастей служит седло между лопастями U^3 и U^4 в середине высокой умбиликальной стенки. Формула лопастной линии на этой стадии выглядит так: $(V_1 V_1) LU^1 \times U^3 U^4 : U^2 ID$. При $B = 1,4$ мм и $Ш = 2,4$ мм (2,8 оборота) в вершине седла U^3/U^4 возникает лопасть U^5 , одновременно лопасть U^4 смещается на шов. При $B = 1,6$ мм и $Ш = 2,5$ мм (третий оборот) лопасть U^4 смещается на внутреннюю сторону оборота, а в вершине седла U^5/U^4 появляется лопасть U^6 . При $B = 1,85$ мм и $Ш = 2,8$ мм (3,5 оборота) в вершине седла U^5/U^6 последовательно появляются лопасти U^7 и U^8 , дорсальная лопасть становится двураздельной, шов расположен между лопастями U^4 и U^6 . Формула лопастной линии приобретает следующий вид: $(V_1 V_1) LU^1 U^3 U^5 U^7 U^8 U^6 : U^4 U^2 I (D_1 D_1)$. При $B = 2,4$ мм и $Ш = 4$ мм (четвертый оборот) из седла U^7/U^8 почти одновременно появляются лопасти U^9 и U^{10} , лопасть U^7 становится двураздельной. При $B = 3$ мм и $Ш = 5$ мм (4,3 оборота) формула лопастной линии следующая: $(V_1 V_1) LU^1 U^3 U^5 (U^7 U^7) U^9 U^{10} U^8 : U^6 U^4 U^2 I (D_1 D_1)$. При $B = 4,5$ и $Ш = 5,9$ мм (4,8 оборота) резко уменьшается высота умбиликальной стенки и поэтому положение шва фиксируется между лопастями, составляющими разделившуюся несколько ранее лопасть U^{10} . При $B = 10$ мм и $Ш = 11$ мм (6,5 оборота) лопасть U^{10} уменьшается в размерах и приобретает вид слабого усложнения вершины седла U^9/U^8 . Линия взрослой раковины состоит из 13 лопастей. Лопасть U^{10} исчезает, а лопасть U^9 фиксируется строго на шве. Все основные лопасти грубо зазубрены в основании. Главные седла головчатые, остальные тонкие, филлоидных очертаний. Формула лопастной линии $(V_1 V_1) LU^1 U^3 U^5 \times (U^7 U^7) : [U^9 U^{10}] : U^8 U^6 U^4 U^2 I (D_1 D_1)$.

Развитие лопастной линии позднеанизийских *P. tetsa* McLearn прослежено, начиная с 1,1 оборота (рис. 31): линия четырехлопастная $VL : ID$, седло L/I низкое и растянутое, дорсальная лопасть — с округленным основанием, вентральная — уплощенная. При $B = 0,35$ и $Ш = 0,6$ мм (1,3 оборота) с внешней стороны у умбиликального шва отмечается

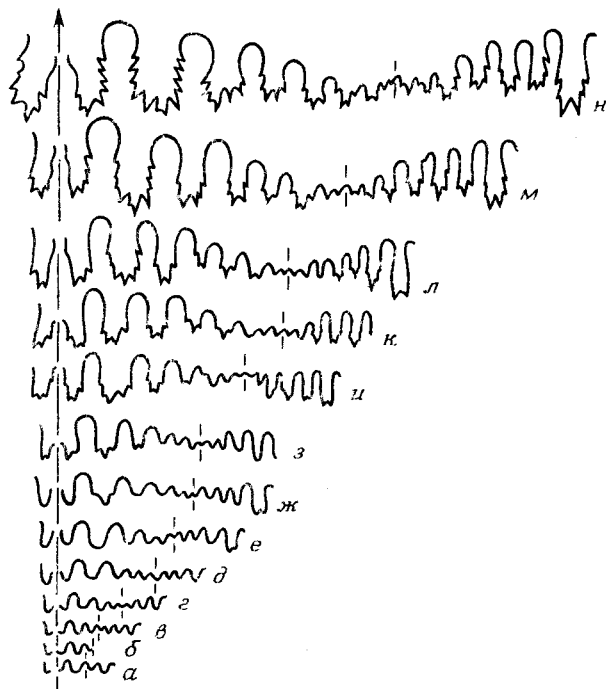


Рис. 31. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Parapopanoceras tetsa* McLean, экз. 36/312.

а- при $B = 0,28$ мм и $Ш = 0,5$ мм (1,1 оборота, $\times 20$); б- при $B = 0,35$ мм и $Ш = 0,6$ мм (1,3 оборота, $\times 20$); в- при $B = 0,45$ мм и $Ш = 0,9$ мм (2,2 оборота, $\times 20$); г- при $B = 0,85$ мм и $Ш = 1,5$ мм (2,5 оборота, $\times 20$); д- при $B = 1,1$ мм и $Ш = 2$ мм (3,2 оборота, $\times 12$); е- при $B = 1,6$ мм и $Ш = 2,8$ мм (3,8 оборота, $\times 12$); ж- при $B = 1,9$ мм и $Ш = 3$ мм (4,1 оборота, $\times 12$); з- при $B = 2,8$ мм и $Ш = 4$ мм (4,8 оборота, $\times 10$); и- при $B = 3,5$ мм и $Ш = 5$ мм (5,1 оборота, $\times 6$); к- при $B = 5$ мм и $Ш = 8$ мм (5,7 оборота, $\times 6$); л- при $B = 7$ мм и $Ш = 10$ мм (6,2 оборота, $\times 3$); м- при $B = 12,5$ мм и $Ш = 14$ мм (седьмой оборот, $\times 3$); н- при $B = 16,8$ мм и $Ш = 16$ мм (7,4 оборота, $\times 2$); хр. Хараулах, руч. Артист-Агатын-Юреге, анзйский ярус, зона nevadanus

лопасть U^1 , вентральная лопасть раздвоенная. При $B = 0,45$ мм и $Ш = 0,9$ мм (2,2 оборота) линия семиллопастная ($V_1 V_1$) $LU^1:U^3:U^2ID$. Лопасть U^2 , возникшая, вероятно, в конце второго оборота, расположена на внутреннем отрезке линии; на шве находится маленькая лопасть U^3 . При $B = 0,85$ и $Ш = 1,5$ мм (2,5 оборота) лопасть U^3 перемещается на внешнюю сторону оборота, а на шве появляется лопасть U^4 . При $B = 1,1$ мм и $Ш = 2$ мм (3,2 оборота) лопасть U^4 смещается на внутренний отрезок линии, а в вершине растянутого седла U^4/U^3 закладывается лопасть U^5 ; основание дорсальной лопасти уплощается.

При $B = 1,6$ мм и $Ш = 2,8$ мм (3,8 оборота) на умбиликальном шве

возникает лопасть U^6 ; дорсальная лопасть становится двураздельной, в основании боковой и первой умбиликальной лопасти появляется гофрировка. При $B = 1,9$ мм и $Ш = 3$ мм (4,1 оборота) лопасть U^6 смещается на внутреннюю часть оборота, а у шва в вершине седла U^6/U^5 отмечается лопасть U^7 . При $B = 2,8$ мм и $Ш = 4$ мм (4,8 оборота) на умбиликальном шве возникает лопасть U^8 ; вентральная, боковая и первая умбиликальная лопасти грубозазубрены в основании. При $B = 3,5$ мм и $Ш = 5$ мм (5,1 оборота) лопасть U^8 переходит на внутреннюю часть оборота; у шва с внешней стороны появляется широкая, мелкая лопасть U^9 ; зазубривание затрагивает лопасти на внутренней части линии. При $B = 5$ мм и $Ш = 8$ мм (5,7 оборота) с внешней стороны оборота у шва возникает несколько ранее лопасть U^{10} , разделена на две ветви $U^{10}_1 U^{10}_2$. Эти ветви на следующей стадии ($B = 7$ мм и $Ш = 10$ мм, 6,2 оборота) сдвигаются относительно шва: U^{10}_1 — на внутреннюю сторону и U^{10}_2 — на внешнюю; все основные лопасти становятся грубозазубренными. При $B = 12,5$ мм и $Ш = 14$ мм (седьмой оборот) лопасти U^{10}_1 и U^{10}_2 раздваиваются.

Лопастная линия в середине восьмого оборота, при $B = 16,8$ мм и $Ш = 16$ мм (7,4 оборота), состоит из 15 лопастей. Вентральная лопасть разделена высоким срединным седлом на две неширокие ветви с зазубренными основаниями и боковыми сторонами. Две главные лопасти также зазубрены в основании и по стенкам. Седла высокие, довольно узкие (особенно на внутренней части линии) с сужением в зазубренной части боковых стенок. В приумбиликальной части лопасти, относящиеся к U^{10} в результате вторичного деления, имеют вид клиновидных зубцов. Формула линии взрослой раковины: $(V_1 V_1) LU^1 U^3 U^5 U^7 U^9 (U^{10}_1 U^{10}_2) (U^{10}_1 U^{10}_2) U^8 U^6 U^4 U^2 I (D_1 D_1)$.

Лопастные линии *Parapopanoceras*, так же как и *Stenopopanoceras*, развиваются за счет появления на шве умбиликальных лопастей и последующего их смещения относительно центра возникновения: четные лопасти переходят на внутреннюю сторону оборота, нечетные — на внешнюю. Но, если у *Stenopopanoceras* общая картина развития усложняется делением, а нередко и смещением лопастных элементов на средних стадиях онтогенеза (U^3 , U^4), то у *Parapopanoceras* лопасти обычно делятся на поздних стадиях развития (у *P. tetsa* — U^7 , U^{10}) и редко на средних стадиях (*P. paniculatum* — U^5).

Анализируя время появления лопастных элементов у разных представителей паропананоцератид в восходящем разрезе, можно отметить следующую закономерность: у раннеанзйских *Stenopopanoceras* образование новых лопастей заканчивается в конце четвертого оборота; у *S. mirabile* Porow (зона taimyrensis, подзона mirabile) лопасти возникают немного позже, чем у более древних *S. karangatiense*. У *Parapopanoceras* образование новых лопастей следует до пятого и даже до шестого оборота. У позднеанзйских представителей этого рода (зона nevadanus) по сравнению с раннеанзйскими (зона taimyrensis) появление новых лопастей отмечается на более поздних стадиях развития.

Представители этого семейства известны в Северо-Восточной Азии в верхнеанизийских и ладинских отложениях. Развитие их своеобразной лопастной линии аммонитового типа установлено в настоящее время С. Н. Алексеевым, который составил схему развития лопастной линии *Sphaerocladiscites omolonensis* Bytschkov по сборам Ю. С. Репина из верхнеладинских отложений бассейна р. Колымы. Ниже приводится схема онтогенеза лопастной линии этого вида в интерпретации автора (рис. 32).

Просутира латиселлятного типа. Примасутира пятилопастная с двураздельной вентральной лопастью и длинным уплощенным седлом

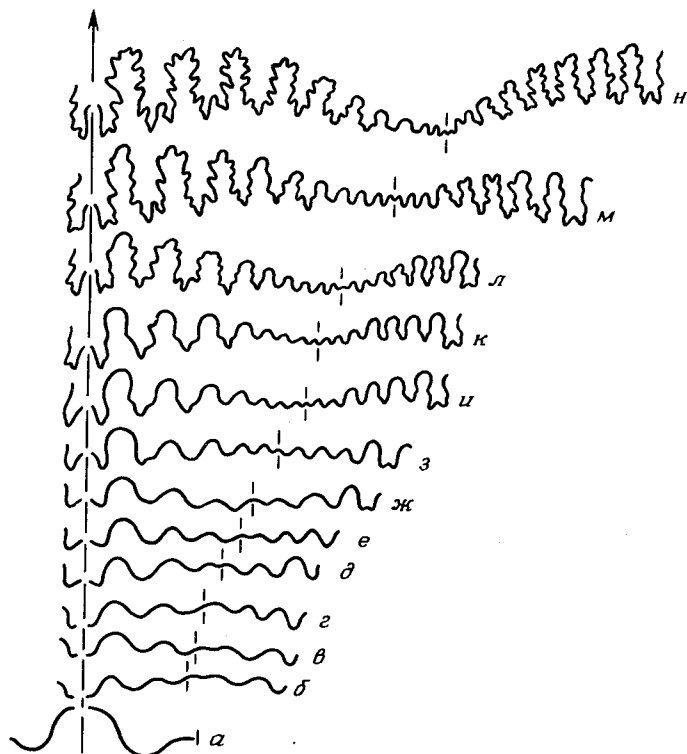


Рис. 32. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Sphaerocladiscites omolonensis* Bytschkov, сборы Ю. С. Репина, схема онтогенеза С. Н. Алексеева, интерпретация автора.

а — просутира (× 40); б — примасутира (× 40); в — третья линия (× 40); г — четвертая линия (× 40); д — 0,6 оборота (× 40); е — 1,1 оборота (× 40); ж — 1,5 оборота (× 40); з — 2,1 оборота (× 40); и — 2,5 оборота (× 30); к — 3,0 оборота (× 25); л — 4,1 оборота (× 15); м — 4,5 оборота (× 15); н — 5,2 оборота (× 10); Верховья р. Колымы, ладинский ярус, зона mcconnelli

U/I. На четвертой линии в вершине этого седла ближе ко внутренней боковой лопасти появляется лопасть, которую, вероятно, следует интерпретировать как первую умбиликальную лопасть. Формула лопастной линии на этой стадии развития представляется как $(V_1 V_1) LU : U^1 ID$. На 0,6 оборота на умбиликальном шве появляется лопасть U^2 , которая смещается на внешнюю сторону, а в районе умбиликального шва возникает лопасть U^3 . Формула линии на стадии в 1,1 оборота интерпретирована М. Н. Вавиловым как $(V_1 V_1) LUU^2 : U^3 U^1 ID$. Лопастная линия в начале третьего оборота состоит из 10 лопастей — $(V_1 V_1) LUU^2 U^4 : U^5 U^3 U^1 I (D_1 D_1)$. На третьем обороте главные лопасти покрываются гофрировкой, в конце него формула лопастной линии представляется в следующем виде: $(V_1 V_1) LUU^2 U^4 U^6 U^8 U^{10} : U^{11} : U^9 U^7 U^5 U^3 U^1 I (D_1 D_1)$. Далее, на четвертом обороте, по-видимому, происходит деление лопасти U^{11} и смещение ее частей на внешнюю и внутреннюю стороны оборота; на шве возникает лопасть U^{12} . Формула лопастной линии на этой стадии развития — $(V_1 V_1) LUU^2 U^4 U^6 U^8 U^{10} U^{11} : U^{12} : U^9 U^7 U^5 U^3 U^1 I \times (D_1 D_1)$. Лопасты приобретают грубые зубцы в основании, седла — гофрировку стенок. На стадии в 4,5 оборота лопасть U^{12} смещается на внешнюю сторону оборота, а на шве появляется лопасть U^{13} , которая в начале шестого оборота смещается на внутреннюю часть раковины. Судя по данным С. Н. Алексеева, новые лопасти продолжают появляться на седьмом и восьмом оборотах фрагмокона. Формула линии (5,2 оборота) в интерпретации М. Н. Вавилова следующая $(V_1 V_1) LUU^2 U^4 \times U^6 U^8 U^{10} U^{11} U^{12} U^{14} : U^{15} U^{13} U^9 U^7 U^5 U^3 U^1 I (D_1 D_1)$.

Схема развития лопастной линии *Sphaerocladiscites* на ранних стадиях онтогенеза идентична развитию линии *Phyllocladiscites*. Согласно данным Ю. Д. Захарова [25], примасутира анизийского вида *P. bassarginensis* Yu. Zakharov имеет зачаточную пятую лопасть, лежащую на умбиликальном шве. Далее лопастная линия этого вида развивается путем возникновения на шве умбиликальных лопастей и последующего их смещения согласно формуле — $(V_1 V_1) LUU^2 \dots U^1 ID$. Окончательно тип развития линии *P. bassarginensis* формируется примерно на 1,6–1,7 оборота фрагмокона. К сожалению, развитие линии прослежено только до середины третьего оборота и поэтому трудно судить о дальнейших ее преобразованиях. Формула лопастной линии на последующей, изученной Ю. Д. Захаровым [25], стадии следующая: $(V_1 V_1) LUU^2 U^4 : U^5 : U^3 U^1 I (D_1 D_1)$.

Недавно А. Г. Константинов (1988 г.) привел генетическую формулу лопастной линии позднеанизийского *Neocladiscites parenicus* Рорow, но высказал сомнение, касающееся числа лопастей в примасутире, и тем самым исказил интерпретацию развития лопастной линии. По мнению автора, формула лопастной линии *N. parenicus* должна иметь следующий вид $(V_1 V_1) LUU^2 U^4 U^6 U^8 U^{10} U^{11} U^{12} : U^9 U^7 U^5 U^3 U^1 I (D_1 D_1)$.

Развитие лопастной линии *Paracladiscites* sp. (табл. XII, фиг. 4) из зоны tenuis карнийского яруса архипелага Свальбард, к сожалению, не было установлено ввиду значительной пиритизации внутренних оборотов.

Развитие лопастной линии представителей семейства рассматривается на примере позднеладинских *Arctoptychites kruzini* Bytsch. из верхнеладинских отложений (зона omoljensis) Северного Хараулаха и *Aristoptychites kolymensis* (Kipar.) (зона krugi) Омудевского поднятия.

Наиболее полно онтогенетическое развитие лопастной линии прослежено у *A. kolymensis* (Kipar.) (табл. XI, фиг. 3, 5). Просутира латиселлатного типа, примасутира четырехлопастная (рис. 33, 34). Уже на третьей лопасти около умбиликального шва зарождается лопасть U^1 . При $B = 0,4$ мм и $Ш = 0,9$ мм (0,7 оборота) линия пятилопастная—

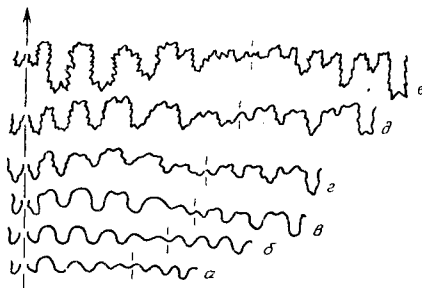


Рис. 33. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Arctoptychites kruzini* Bytschkov, экз. 46/321.

а — при $B = 0,7$ мм и $Ш = 1,8$ мм (2,5 оборота, $\times 20$); б — при $B = 0,8$ мм и $Ш = 2,2$ мм (2,8 оборота, $\times 20$); в — при $B = 1$ мм и $Ш = 2,8$ мм (3,4 оборота, $\times 15$); г — при $B = 2$ мм и $Ш = 5$ мм (4,6 оборота, $\times 15$); д — при $B = 8$ мм и $Ш = 19$ мм (7,4 оборота, $\times 5$); е — при $B = 14$ мм и $Ш = 28$ мм (8,5 оборота, $\times 5$); хр. Хараулах, р. Аджирхай, ладинский ярус, зона omoljensis

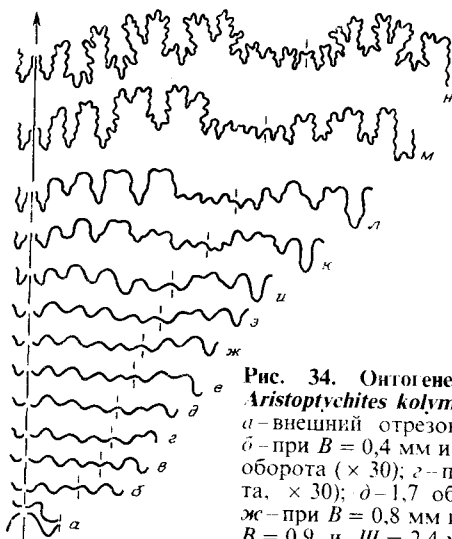


Рис. 34. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Aristoptychites kolymensis* (Kipar.), экз. 9/824.

а — внешний отрезок просутиры и примасутиры ($\times 45$); б — при $B = 0,4$ мм и $Ш = 0,9$ мм (0,7 оборота, $\times 30$); в — 1,3 оборота ($\times 30$); г — при $B = 0,5$ мм и $Ш = 1$ мм (1,5 оборота, $\times 30$); д — 1,7 оборота ($\times 30$); е — 2,5 оборота ($\times 20$); ж — при $B = 0,8$ мм и $Ш = 2$ мм (2,8 оборота, $\times 20$); з — при $B = 0,9$ мм и $Ш = 2,4$ мм (3,4 оборота, $\times 20$); и — при $B = 1,2$ мм и $Ш = 3$ мм (3,6 оборота, $\times 20$); к — при $B = 1,7$ мм и $Ш = 4,5$ мм (4,6 оборота, $\times 15$); л — при $B = 2$ мм и $Ш = 5,6$ мм (пятый оборот, $\times 15$); м — при $B = 3,5$ мм и $Ш = 8,5$ мм (6,5 оборота, $\times 12$); н — при $B = 7$ мм и $Ш = 14,6$ мм (7,8 оборота, $\times 7$); Омудевское поднятие, р. Олгуя, ладинский ярус, зона tessonnelli

($V_1 V_1$) $LU^1 : ID$; вентральная лопасть двураздельная. На стадии 1,3 оборота около умбиликального шва появляется лопасть U^2 ; седло I/D — широкое и высокое. При $B = 0,5$ мм и $Ш = 1$ мм (1,5 оборота) на внутренней стороне раковины в вершине седла I/D появляется лопасть I^1 . На стадии 1,7 оборота лопастная линия имеет следующую формулу—($V_1 V_1$) $LU^1 U^2 : II^1 D$. На стадии 2,5 оборота на умбиликальном шве возникает лопасть U^3 . При $B = 0,8$ мм и $Ш = 2$ мм (2,8 оборота) лопасть U^3 смещается на внешнюю сторону оборота. При $B = 0,9$ мм и $Ш = 2,4$ мм (3,4 оборота) в вершине седла I/I^1 появляется лопасть I^2 , лопасть I по-прежнему располагается с внутренней стороны непосредственно около умбиликального шва.

При $B = 1,2$ мм и $Ш = 3$ мм (3,6 оборота) лопасть I начинает делиться на две ветви. При $B = 1,7$ мм и $Ш = 4,5$ мм (4,6 оборота) у шва с внешней стороны возникает лопасть U^4 ; лопасть U^3 подготавливается к предстоящему делению. Лопастная линия на этой стадии приобретает «птихитовый» облик: седла U^1/U^2 , U^2/U^3 и I^1/I^2 становятся коробчатыми с неглубокими врезами на сводах. При $B = 2$ мм и $Ш = 5,6$ мм (пятый оборот) умбиликальный отрезок линии от шва до лопасти U^3 постепенно покрывается мелкими зубцами. Лопастная линия взрослой раковины в 7–8 оборотов аммонитового типа. Седла U^1/U^2 , U^2/U^3 и I^1/I^2 широкие, коробчатой формы, плоские своды которых несут глубокие врезы. Прочие седла более узкие, также несут врезы на вершинах. Вентральная лопасть маленькая, неглубокая. Все элементы линии несут грубую гофрировку. Умбиликальный отрезок линии на внешней стороне раковины от шва до лопасти U^3 приобретает вид сутуральной лопасти. Формула лопастной линии взрослой раковины ($V_1 V_1$) $LU^1 U^2 (U^3 U^3) (U^4 = S) : (I_1 I_1) I^2 I^1 (D_1 D_1)$.

Ранее, при изучении онтогенетического развития лопастной линии *Aristoptychites kolymensis* (Kipar.) [10], были пропущены некоторые начальные стадии, что послужило причиной неправильной интерпретации морфогенеза.

Лопастная линия *Arctoptychites kruzini* Bytsch. (табл. XI, фиг. 1) описана только начиная с 2,5 оборота фрагмента, при $B = 0,7$ мм и $Ш = 1,8$ мм. На этой стадии линия восьмиллопастная: вентральная лопасть двураздельная, остальные — плавно округленные без каких-либо усложнений (см. рис. 33). Несмотря на то, что ранние стадии развития наблюдать не удалось, все же можно достаточно уверенно говорить о типе развития линии. Приемлемой интерпретацией является—($V_1 V_1$) $LU^1 U^2 U^3 : II^1 D$. При $B = 0,8$ мм и $Ш = 2,2$ мм (2,8 оборота) на шве появляется лопасть U^4 . При $B = 1$ мм и $Ш = 2,8$ мм (3,4 оборота) лопасть U^4 , по-прежнему располагаясь на шве, делится на U^4_1 и U^4_2 ; вершины седел на внутренней части линии становятся коробчатыми и на их уплощенных вершинах закладываются мелкие лопасти. При $B = 2$ мм и $Ш = 5,6$ мм (4,6 оборота) лопастная линия уже отчетливо «птихитового» типа. Формула лопастной линии на этой стадии—($V_1 V_1$) $LU^1 U^2 U^3 U^4_1 : U^4_2 : II^1 (D_1 D_1)$. На лопастных элементах появляется гофрировка, которая с ростом раковины усиливается и линия раковины в 7–8 оборотов

становится аммонитового типа. Вершины седел, особенно на внутреннем отрезке линии, усложнены мелкими дополнительными лопастями. Формула лопастной линии на этой стадии развития остается без изменений.

Семейство Meekoceratidae Waagen, 1895

Онтогенетическое развитие лопастной линии раннеанизийских микроцератид рассматривается на примере единственного представителя этого семейства, проникшего в средний триас, — *Karangatites evolutus* Porow (рис. 35). Просура ангустиселлятного типа, присура четырехлопастная. При $B = 0,37$ мм и $Ш = 0,5$ мм (0,5 оборота) линия четырехлопастная — $VL:ID$. При $B = 0,45$ мм и $Ш = 0,6$ мм (начало второго оборота), образовавшаяся несколько ранее лопасть U^1 смещена на внешнюю сторону оборота; линия на этой стадии пятилопастная — $VLU^1:ID$. Вентральная лопасть с уплощенным основанием. При $B = 0,9$ мм и $Ш = 1$ мм (конец второго оборота) внутренняя боковая лопасть, сместившаяся на шов, делится на две ветви — I_v и I_d . Вентральная лопасть становится двураздельной. Формула лопастной линии становится — $(V_1 V_1) LU^1 I_v: I_d D$. В таком виде лопастная линия сохраняется на всех последующих стадиях развития. Единственным дополнением является раздвоение дорсальной лопасти на четвертом обороте и зазубривание оснований лопастей на внешнем отрезке линии. Лопастная линия взрослой раковины на 5–5,5 оборотах представлена короткой вентральной лопастью с заостренными ветвями, глубокой боковой лопастью, небольшой первой умбиликальной, двураздельной внутренней боковой с широким и пологим внешним отрезком (I_v) и узким, небольшим внутренним (I_d) и довольно глубокой, узкой, двураздельной дорсальной лопастью. Главные седла в два–три раза шире основных лопастей, с широкими округленными вершинами. Все главные лопасти несут мелкие зубчики в основании. Формула лопастной линии: $(V_1 V_1) LU^1 I_v: I_d (D_1 D_1)$.

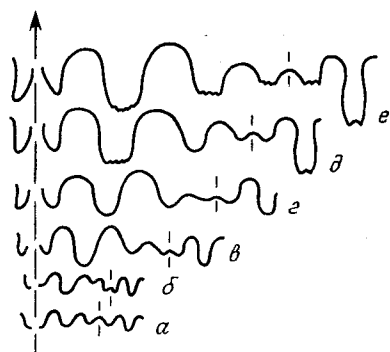


Рис. 35. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Karangatites evolutus* Porow, экз. 25/820.

а — при $B = 0,6$ мм и $Ш = 0,8$ мм (1,2 оборота, $\times 45$); б — при $B = 0,9$ мм и $Ш = 1$ мм (конец второго оборота, $\times 20$); в — при $B = 1,5$ мм и $Ш = 1,7$ мм (2,2 оборота, $\times 20$); г — при $B = 2,8$ мм и $Ш = 3$ мм (3,5 оборота, $\times 18$); д — при $B = 4$ мм и $Ш = 3,2$ мм (четвертый оборот, $\times 18$); е — при $B = 8$ мм и $Ш = 6$ мм (5,5 оборота, $\times 10$); нижнее течение р. Оленек, г. Карангати; анизийский ярус, зона taimyrensis

Развитие лопастных линий позднеоленинских представителей семейства Meekoceratidae [25] в основном следует путем появления и смещения на внешнюю сторону оборота первой и второй умбиликальных лопастей — $(V_1 V_1) LU^1 U^2: I (D_1 D_1)$. Но наряду с этим у некоторых родов, и особенно у конечных видов, появляется возможность двоякого толкования второго умбиликального элемента как U^2 или как результат деления I . Это является результатом зарождения у микроцератид нового типа развития лопастной линии. У тупиковых родов, например *Karangatites*, лопастная линия развивается путем деления внутренней боковой лопасти.

Семейство Danubitidae Spath, 1951

Представители этого семейства очень редко встречаются в Бореальной области. Почти все отмечаемые до сих пор данубитиды, по-видимому, относятся к семейству Longobarditidae, так как их лопастная линия не характеризуется чертами, присущими данубитидам. В настоящее время известны находки *Danubites tozeri* Korch. в нижнеанизийских отложениях Шпицбергена [31] и Восточного Таймыра (мыс Цветкова) [11]. Среди аммоноидей зоны tardus на Восточном Таймыре в последнее время обнаружены своеобразные формы [11], которые по своей морфологии и, главное, по характеру развития лопастной линии, могут быть отнесены к данубитидам (табл. III, фиг. 2, 3).

Лопастная линия этих аммоноидей, отнесенных к *Taimyrites immutabilis* Vavilov et Ark. в начале второго оборота сохраняет количество лопастей примасуры — $VL:ID$ (рис. 36). В середине второго оборота на седле L/I на внешней стороне от умбиликального шва появляется лопасть U^1 . В конце второго оборота — начале третьего происходит деление внутренней боковой лопасти I : она смещается на шов и уплощается, а на ее боковой стороне появляется сначала едва заметный, потом отчетливый перегиб. В начале третьего оборота вентральная лопасть делится срединным седлом на две ветви, в конце него новообразованные лопасти I_v и I_d обособляются, причем I_v вдвое короче I_d . В середине четвертого оборота линия шестилопастная — $(V_1 V_1) LU^1 I_v: I_d (D_1 D_1)$ с высоким боковым седлом и узкой глубокой дорсальной лопастью. В конце четвертого оборота на седле I_v/I_d , лежащем на шве, появляется лопасть I^1 , которая на пятом обороте смещается на внешнюю сторону оборота. В таком виде лопастная линия сохраняется до конца пятого оборота, ее формула $(V_1 V_1) LU^1 I_v I^1: I_d (d_1 d_1)$.

Лопастная линия *Danubites tozeri* Korch. развивается, по-видимому, аналогичным образом, но без образования новой лопасти I^1 . По такому же принципу развиваются и лопастные линии представителей рода *Paradanubites*, описанные А. А. Шевыревым [50] из верхнеанизийских отложений северо-западного Кавказа и Л. Д. Кипарисовой (1961 г.) из верхнеоленинских отложений Приморья. На рис. 30 [50], где приведены лопастные линии *P. palmatus* Chev. и *P. orbicularis* Chev., у последнего отчетливо видна раздвоенная внутренняя боковая лопасть, крылья

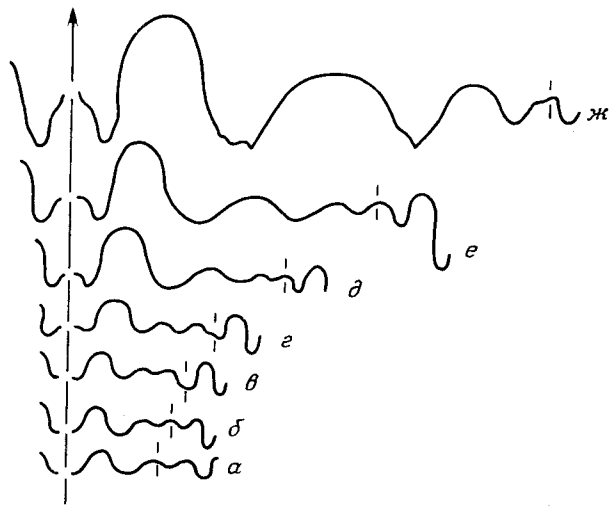


Рис. 36. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Taimyrites immutabilis* Vavilov et Arkadiev, экз. 19/315.

а-при $B = 0,4$ мм (1,2 оборота, $\times 40$); б-при $B = 0,65$ мм (1,5 оборота, $\times 25$); в-при $B = 0,8$ мм (1,8 оборота, $\times 25$); з-при $B = 0,9$ мм (2,2 оборота, $\times 25$); д-при $B = 21,5$ мм (2,8 оборота, $\times 18$); е-при $B = 2$ мм (3,5 оборота, $\times 18$); ж-при $B = 3$ мм (3,8 оборота, $\times 18$); Восточный Таймыр, мыс Цветкова, анзийский ярус, зона tardus

которой смещены относительно умбиликального шва. Лопастные линии *Danubites admaris* Kipar. и *P. incertus* (Kipar.), судя по рисункам в работе Л. Д. Кипарисовой (1961 г.), развиваются по формуле $(V_1 V_1) LU^1 I_v$; $I_d(D_1 D_1)$, без образования лопасти I^1 на конечной стадии онтогенеза.

Семейство Beyrichitidae Spath, 1934

Особенности развития лопастной линии изучены у восьми представителей семейства, которые ограничены в своем распространении верхне-анзийским подъярусом: *Gymnotoceras rotelliforme* (Meek) (зона rotelliforme), *Gymnotoceras sp.*, *Parafrechites meeki* (Mojs.), *Frechites nevadanus* (Mojs.), *F. darkjensis* Vavilov et Ark., *F. laqueatum* (Lind.), *F. wemplei* (Smith) (зона nevadanus), *Arctogymnites sonini* Popow (зоны nevadanus и srectori). Онтогенез лопастных линий у некоторых из перечисленных видов был описан ранее [1, 4, 54].

Онтогенетическое развитие лопастной линии *Gymnotoceras rotelliforme* (Meek) (табл. IX, фиг. 3, 4, рис. 37) прослежено, начиная с 1, 2 оборота фрагмокона. На этой стадии сохраняется число лопастей, присущее примасуре — $VL:ID$. Вентральная лопасть с уплощенным основанием, боковая лопасть широкая и мелкая. При $B = 0,8$ мм и $Ш = 1$ мм (1,8

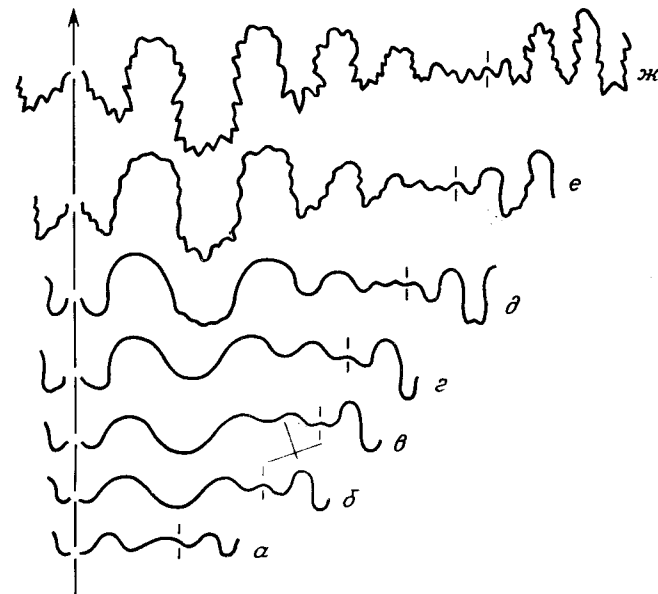


Рис. 37. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Gymnotoceras rotelliforme* (Whiteaves), экз. 26/820.

а-при $B = 0,5$ мм и $Ш = 0,75$ мм (1,2 оборота, $\times 35$); б-при $B = 0,8$ мм и $Ш = 1$ мм (1,8 оборота, $\times 35$); в-при $B = 1,5$ мм и $Ш = 1,6$ мм (2,2 оборота, $\times 30$); з-при $B = 1,7$ мм и $Ш = 1,8$ мм (2,5 оборота, $\times 25$); д-при $B = 2,2$ мм и $Ш = 2,3$ мм (3,4 оборота, $\times 20$); е-при $B = 7$ мм и $Ш = 5$ мм (четвертый оборот, $\times 10$); ж-при $B = 16$ мм и $Ш = 12$ мм (пятый оборот, $\times 4$); хр. Хараулах, реч. Артист-Агатын-Юреге, анзийский ярус, зона rotelliforme

оборота) в вершине пологого седла L/I около умбиликального шва с внешней стороны оборота появляется лопасть U^1 , вентральная лопасть становится двураздельной. При $B = 1,5$ мм и $Ш = 1,6$ мм (2,2 оборота) внутренняя боковая лопасть несимметрично делится на две ветви, из которых одна смещается на внешнюю сторону — $(V_1 V_1) LU^1 I_v$; $I_d D$. При $B = 1,7$ мм и $Ш = 1,8$ мм (2,5 оборота) такое асимметричное деление лопасти I становится более разительным. При $B = 2,2$ мм и $Ш = 2,3$ мм (3,4 оборота) лопасти I_v и I_d расходятся друг от друга на значительное расстояние. На этой стадии на шве расположена лопасть I^1 , а вблизи шва с внешней стороны — лопасть I^2 . При $B = 7$ мм и $Ш = 5$ мм (четвертый оборот) главные элементы линии покрыты гофрировкой: лопасть I^1 смещена на внутреннюю сторону оборота, а с внешней стороны у шва возникшая несколько ранее лопасть I^3 уже разделена низким седлом на две ветви. Лопастная линия *Gymnotoceras rotelliforme* (Meek) на пятом обороте состоит из десяти лопастей. Все элементы линии покрыты грубой гофрировкой. Формула линии на этой стадии развития — $(V_1 V_1) LU^1 I_v I^2 (I_1^3 I_1^3) : I^4 I^1 I_d (D_1 D_1)$.

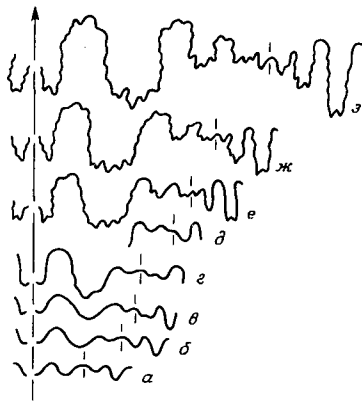


Рис. 38. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Frechites nevadanus* (Mojs.), экз. 36/321.

а-при $B = 0,38$ мм и $Ш = 0,75$ мм (первый оборот, $\times 45$); б-при $B = 0,6$ мм и $Ш = 1$ мм (1,5 оборота, $\times 45$); в-при $B = 0,8$ мм и $Ш = 1,25$ мм (1,8 оборота, $\times 30$); г-при $B = 1,3$ мм и $Ш = 2$ мм (2,6 оборота, $\times 25$); д-при $B = 2$ и $Ш = 2,5$ мм (3,2 оборота, $\times 15$); е-при $B = 2,5$ мм и $Ш = 3$ мм (3,4 оборота, $\times 15$); ж-при $B = 3,5$ мм и $Ш = 5$ мм (3,7 оборота, $\times 15$); з-при $B = 9$ мм и $Ш = 8$ мм (4,6 оборота, $\times 8$); хр. Хараулах, руч. Артист-Агатын-Юреге, анизийский ярус, зона nevadanus

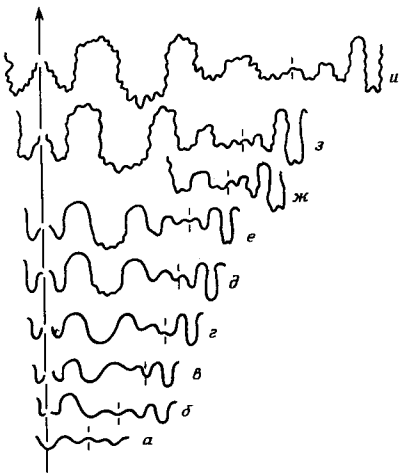


Рис. 39. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Frechites darkyensis* Vavilov et Ark., экз. 38/321.

а-при $B = 0,3$ мм и $Ш = 0,45$ мм (0,5 оборота, $\times 40$); б-при $B = 0,5$ мм и $Ш = 0,7$ мм (1,1 оборота, $\times 25$); в-при $B = 1,2$ мм и $Ш = 1,6$ мм (1,5 оборота, $\times 15$); г-при $B = 1,5$ мм и $Ш = 2,1$ мм (2,2 оборота, $\times 15$); д-при $B = 2,3$ мм и $Ш = 3$ мм (2,5 оборота, $\times 12$); е-при $B = 3$ мм и $Ш = 3,6$ мм (3,2 оборота, $\times 12$); ж-при $B = 3,6$ мм и $Ш = 4,2$ мм (3,5 оборота, $\times 12$); з-при $B = 6,5$ мм и $Ш = 6,5$ мм (четвертый оборот, $\times 12$); у-при $B = 16$ мм и $Ш = 12$ мм (пятый оборот, $\times 6$); побережье Оленекского залива, пос. Станнах-Хочо, анизийский ярус, зона nevadanus

Развитие лопастной линии нового рода *Frechitoides* (табл. IX, фиг. 2) недавно рассмотрена А.Г. Константиновым (1987 г.) на примере *F. migayi* (Kipar.), распространенного в зоне nevadanus (подзона тугай) Восточного Таймыра. К сожалению, стадии изменения лопастных элементов, за редким исключением, сопоставлены только с численной величиной высоты и ширины, что не позволяет установить время происходящих преобразований. Отмечено, что в начале третьего оборота происходит асимметричное деление внутренней боковой лопасти. Конечная формула лопастной линии *F. migayi* (Kipar.) в интерпретации автора сводится к следующему: $(V_1 V_1) LU^1 I_v^1 (I_1^2 I_1^2) : I_d^1 I_d (D_1 D_1)$.

Онтогенетическое развитие лопастной линии рода *Frechites* рассматривается на примере четырех видов *F. nevadanus* (Mojs.), *F. darkyensis*

Vavilov et Ark., *F. wemplei* (Smith) и *F. laqueatum* (Lind.), происходящих из зоны nevadanus верхнеанизийских отложений Северного Хараулаха и побережья Оленекского залива (табл. X, фиг. 1-4, 7, 8).

У *F. nevadanus* примасура четырехлопастная $VL:ID$ (рис. 38). На протяжении полутора оборотов лопастная линия состоит только из четырех элементов. В интервале 1-1,2 оборота ($B = 0,38$ мм и $Ш = 0,75$ мм) в основании вентральной лопасти намечается низкое седло, разделяющее лопасть на две ветви. Седло L/I становится широким и низким. При $B = 0,8$ мм и $Ш = 1,25$ мм (1,8 оборота) в вершине седла L/I с внешней стороны от умбиликального шва находится лопасть U^1 ; внутренняя боковая лопасть становится двураздельной. Формула лопастной линии на этой стадии $(V_1 V_1) LU^1 : (I_1 I_1) D$. При $B = 1,3$ мм и $Ш = 2$ мм (2,6 оборота) в основании боковой лопасти появляются зубчики; двураздельная внутренняя боковая лопасть приобретает асимметричную форму, причем ее первая составляющая разрастается до размеров нормальной лопасти. При $B = 2$ мм и $Ш = 2,5$ мм (3,2 оборота) левая составляющая лопасти I , превратившаяся в неглубокий выступ, переходит на внешнюю сторону оборота. Формула лопастной линии на этой стадии развития $(V_1 V_1) LU^1 I_v^1 : I_d (D_1 D_1)$.

При $B = 2,5$ мм и $Ш = 3$ мм (3,4-3,5 оборота) основные элементы линии приобретают гофрировку. На умбиликальном шве появляется лопасть I^1 , которая впоследствии смещается на внутреннюю сторону оборота. Левая составляющая внутренней боковой лопасти (I_v) делится на две ветви. При $B = 3,5$ мм и $Ш = 5$ мм на шве в вершине седла $(I_{v1} I_{v1})/I^1$ появляется лопасть I^2 . При $B = 9$ мм и $Ш = 8$ мм (4,6 оборота) лопастная линия имеет следующую формулу $(V_1 V_1) LU^1 (I_{v1} I_{v1}) I^2 : I^1 I_d (D_1 D_1)$. Все элементы линии несут грубую гофрировку, дорсальная лопасть двураздельная с гофрированными стенками.

У *Frechites darkyensis* Vavilov et Ark. (рис. 39) из зоны nevadanus разрезов по р. Даркы и мыса Станнах-Хочо первая умбиликальная лопасть появляется раньше, чем у *F. nevadanus* в самом начале второго оборота при $B = 0,5$ мм и $Ш = 0,7$ мм. Момент деления внутренней боковой лопасти также устанавливается раньше: растягивание и уплощение основания лопасти I отмечается на 1,5 оборота фрагмолкона. Возникновение на шве лопасти I^1 фиксируется на 3,2 оборота раковины. Формула лопастной линии *F. darkyensis* при $B = 16$ и $Ш = 12$ (пятый оборот) следующая $(V_1 V_1) LU^1 I_v^1 : I^1 I_d (D_1 D_1)$.

Особенностью развития лопастной линии *F. laqueatum* (Lind.) является появление на фоне деления лопасти I^1 новообразованных лопастей I^2 и I^3 . Формула лопастной линии этого вида при $B = 21$ мм и $Ш = 17$ мм (пятый оборот) $(V_1 V_1) LU^1 I_v^1 I^2 : I^3 I_d (D_1 D_1)$.

Развитие лопастной линии представителей рода *Parafrechites* в целом напоминает развитие линии *Gymnotoceras*, но в отличие от них лопастные линии *Parafrechites* развиваются путем многократного деления умбиликальных элементов. У *P. meeki* (Mojs.), которые ранее относились к *Gymnotoceras*, формула лопастной линии сводится к следующему: $(V_1 V_1) LU^1 I_v^1 (I_v^1 = S) : (I_d^1 = S) I_d (D_1 D_1)$.

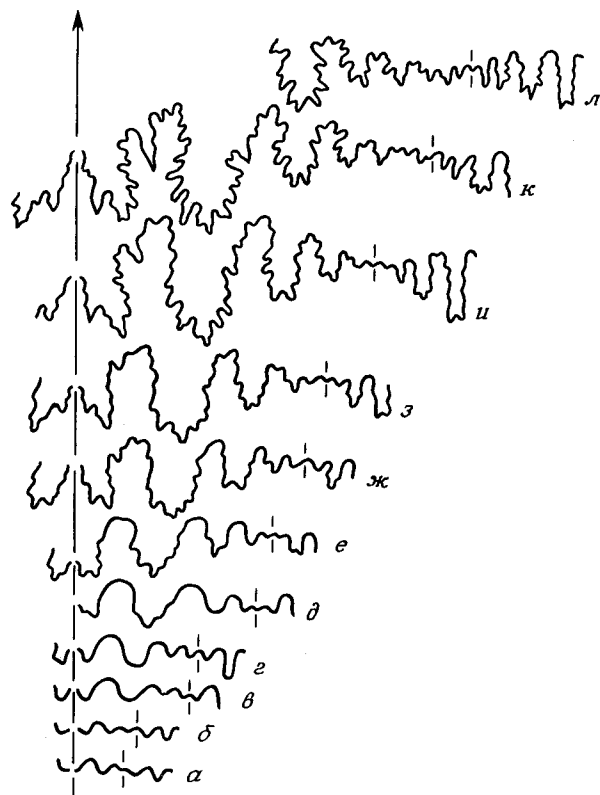


Рис. 40. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Arctogymnites sonini* Porow, экз. 9/830.

а—0,5 оборота ($\times 25$); б—при $B = 0,8$ мм и $Ш = 0,75$ мм (1,3 оборота, $\times 20$); в—при $B = 1$ мм и $Ш = 1,5$ мм (1,6 оборота, $\times 15$); г—при $B = 1,3$ мм и $Ш = 2$ мм (1,8 оборота, $\times 15$); д—при $B = 1,85$ мм и $Ш = 2,5$ мм (2,1 оборота, $\times 15$); е—при $B = 2,2$ мм и $Ш = 3$ мм (2,6 оборота, $\times 15$); ж—при $B = 3$ мм и $Ш = 3,6$ мм (третий оборот, $\times 10$); з—при $B = 5,1$ мм и $Ш = 5,2$ мм (3,3 оборота, $\times 8$); и—при $B = 6$ мм и $Ш = 5,3$ мм (3,6 оборота, $\times 6$); к—при $B = 9$ мм и $Ш = 6$ мм (четвертый оборот, $\times 6$); л—при $B = 28$ мм и $Ш = 10$ мм (4,5 оборота, $\times 3$); хр. Хараулах, руч. Артист-Агатын-Юреге; анисийский ярус, зона nevadanus

Онтогенетическое развитие лопастной линии *Arctogymnites*, которые вслед за Э. Тозером [82, 85] рассматриваются мною в составе семейства Beyrichitidae, были изучены ранее на примере *A. sonini* Porow из зоны nevadanus. В рисунке и трактовке первого умбиликального элемента, как возникшего в результате раннего деления внутренней боковой лопасти, была допущена ошибка. В действительности, с внешней стороны около шва возникает лопасть U^1 , как у других ператитов.

У *A. sonini* Porow (рис. 40) просутура ангустиселлятного типа, состоящая из высокого вентрального и низкого дорсального седла, между которыми расположены мелкая боковая и внутренняя боковая лопасти. Примасутура четырехлопастная. Линия раковины в 0,5 оборота состоит из пяти лопастей: вентральной с уплощенным основанием; боковой; первой умбиликальной, лежащей непосредственно у шва; внутренней боковой; дорсальной. При $B = 0,8$ мм и $Ш = 0,75$ мм (1,3 оборота) вентральная лопасть раздваивается. При $B = 1$ мм и $Ш = 1,5$ мм (1,6 оборота) происходит смещение внутренней боковой лопасти на умбиликальный шов и ее растягивание и уплощение. При $B = 1,3$ мм и $Ш = 2$ мм (1,8 оборота) внутренняя боковая лопасть делится на две асимметричные ветви— I_r и I_d , вентральная лопасть широкая, двураздельная. При $B = 1,85$ мм и $Ш = 2,5$ мм (2,1 оборота) ветви вентральной лопасти увеличиваются в размерах и уплощаются. При $B = 2,2$ мм и $Ш = 3$ мм на умбиликальном шве образуется лопасть I^1 , которая при $B = 3$ мм и $Ш = 3,6$ мм (третий оборот) смещается на внутреннюю сторону; главные лопасти приобретают слабую гофрировку и зазубривание в основание. У шва с внешней стороны возникает лопасть I^2 . При $B = 5,1$ мм и $Ш = 5,2$ мм (3,3 оборота) почти все элементы линии гофрированы. При $B = 6$ мм и $Ш = 5,3$ мм (3,6 оборота) на умбиликальном шве возникает лопасть I^3 , которая к концу четвертого оборота смещается на внутреннюю сторону раковины. При $B = 9$ мм и $Ш = 6$ мм (конец четвертого оборота) на шве возникает лопасть I^4 . При $B = 28$ мм и $Ш = 10$ мм (4,5 оборота) происходит значительное усложнение седла I^2/I^4 . Лопасть I^4 , перешедшая на внешнюю сторону оборота, раздваивается, а в вершине седла I^2/I^4 появляется лопасть, которую можно трактовать как дополнительную (Z). Формула лопастной линии на стадии 4,5–4,7 оборота представляется в следующем виде— $(V_1 V_1) LU^1 I_r I_d^2 Z^1 (I_r^4 I_d^4) : I^3 I^1 I_d (D_1 D_1)$.

Лопастная линия взрослой раковины, как, например, у паратипа *A. sonini* Porow (экз. 212/6399, ЦНИГРмузей), при $B = 46$ мм и $Ш > 20$ мм состоит из широкой двураздельной вентральной лопасти, такой же глубокой боковой и неглубокой узкой, слабо раздвоенной дорсальной лопасти. Первая умбиликальная лопасть уступает боковой по глубине, но почти такой же ширины и разветвленных очертаний.

Таблица 6

Вид	Номер оборота, на котором возникают лопасти				
	U^1	I_r/I_d	I^1	I^2	I^3
<i>Gymnotoceras rotelliforme</i>	1,8	2,2	3,2	3,4	4,0
<i>Frechites nevadanus</i>	1,5	1,8	3,4	3,7	—
<i>Frechites darkyensis</i>	1,1	1,5	3,2	—	—
<i>Parafrechites meeki</i>	1,0	1,4	3,0	—	—
<i>Arctogymnites sonini</i>	0,5	1,7	3,0	3,0	3,6

Внутренняя боковая лопасть I_d почти вдвое короче дорсальной, закругленная и слабо приостренная в основании. Лопасты рассечены простыми выемками и зубцами без дополнительных усложнений. Седла вытянуты в высоту и такой же ширины, что и лопасти. Их вершины довольно узкие, закругленные, особенно на внутренней части линии.

В развитии лопастной линии у представителей семейства Beyrichitidae отмечается следующая тенденция: у поздних форм лопастные элементы появляются на более ранних уровнях. Это особенно касается момента появления первой умбиликальной лопасти, а также деления внутренней боковой лопасти (табл. 6).

Семейство Lobitidae Mojs, 1882

В пределах азиатского сектора Бореальной области это семейство аммоноидей представлено только одним родом и видом *Lobites kolymensis* Bytsch, который встречается только в зоне mconnelli верхнеладинского подъяруса [6]. Развитие его гониатитовой лопастной линии до сих пор неизвестно, и поэтому о систематическом положении этого семейства можно судить только на основании краткого описания онтогенеза лопастной линии *Paralobites nautilus* (Mstr.) из нижнекарнийских отложений Альп [75].

Примасура *Paralobites* четырехлопастная, ничем не отличающаяся от примасур большинства триасовых аммоноидей. К сожалению, стадии развития на схеме онтогенеза лопастной линии *Paralobites* О. Шиндевольф [75] не сопоставил ни с размерами (кроме последнего рисунка), ни с номерами оборотов. В общих чертах развитие линии происходит следующим образом: $VL:ID$ (примасура) $-(V_1 V_1)LU^1:ID - (V_1 V_1)LU^1:(I_1 I_1)(D_1 D_1) - (V_1 V_1)LU^1 U^2:(I_1 I_1)(D_1 D_1) - (V_1 V_1) \times (L_1 L_1)(U_1^1 U_1^1)U^2:(I_1 I_1)(D_1 D_1)$. Последняя стадия зарисована О. Шиндевольфом при высоте оборота 1,2 мм. Вероятно, два рисунка линии, следующие за примасурой, относятся ко второму обороту. Развитие лопастной линии *Paralobites* отличается от всех известных аммоноидей сочетанием появляющихся на внешней части линии умбиликальных лопастей с последующим делением почти всех возникающих элементов. Первой начинает делиться внутренняя боковая лопасть. На этом основании следует, с определенной долей условности, относить семейство Lobitidae и одноименное надсемейство к подотряду Ceratitina.

Семейство Gymnitidae Waagen, 1895

Характер изменений лопастной линии удалось проследить только у *Anagymnites grandis* Arkadiev et Vavilov [11], происходящего из зоны tardus нижнеанизийского подъяруса в разрезе на г. Туора-Хая в низовьях р. Оленек (табл. III, фиг. 1).

Лопастная линия *A. grandis* при $B = 9,5$ мм и $III = 5,5$ мм на внешнем отрезке состоит из вентральной, боковой, первой умбиликальной

и крутой, спадающей вниз суспенсивной или ауксиллярной лопасти. Последняя состоит из многочисленных мелких лопастей, возникших, вероятно, в результате многократного деления внутренней боковой лопасти. Седла и лопасти гофрированы. Вентральная лопасть широкая, двураздельная, боковая – самая глубокая. Дальнейшее усложнение линии связано с усилением расчлененности лопастей и седел, а также с появлением новых элементов в суспенсивной лопасти, которые возникают на шве, либо на дорсальной стороне седла, разделяющего первую умбиликальную и суспенсивную лопасти. В последнем случае их можно расценить как дополнительные и обозначить индексом Z. Лопастная линия взрослой раковины при $B = 90$ мм и $III = 38$ мм (шестой – седьмой оборот) аммонитового типа. Она состоит из 10 очень расчлененных лопастей. В связи с тем, что начальные обороты раковины плохо сохранились, составить генетическую формулу лопастной линии не представляется возможным.

Онтогенетическое развитие лопастных линий других представителей гимнитид, известных в Северо-Восточной Азии, *Anagymnites hollandi* McLearn [7] из зоны tardus нижнего анизия и *Kiparisovia khivachensis* Bytsch, [6] из зоны rotelliforme верхнего анизия, до сих пор не известно.

Ю. Д. Захаров [24], рассматривая развитие лопастной линии гимнитид, предполагал существенную дифференциацию из лопастей и седел, но, в отличие от пинакоцератид, без образования адвентивных элементов.

Семейство Ussuritidae Hyatt, 1900

Онтогенетическое развитие лопастной линии изучено у двух экземпляров *Indigirophyllites bytschkovi* (Vavilov) из нижних слоев верхнеладинского подъяруса хр. Хараулах (табл. XI, фиг. 6, рис. 41).

Примасура изученного вида четырехлопастная: по крайней мере линия в конце первого оборота (при $B = 0,6$ мм и $III = 0,9$ мм) состоит из четырех лопастей – $VL:ID$. Вентральная лопасть широкая с уплощенным основанием, седло L/I низкое, растянутое. При $B = 1,1$ мм и $III = 1,5$ мм (1,8–2 оборота) лопастная линия состоит из пяти лопастей – $(V_1 V_1)LU^1:I:D$; вентральная лопасть широкая, двураздельная, основание боковой лопасти уже затронуто делением на три ветви, внутренняя боковая лопасть, расположенная на умбиликальном шве, имеет уплощенное, немного вогнутое основание. При $B = 2,2$ мм и $III = 3,2$ мм (2,7 оборота) лопастная линия приобретает четкие «филиитические» очертания. Боковая лопасть становится трехраздельной. Внутренняя боковая лопасть подразделяется на две ветви I_r и I_d , расположенные на разных сторонах оборота. При $B = 3$ мм и $III = 4$ мм (3,3 оборота) седла становятся головчатыми: на шве появляется лопасть I^1 , которая впоследствии перемещается на внешнюю сторону оборота. В конце четвертого оборота линия семилопастная – $(V_1 V_1)LU^1 I_r I^1: I_d(D_1 D_1)$. Большинство лопастей грубо зазубрено в основании, стенки



Рис. 41. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Indigiophyllites bytschkovi* (Vavilov), экз. 43/321.

а — при $B = 0,6$ мм и $Ш = 0,9$ мм (0,8 оборота, $\times 20$); б — при $B = 1,1$ мм и $Ш = 1,5$ мм (1,8 2 оборота, $\times 20$); в — при $B = 2,2$ мм и $Ш = 3,2$ мм (2,7 оборота, $\times 15$); г — при $B = 3$ мм и $Ш = 4$ мм (3,3 оборота, $\times 10$); д — при $B = 4,5$ мм и $Ш = 5$ мм (3,8 оборота, $\times 10$); е — при $B = 11$ мм и $Ш = 9$ мм (4,5 оборота, $\times 6$); хр. Хараулах, р. Някучан, ладинский ярус, зона omolajensis

сифонального седла также зазубрены, боковая лопасть трехраздельная. седла округлые, цельные, головчатые, боковые крылья лопастей близко подходят друг к другу. В таком виде лопастная линия сохраняется до конца пятого оборота.

Четырехлопастная примасура у представителей семейства Ussuritidae была впервые установлена Ю. Д. Захаровым [25], изучившим онтогенез лопастной линии *Monophyllites* sp. из анизийских отложений Приморья (зона *Phyllocladiscites basarginensis*). К сожалению, лопастная линия изученной формы привязана к числовому выражению высоты и ширины оборота, что не позволяет провести сопоставление онтогенезов приморского и хараулахского экземпляров. Установление четырехлопастной примасуры у уссуритид позволяет относить их к цератитам, а не к аммонитам.

Приведенный выше онтогенез лопастной линии *Indigiophyllites* подтверждает высказывание Ю. Д. Захарова [25] о том, что лопастные линии уссуритид развиваются путем деления внутренней боковой лопасти.

Как показали исследования А. Г. Константинова (1988 г.), валидным для позднего анизия и, вероятно, для ладинского яруса Бореальной области является род *Indigiophyllites*, а не *Monophyllites*, который нередко фигурирует в списках фауны для этих стратиграфических уровней. Развитие лопастной линии *Monophyllites*, по мнению Е. Видманна [88], происходит за счет появления и последовательного смещения относительно шва «умбиликальных» лопастей, в действительности являющихся производными внутренней боковой лопасти. Заключение Е. Видманна основано на изучении лопастной линии взрослой раковины и не подтверждается онтогенетическими исследованиями, которые несомненно внесли бы ясность в данную проблему.

Семейство Discophyllitidae Spath, 1927

Онтогенетическое развитие лопастной линии представителей Discophyllitidae изучено на примере линии *D. taimyrensis* Porow из нижнекарнийских отложений (зона omkutchanicum) хр. Хараулах [10].

Примасура *D. taimyrensis* четырехлопастная (рис. 42): формула лопастной линии раковины в 0,5 оборота — $VL:ID$. В конце первого оборота у шва с внешней стороны раковины намечается лопасть U^1 , которая при $B = 0,75$ мм и $Ш = 1$ мм (1,3 оборота) приобретает вид нормальной лопасти, смещенной на внешнюю сторону оборота. Вентральная лопасть становится двураздельной. При $B = 1,2$ мм и $Ш = 1,9$ мм (1,7 оборота) все главные лопасти, кроме дорсальной, заметно усложняются, приготавливаясь к последующему двух- и трехкратному делению в основании. При $B = 1,5$ мм и $Ш = 2,4$ мм (2,2 оборота) происходит деление внутренней боковой лопасти на две ветви — I_v и I_d . Формула лопастной линии на этой стадии следующая — $(V_1 V_1) LU^1 I_v: I_d D$. В дальнейшем новые элементы в лопастной линии не появляются, и ее развитие связано только с усложнением ранее возникших лопастей. При $B = 2,2$ –3 мм и $Ш = 3$ –4 мм (середина третьего оборота) все лопасти приобретают грубую гофрировку в основании; боковая лопасть становится трехраздельной. Лопастная линия взрослой раковины при $B = 15$ мм и $Ш = 11$ мм (конец пятого оборота) грубо-рассеченная с несимметричными седлами, разделенными грубыми вырезами на две-три округленные листовидные вершины. Первое наружное седло асимметрично монофиллоидное. Внешняя и внутренняя составляющие внутренней боковой лопасти на поздних стадиях онтогенеза превращаются в провисающую сутуральную лопасть. Формула лопастной линии раковины на стадии 5–5,2 оборота — $(V_1 V_1) LU^1 (I_v = S): (I_d = S) (D_1 D_1)$.

Лопастная линия *Discophyllites* развивается так же, как линия *Indigiophyllites*, путем деления внутренней боковой лопасти, но значительно превосходит ее по степени расчленения элементов на поздних стадиях онтогенеза. Разделение вентральной и внутренней боковой лопастей у *Discophyllites* происходит раньше, чем у *Indigiophylloites*. К сожалению, автору не удалось изучить онтогенез лопастной линии

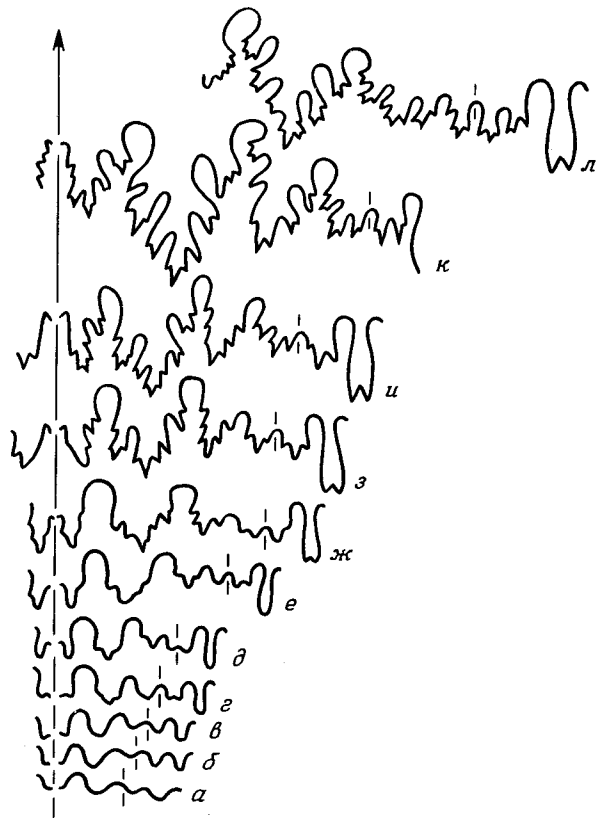


Рис. 42. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Discophyllites taimyrensis* Porow. экз. 13/838.

а — при $B = 0,3$ мм (0,5 оборота, $\times 40$); б — при $B = 0,5$ мм и $Ш = 0,75$ мм (0,8 оборота, $\times 40$); в — при $B = 0,75$ мм и $Ш = 1$ мм (1,3 оборота, $\times 40$); г — при $B = 1,2$ мм и $Ш = 1,9$ мм (1,7 оборота, $\times 20$); д — при $B = 1,5$ мм и $Ш = 2,4$ мм (2,2, оборота, $\times 20$); е — при $B = 2,2$ мм и $Ш = 3$ мм (2,5 оборота, $\times 20$); ж — при $B = 3$ мм и $Ш = 3,2$ мм (2,8 оборота, $\times 20$); з — при $B = 4,2$ мм и $Ш = 4$ мм (3,6 оборота, $\times 12$); и — при $B = 7,5$ мм и $Ш = 6$ мм (четвертый оборот, $\times 10$); к — при $B = 15$ мм и $Ш = 11$ мм (4,8 оборота, $\times 8$); л — при $B > 38$ мм и $Ш > 25$ мм (5,1 оборота, $\times 2,5$); хр. Хараулах, р. Укта, карнийский ярус, зона omkutchanicum

норийских *Rhacophyllites*, завершающих филогенетический ряд *Ussurites* — *Indigirophyllites* — *Discophyllites*, но вполне вероятно, что преобразование его лопастной линии происходит намного раньше, чем у ранних представителей этого ряда.

В связи с тем, что у *Discophyllites* установлена четырехлопастная примасура, как у уссуритид и палеофиллитид [25], их следует относить к цератитам, а не к аммонитам, как считалось до недавнего времени [6, 35, 82, 84, 88].

Семейство Proarcestidae Wiedmann, 1973

Развитие лопастной линии изучено у *Proarcestes korchinskajae* Vavilov из верхнекарнийских отложений (зона pentastichus) о-ва Котельного и *P. verkhojanicus* (Kipar.), из верхнекарнийских отложений (зона yakutensis) в верховьях р. Агиджи на Омудевском поднятии (табл. XII, фиг. 1–3).

Просура всех изученных экземпляров *Proarcestes* латиселлатного типа, примасура пятилопастная: по крайней мере ее внешняя часть состоит из уплощенной в основании вентральной, боковой и умбиликальной лопастей. На стадии 0,6 оборота, при $B = 0,37$ мм и $Ш = 0,65$ мм линия *P. korchinskajae* Vavilov (рис. 43) состоит из семи лопастей: $(V_1 V_1) LVU^1 : II^1 D$. В конце первого оборота, при $B = 0,4$ мм и $Ш = 0,8$ мм, в вершине седла I/I^1 появляется лопасть I^2 . В конце второго оборота внутренняя боковая лопасть уплощается в основании, лопасти I^1 и I^2 заметно увеличиваются в размерах, приобретая вид нормальных лопастей. При $B = 0,85$ мм и $Ш = 1,4$ мм (2,2 оборота) в вершине седла I/I^2 возникает лопасть I^3 , внутренняя боковая лопасть становится двураздельной. С внешней стороны рядом с умбиликальным швом располагается лопасть U^2 . Формула лопастной линии на этой стадии развития представляется в следующем виде: $(V_1 V_1) LUU^1 U^2 : (I_1 I_1) I^3 I^2 I^1 D$.

К концу третьего оборота в основании главных лопастей появляются зубчики и лопасть приобретает приостренную трехраздельную форму. При $B = 1,05$ мм и $Ш = 2$ мм (2,8 оборота) в вершине седла $(I_1 I_1)/I^3$ появляется лопасть I^4 . Раздвоенная внутренняя боковая лопасть по-прежнему располагается около умбиликального шва с внутренней стороны. Около умбиликального шва с внешней стороны возникает лопасть U^3 . При $B = 1,5$ мм и $Ш = 2,6$ мм (3,4 оборота) боковые стороны главных лопастей и седел покрываются заметной гофрировкой. Формула лопастной линии на этой стадии развития интерпретируется следующим образом: $(V_1 V_1) LUU^1 U^2 U^3 : (I_1 I_1) I^4 I^3 I^2 I^1 D$. При $B = 2,1$ мм и $Ш = 4$ мм (четвертый оборот) в вершине седла $(I_1 I_1)/I^4$ появляется лопасть I^5 , а с внешней стороны около шва — лопасть U^4 . Дорсальная лопасть становится двураздельной. Большинство лопастей и седел покрыто гофрировкой. На этой стадии прекращается возникновение новых лопастей и дальнейшее развитие линии следует путем усложнения ранее образовавшихся элементов.

В начале шестого оборота, при $B = 3,9$ мм и $Ш = 7$ мм двураздельная внутренняя боковая лопасть смещается на умбиликальный шов и ее составляющие интерпретируются соответственно как I_r и I_d . Все элементы линии приобретают грубую гофрировку. Лопастная линия взрослой раковины в 7,2 оборота, при $B = 10,5$ и $Ш = 17$ мм очень сильно изрезанная, аммонитового типа. Седла почти такой же ширины, что и лопасти, с грубо зазубренными сводами. Дорсальная лопасть двураздельная с зазубренными стенками. Формула лопастной линии представляется в следующем виде — $(V_1 V_1) LUU^1 U^2 U^3 U^4 I_r : I_d I^5 I^4 I^3 I^2 I^1 (D_1 D_1)$.

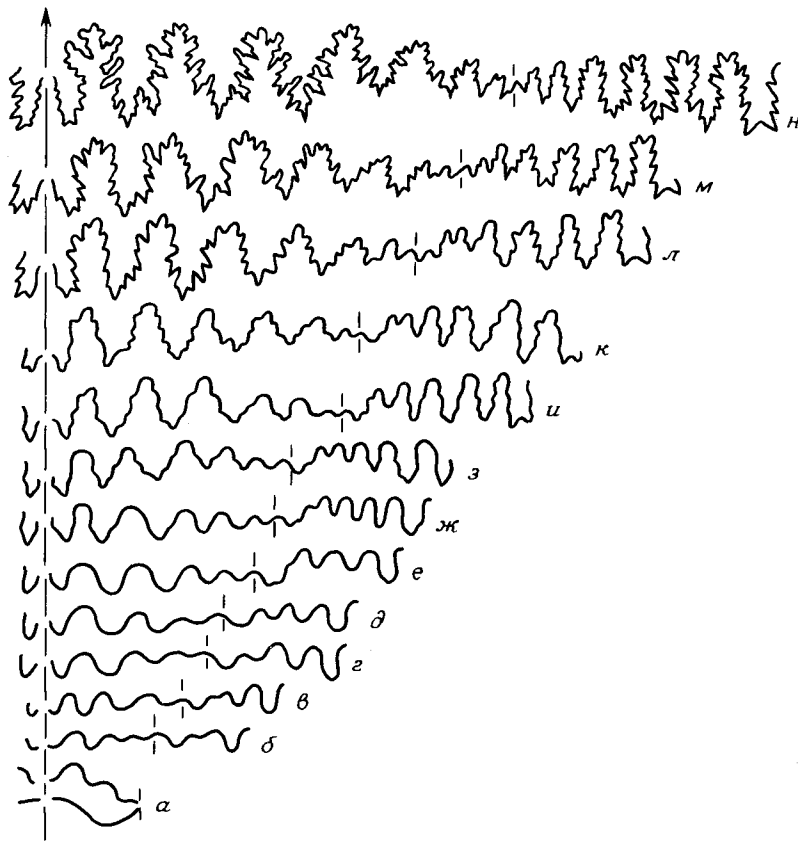


Рис. 43. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Proarcestes korchinskajae* Vavilov, экз. 3/841.

а - внешний отрезок просутуры и примасутуры ($\times 45$); б - при $B = 0,37$ мм и $Ш = 0,65$ мм (0,6 оборота, $\times 45$); в - при $B = 0,4$ мм и $Ш = 0,8$ мм (0,9 оборота, $\times 45$); г - при $B = 0,5$ мм и $Ш = 1,1$ мм (1,6 оборота, $\times 45$); д - при $B = 0,6$ мм и $Ш = 1,3$ мм (1,8 оборота, $\times 30$); е - при $B = 0,85$ мм и $Ш = 1,4$ мм (2,2 оборота, $\times 25$); ж - при $B = 1,05$ мм и $Ш = 2$ мм (2,8 оборота, $\times 25$); з - при $B = 1,5$ мм и $Ш = 2,6$ мм (3,4 оборота, $\times 25$); и - при $B = 2,1$ мм и $Ш = 4$ мм (3,9 оборота, $\times 22$); к - при $B = 2,5$ мм и $Ш = 6,6$ мм (5,1 оборота, $\times 15$); л - при $B = 3,9$ мм и $Ш = 7$ мм (5,5 оборота, $\times 15$); м - при $B = 5,9$ мм и $Ш = 9,5$ мм (5,9 оборота, $\times 10$); н - при $B = 10,5$ мм и $Ш = 17$ мм (7,2 оборота, $\times 6$); Новосибирские о-ва - в Котельный, карнийский ярус, зона pentastichus

Развитие лопастной линии *Proarcestes verchojanicus* (Kipar.) (рис. 44) подчиняется тем же закономерностям. Дополнительные внутренние боковые лопасти в вершине седла I/D начинают появляться, вероятно, почти сразу же после становления примасутуры: по крайней мере уже на

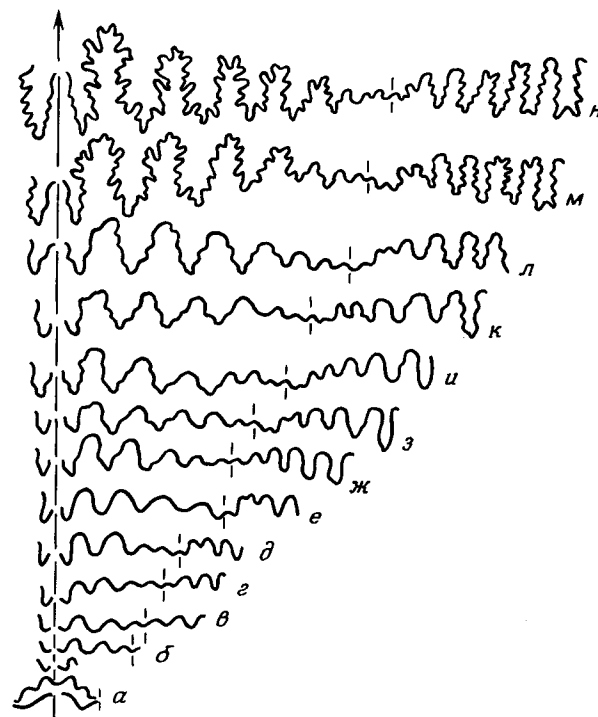


Рис. 44. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Proarcestes verchojanicus* (Kipar.), экз. 15/838.

а - внешний отрезок просутуры и примасутуры, вентральная лопасть третьей линии ($\times 30$); б - шестая линия (0,2 оборота, $\times 25$); в - 0,5 оборота ($\times 25$); г - при $B = 0,55$ мм и $Ш = 1,05$ мм (1,7 оборота, $\times 25$); д - при $B = 0,7$ мм и $Ш = 1,3$ мм (1,9 оборота, $\times 25$); е - при $B = 0,8$ мм и $Ш = 1,5$ мм (2,2 оборота, $\times 25$); ж - при $B = 1,1$ мм и $Ш = 2,3$ мм (2,8 оборота, $\times 20$); з - при $B = 1,5$ мм и $Ш = 2,7$ мм (3,2 оборота, $\times 20$); и - при $B = 1,7$ мм и $Ш = 3,2$ мм (3,7 оборота, $\times 20$); к - при $B = 3,5$ мм и $Ш = 5$ мм (4,7 оборота, $\times 15$); л - при $B = 5$ мм и $Ш = 6,2$ мм (5,3 оборота, $\times 12,5$); м - при $B = 8$ мм и $Ш = 11$ мм (6,2 оборота, $\times 8$); н - при $B = 8,5$ мм и $Ш = 12$ мм (6,5 оборота, $\times 8$); Омское поднятие, р. Агиджа, карнийский ярус, зона yakutensis

0,5 оборота фрагмокона формула лопастной линии представляется как $(V_1 V_1) LU : II^1 D$. Первая умбиликальная лопасть появляется немного позже, вероятно, на стадии 0,6–0,7 оборота. При $B = 0,55$ мм и $Ш = 1,05$ мм (1,7 оборота) лопастная линия имеет следующую формулу $-(V_1 V_1) LU U^1 : II^2 I^1 D$. При $B = 0,7$ мм и $Ш = 1,3$ мм (второй оборот) внутренняя боковая лопасть раздваивается. В начале третьего оборота в вершине седла $(I_1 I_1)/I^2$ возникает лопасть I^3 , а с внешней стороны оборота около умбиликального шва появляется лопасть U^2 . При

$B = 1.1$ мм и $Ш = 2.3$ мм (2,8 оборота) у шва с внешней стороны возникает лопасть U^3 . Главные элементы линии покрываются гофрировкой. При $B = 1.5$ мм и $Ш = 2.7$ мм (3,2 оборота) формула лопастной линии может быть интерпретирована как $(V_1 V_1) LUU^1 U^2 U^3$; $(I_1 I_1) I^4 I^3 I^2 I^1 D$. Лопасть U^4 появляется в конце 4 оборота фрагмента при $B = 1.7$ мм и $Ш = 3.2$ мм. В начале шестого оборота, при $B = 5$ мм и $Ш = 6.2$ мм, в вершине седла $(I_1 I_1)/I^4$ появляется лопасть I^5 . В начале седьмого оборота у шва с внешней стороны возникает лопасть U^5 . Все элементы линии грубо зазубрены. Дорсальная лопасть четко раздвоенная с зазубренными стенками. При $B = 8.5$ мм и $Ш = 12$ мм (6,5 оборота) формула лопастной линии представляется как $(V_1 V_1) LUU^1 U^2 \times U^3 U^4 U^5 I_c : I_d I^5 I^4 I^3 I^2 I^1 (D_1 D_1)$.

О. Шиндевольф [75] привел схему онтогенеза лопастной линии раннекарнийских *Proarcestes bicarinatus* (Minster) на начальной стадии развития до высоты оборота 0,8 мм. Примасура этого вида пятилопастная с уплощенной вентральной стороной. В отличие от приведенной автором схемы у рассмотренного О. Шиндевольфом вида отмечается появление адвентивной лопасти в вершине седла V/L . В интерпретации М. Н. Вавилова формула лопастной линии *P. bicarinatus* следующая: $(V_1 V_1) ALUU^1 I_c : I_d I^1 D$.

Недавно В. В. Аркадьев предпринял повторное изучение ранних стадий онтогенеза лопастной линии *P. korchinskajae* Vavilov из верхнекарнийских отложений о-ва Котельного. Им было установлено следующее: после становления пятилопастной примасуры в интервале 0,8–1,5 оборота, пропущенном М. Н. Вавиловым, в вершине седла V/L появляется адвентивная лопасть, которая на последующих линиях быстро смещается на боковую стенку вентральной лопасти, спускается вниз, принимая вид зубца на вентральной лопасти, и наконец исчезает. Факт обнаружения настоящей адвентивной лопасти у бореальных *Proarcestes* очень важен, так как, во-первых, исчезают сомнения в правильности отнесения бореальных форм к роду *Proarcestes* и, во-вторых, уничтожаются основные различия в развитии ранних стадий лопастной линии бореальных и тетических *Proarcestes*. Не исключено, что дальнейшее развитие альпийских *Proarcestes*, ранние стадии которого зафиксированы О. Шиндевольфом [75], также приводит к уничтожению адвентивной лопасти, как это установлено у бореальных форм. В связи с новыми данными формула лопастной линии бореальных *Proarcestes* приобретает следующий вид $-(V_1 V_1)[A] LUU^1 U^2 U^3 U^4 U^5 I_c : I_d I^5 I^4 I^3 I^2 I^1 (D_1 D_1)$.

Совершенно иным типом развития лопастной линии характеризуются представители рода *Arcestes*, которые согласно современной схеме классификации триасовых аммонойд вместе с *Proarcestes* рассматриваются в составе одного семейства Arcestidae. В 1973 г. Е. Видманн [88] привел схему развития лопастной линии *Arcestes rhaeticus* Clark из норийских отложений Грюнбахского грабена в Австрии. У этого вида примасура не наблюдалась, но третья линия была отчетливо пятилопастная с раздвоенной вентральной лопастью и умбиликальной лопастью, расположенной почти на шве. Дальнейшее развитие лопа-

стой линии *A. rhaeticus* Clark резко отличается от схемы онтогенеза, приведенной О. Шиндевольфом [75] и М. Н. Вавиловым для *Proarcestes*. Усложнение линии *Arcestes* следует путем образования и последовательного смещения умбиликальных лопастей относительно шва. Если допустить, что примасура *Arcestes* действительно пятилопастная и все последующие стадии развития отражены правильно, то формула его лопастной линии при высоте оборота 0,8 мм должна интерпретироваться как $(V_1 V_1) LUU^1 U^3 : U^2 I (D_1 D_1)$. При этом дорсальная лопасть сохраняет литуидные очертания, тогда как все прочие элементы линии несут четкую гофрировку.

Учитывая своеобразие морфогенеза лопастной линии *Proarcestes*, Е. Видманн [88] выделил семейство Proarcestidae, с чем вполне можно согласиться, хотя объем этого семейства пока неясен. В связи с тем, что типы развития лопастных линий *Proarcestes* и *Arcestes* совершенно различны, различия между этими родами должны быть значительно глубже, чем это подразумевает разная семейственная принадлежность.

В настоящее время совершенно ясно, что арцестиды при всем своем внешнем единообразии представляют собой гетерогенную группу, объединяющую аммонойд различной не только семейственной, но даже и подотрядной принадлежности, поскольку их лопастные линии на ранних стадиях онтогенеза развиваются различными путями. Для ревизии арцестид необходимо тщательное изучение морфогенеза лопастной линии их бореальных и тетических представителей.

2.2.4. ТИПЫ РАЗВИТИЯ ЛОПАСТНЫХ ЛИНИЙ СРЕДНЕТРИАСОВЫХ АММОНОИД

Систематическое изучение онтогенетических изменений лопастной линии триасовых аммонойд началось сравнительно недавно работами О. Шиндевольфа [75], А. А. Шевырева [50], Ю. Д. Захарова [25], Е. Видманна [88] и М. Н. Вавилова. Более ранние исследования касались лишь описания лопастной линии взрослой раковины или представляли собой поверхностные наблюдения, не позволяющие судить о происходящих изменениях линии в процессе развития.

Одна из главных задач онтогенетических исследований лопастной линии аммонойд – установление исходного типа ее развития, который является отражением наиболее ранних ее преобразований. Тип развития лопастной линии объединяет, как правило, большую группу семейств, распространенных в пределах значительного возрастного интервала, чаще всего, отдела или нескольких ярусов.

В результате исследований А. А. Шевырева [50] у некоторых среднетриасовых аммонойд (*Laboceras*, *Megaphyllites*, *Sturia* и др.) был установлен своеобразный тип развития лопастной линии, который выражался в последовательном смещении новообразованных лопастей относительно умбиликального шва: лопасти с четными индексами переходили на внутреннюю сторону, с нечетными – на внешнюю сторону оборота. Такой тип развития сводился к формуле $-(V_1 V_1) LU^1 U^3 \dots U^2 I \times$

$\times (D_1 D_1)$. В 1968 г. на примере раннеоленинских аммоноидей М. Н. Вавиловым был установлен другой тип развития лопастной линии с обратным порядком смещения лопастных элементов. В этом случае лопасти с четными индексами в процессе онтогенеза смещались на внешнюю сторону оборота, с нечетными (кроме U^1) — на внутреннюю. Формула этого типа развития лопастной линии имеет следующий вид $-(V_1 V_1)LU^1 U^2 \dots U^3 I(D_1 D_1)$. Как выяснилось впоследствии [7, 9, 25], такой тип развития присущ не только большой группе ранне- и среднетриасовых аммоноидей, но и отмечается у некоторых семейств позднего триаса.

Исследования Ю. Д. Захарова [25] показали, что развитие лопастных линий представителей таких надсемейств, как *Ussuritaceae*, происходит за счет деления внутренней боковой лопасти I на ранних стадиях онтогенеза. Как установлено в настоящее время [10, 11, 54], по такому типу развиваются лопастные линии многих средне- и позднетриасовых аммоноидей. Анализ схем онтогенетического развития лопастных линий, приведенных в работе А. А. Шевырева [50], позволяет предполагать зарождение этого типа развития линии у многих семейств аммоноидей оленевского яруса раннего триаса. Интерпретация второго умбиликального элемента, как возникшего в результате деления внутренней боковой лопасти, всегда сопряжена с трудностями, когда новая лопасть появляется на боковой стороне седла (лопасти). В этом случае необходима, как уже отмечалось ранее, тщательная зарисовка последовательных стадий развития линии. Непризнание возможности развития линии путем деления внутренней боковой лопасти на том основании, что такой путь сомнителен, может привести к объединению аммоноидей, различных по своему происхождению. Такое объединение негомологичных группировок можно найти в классификациях Э. Тозера [82, 84] и А. А. Шевырева [50, 51].

Новейшие детальные исследования и критический анализ известных пока еще немногочисленных примеров развития лопастных линий триасовых, главным образом средне- и позднетриасовых, аммоноидей Бореальной области позволяют выделить следующие типы их развития.

1. Двустороннее смещение умбиликальных лопастей, при котором лопасти с четными индексами переходят на внешнюю сторону оборота, с нечетными — на внутреннюю (см. рис. 10–22). Типовая формула $-(V_1 V_1)LU^1 U^2 U^4 \dots U^3 I(D_1 D_1)$. Подобное развитие наблюдается у многочисленной группы триасовых аммоноидей, обладающих средне- и многолопастной линией, инволютной или умеренно инволютной, чаще всего дискоидальной раковиной с сильно- и среднеобъемлющими оборотами. Такой тип развития линии характерен для представителей раннетриасовых надсемейств *Otocerataceae* и *Meekocerataceae*, семейств *Prionitidae* [25], *Paranoritidae*, среднетриасовых *Longobarditidae* и *Nathorstitidae* [10, 54].

2. Двустороннее смещение умбиликальных лопастей: лопасти с нечетными индексами переходят на внешнюю сторону оборота, с четными — на внутреннюю (см. рис. 29–31). Типовая формула линии

$(V_1 V_1)LU^1 U^3 \dots U^2 I(D_1 D_1)$. А. А. Шевырев [50] распространил этот тип развития линии на большую часть изученных им среднетриасовых аммоноидей, но по данным автора так развивается только немногочисленная группа ранне- и среднетриасовых аммоноидей, обладающих средне- и многолопастной линией, как правило, вздутой инволютной раковиной с сильнообъемлющими оборотами. К этой группе относятся раннетриасовые *Paranannitidae* [25], среднетриасовые *Paraparanoceras* [10, 17] и средне-позднетриасовые *Sturidae* [50].

3. Развитие лопастной линии следует путем появления на внешней стороне оборота умбиликальных лопастей, на внутренней — дополнительных внутренних боковых, согласно формуле $-(V_1 V_1)LU^1 U^2 U^3 \dots I^2 I^1(D_1 D_1)$. По такому способу развиваются лопастные линии представителей семейства *Ptychitidae* (см. рис. 33, 34), обладающих вздутой инволютной раковиной с глубокообъемлющими оборотами.

4. Развитие лопастной линии происходит за счет деления внутренней боковой лопасти I на ранних и средних стадиях онтогенеза после образования на внешней стороне оборота первой умбиликальной лопасти U^1 (см. рис. 35, 36, 41, 42). Типовая формула лопастной линии $-(V_1 V_1)LU^1 I_v : I_d(D_1 D_1)$. Зарождение этого типа развития линии произошло в раннем триасе, как боковое ответвление от $(V_1 V_1)LU^1 \times U^2 \dots I(D_1 D_1)$ (семейство *Meekoceratidae*, подсемейство *Gyronitinae*). Наиболее древние представители этого типа развития были флемингитиды и первые палеофиллитиды, такие, как *Burijites* [25]. В среднем триасе таким типом развития линии обладали прежде всего уссуритиды — *Ussurites* [25] и *Indigirophyllites*, а в позднем триасе — *Discophyllitidae* [10]. Вероятно, по такому же типу развиваются лопастные линии таких среднетриасовых семейств, как *Danubitidae* и *Acrochordiceratidae*. Кроме того, у некоторых видов таких семейств, как *Meekoceratidae* (*Meekoceratinae*) и *Dieneroceratidae* отмечается двойное толкование второго умбиликального элемента, как U^2 или I_v . Совершенно однозначно, как результат деления внутренней боковой лопасти, может быть истолковано возникновение второго умбиликального элемента у таких конечных родов, как *Keyserlingites* (*Keyserlingitidae*) и *Karangatites* (*Meekoceratinae*). Все эти аммоноидеи обладают немногочисленными лопастными элементами, эволютной или умеренно эволютной раковиной со слабо- или среднеобъемлющими оборотами.

Перечисленные типы развития лопастных линий — основные для триасовых, в частности средне- и позднетриасовых, ператитов Бореальной области. Другие типы развития линии появляются в результате возникновения каких-либо специфических черт развития на фоне одного из четырех основных типов. Такими характерными чертами могут быть, например, появление адвентивных или псевдоадвентивных лопастей, неоднократное устойчивое деление некоторых умбиликальных лопастей, или появление гофрировки элементов линии. Как правило, такие преобразования возникают на средних стадиях онтогенеза и присущи немногочисленным группам семейств аммоноидей, распространенных чаще всего в пределах одной или нескольких зон.

5. Развитие лопастной линии происходит по первому типу $-(V_1 V_1) \times \times LU^1 U^2 \dots U^3 I (D_1 D_1)$, но с двукратным (реже трехкратным) делением умбиликальных лопастей U^2 и U^3 на средних стадиях онтогенеза и, кроме того, линия усложняется за счет гофрировки седел (см. рис. 23–28). К этому типу относятся позднетриасовые трахистератиды и дистихитиды [9, 10].

6. Развитие лопастной линии происходит в целом по четвертому типу, но на средних стадиях онтогенеза в вершине седла V/I последовательно появляются многочисленные адвентивные лопасти. Типовая формула линии $-(V_1 V_1) \dots A^3 A^2 A^1 LU^1 I_1^2 : I_d^2 (D_1 D_1)$. По такому принципу развиваются лопастные линии позднетриасовых *Pinacoceratidae* [25, 50, 51].

7. Лопастная линия развивается по четвертому типу, но после разделения внутренней боковой лопасти из седла, разделяющего ее крылья, возникают новообразованные лопасти I^1 , I^2 , I^3 и т. д., которые нередко снова делятся. На средней стадии онтогенеза элементы линии приобретают гофрировку, которая со временем преобразует линию в субаммонитовую (см. рис. 37–40). По такому типу развиваются позднеаннизийские *Beurichtidae* [1, 54].

8. Лопастная линия начинает развиваться по четвертому типу, но без смещения относительно шва элементов, образовавшихся в результате деления внутренней боковой лопасти. Последующее развитие линии следует по пути последовательного деления боковой лопасти и первой умбиликальной лопастей. Типовая формула лопастной линии $-(V_1 V_1) \times \times (L_1 L_1) (U_1^1 U_1^1) U^2 : (I_1^1 I_1^1) (D_1 D_1)$. По такому типу развиваются среднетриасовые *Lobitidae* [75].

9. Е. Видманн [89], интерпретируя развитие лопастной линии среднетриасовых *Megaphyllites*, показал, что на ранних стадиях онтогенеза после появления первой умбиликальной лопасти последующие лопасти подвергаются делению и смещению относительно умбиликального шва согласно формуле $-(V_1 V_1) LU^1 U_1^2 U_1^3 \dots U_1^3 U_1^2 I (D_1 D_1)$. Эта точка зрения была поддержана А. А. Шевыревым [51], который, не проводя дополнительных исследований, переинтерпретировал свои ранние построения и, основываясь на этом, выделил одноименный подотряд в объеме одного семейства *Megaphyllitidae*. Не отрицая в принципе возможности подобного развития лопастной линии, я все же сохраняю старую интерпретацию развития линии *Megaphyllites* до получения дополнительных доказательств, основанных на новом материале.

10. Новым типом развития лопастной линии обладают средние и позднетриасовые кладисцитиды [25]. В результате акселерации они приобрели пятую лопасть в примасуре. Развитие их лопастной линии в интерпретации автора следует путем: $VL : U : ID - (V_1 V_1) LUU^2 \dots U^1 ID$ (см. рис. 32).

11. Своеобразный тип развития лопастной линии демонстрируют средние и позднетриасовые арцестиды, также обладающие пятилопастной примасурой. К этой немногочисленной в таксономическом отношении группе аммоноидей относятся *Proarcestidae* (см. рис. 43, 44).

лопастная линия которых развивается по типу: $VLU : ID - (V_1 V_1) [A] \times \times LUU^1 U^2 \dots U^2 I^1 (D_1 D_1)$. Развитие лопастной линии представителей семейства *Arcestidae* $-VLU^2 : ID - (V_1 V_1) LUU^1 U^3 \dots U^2 I (D_1 D_1)$ [88] требует проверки.

Перечисленные типы развития лопастной линии преимущественно средние и позднетриасовые аммоноидеи, конечно, не исчерпывают всего их многообразия, но они позволяют обособить основные группировки, которые обладают более или менее сходным типом развития линии. Анализ происходящих преобразований лопастной линии и их точная привязка к той или иной части оборота раковины позволяют установить время и оценить значимость происходящих изменений в ходе развития линии. Чем раньше произошло преобразование линии, тем значительнее его роль как систематического признака, позволяющего разграничить те или иные таксономические категории высокого ранга.

2.3. ВОЗРАСТНЫЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ АММОНОИДЕЙ

Возрастные стадии развития аммоноидей впервые были намечены А. д'Орбиньи (1840, 1842 гг.), который, на основе изучения формы и скульптуры при разворачивании раковин, выделил пять периодов возрастной изменчивости: эмбриональный (стадия гладкой раковины); первый период роста (появление скульптуры); последний период роста (полное развитие скульптуры); первый период дегенерации (постепенное ослабление скульптуры на вентральной стороне); последний период дегенерации (исчезновение скульптуры на боковых сторонах). Позднее А. д'Орбиньи в своих построениях использовал только три возрастных периода: эмбриональный, рост и дегенерацию.

В своей схеме развития аммоноидей А. Хайэтт (1897 г.) выделил пять стадий: эмбриональную; личиночную – детскую (непионическую); незрелую – юношескую (неаническую); зрелую – взрослую (эфебическую); дряхлую – старческую (геронтическую). Все они выделялись на основе морфологических изменений раковины и в связи с отсутствием общих критериев для их выделения, возникали трудности в разграничении отдельных стадий развития и различные, иногда очень широкие, их толкования. Впоследствии стадии, выделенные А. Хайэттом, были использованы многими палеонтологами.

Г. Эрбен (1962, 1964 гг.), основываясь на изучении бактритид и ранних гониатитов, выделил в развитии аммоноидей три последовательные стадии: эмбриональную, ларвальную (личиночную) и постларвальную. Отделение эмбриональной стадии (образование протоконха) от последующей стадии (первый оборот до непионического валика) основано на предположении о значительных изменениях в росте раковины на границе между этими стадиями. Это было связано с представлениями Г. Эрбена об обязательном прохождении аммоноидеями личиночной стадии развития и о появлении гидростатического аппарата у аммоноидей в конце предполагаемой им ларвальной стадии.

В отличие от этой гипотезы В. В. Друшиц [22], предполагая у аммоноидей по аналогии с современными головоногими, прямое развитие без обособленной личиночной стадии, выделил только две стадии онтогенеза: эмбриональную и постэмбриональную. Эта схема развития аммоноидей была поддержана многими исследователями [98, 99, 175, 218, 219], которые в своих трудах неоднократно приводили доказательства в пользу ее правомерности. Так, Ц. Кулицкий [71] показал, что у мезозойских аммоноидей нет изменений в микроструктуре или изменений другого рода на поверхности раковины между эмбриональной и ларвальной стадиями. В. В. Друшиц и Л. А. Догужаева [22] отмечали, что между протоконхом и первым оборотом нет явной структурной границы. Личинка, в понимании Эрбена, не имея примитивного гидростатического аппарата, не могла вести планктонный образ жизни. Показательно и то, что никто не находил протоконхи в ископаемом состоянии.

А. Н. Иванов [27] и позднее В. В. Друшиц [22] разделили постэмбриональный период развития аммоноидей на следующие стадии: аммонителлы, ювенильную и взрослую. Последняя была разделена А. Н. Ивановым на две подстадии – зрелую и поздnezрелую, а В. В. Друщицом – на одноименные стадии. Границы стадий постэмбрионального периода были определены весьма условно, по наличию или отсутствию скульптуры, или по соотношению высоты и ширины оборота фрагмента.

Ю. Д. Захаров [25], основываясь на изменении межсептальных расстояний и сопоставлении со стадиями морфогенеза основных структур раковины, выделил три основных постэмбриональных периода роста: торпидальный, фреквентальный и иррегулярный. Они характеризовались соответственно замедленным, ускоренным и неравномерным ростом раковины. Впоследствии Ю. Д. Захаров [26] выделил в онтогенезе аммоноидей пять стадий развития: эмбриональную, аммонителловую, адолицентную, соответствующую торпидальному периоду роста, ювенильную, совпадающую с фреквентальным периодом роста, и взрослую, соответствующую иррегулярному периоду.

Таким образом, в результате исследований многих палеонтологов, было установлено, что в своем развитии аммоноидеи проходят несколько стадий, которые группируются в два неравноценных по времени периода – эмбриональный и постэмбриональный.

В эмбриональный период у всех аммоноидей формируется однотипная по своему строению эмбриональная раковина, состоящая из протоконха и одного планоспирального оборота без непнического валика. Основными первичными элементами, возникшими в этот период, являются протоконх, цекум, просифон и просепта. В самом начале развития раковины формируется протоконх, затем оболочка цекума, оболочка и связка просифона и, наконец, просепта. Примасепта, резко отличающаяся от просепты своей конфигурацией, характеризуется чаще всего перламутровой микроструктурой [22, 59, 71], тогда как просепте свойственна призматическая микроструктура. По-видимому,

примасепта формируется в большинстве случаев уже в постэмбриональный период, возможно, в начальной его стадии. В конце эмбрионального периода из яйцевой капсулы появлялась особь с раковиной, состоящей из протоконха и чаще всего 3/4 первого оборота, которую В. В. Друшиц и Н. Хиами [22] называли аммонителлой. Размеры аммонителлы целиком и полностью зависят от размеров протоконха: формы с мелким протоконхом, как правило, имеют небольшую аммонителлу, и наоборот, крупная аммонителла чаще всего имеет крупный протоконх.

После формирования первичной септы аммонителла уже обладала примитивно построенным гидростатическим аппаратом. Протоконх на этой стадии развития играл роль гидростатической камеры, цекум – первичного сифона. Аммонителла, по мнению большинства специалистов [22, 25, 35], покинув яйцевую капсулу, подобно личинкам современных головоногих, вела планктонный образ жизни. Протоконх, заполненный газом и, возможно, частично жидкостью, подобно поплавку, обеспечивал свободное парение аммонителлы в толще воды.

В эволюции аммоноидей, как отмечали В. Е. Руженцев и В. Н. Шиманский (1954 г.), размеры начальных камер уменьшаются и у мезозойских аммоноидей они были намного меньше, чем у пермских. Согласно Б. И. Богословскому (1968 г.), общие размеры протоконха у аммоноидей уменьшаются вверх по геологическому разрезу, тогда как абсолютные размеры аммонителлы могут колебаться. Эволюционный ряд эмбриональных раковин преимущественно палеозойских аммоноидей, составленный им, отражает их значительное уменьшение. Следовательно, как полагает И. А. Михайлова [35], происходило уменьшение размеров яиц аммоноидей и, вероятно, одновременное увеличение их числа.

Аммонителлы раннетриасовых аммоноидей [25] характеризуются мелким или средним шаровидным или эллипсоидным протоконхом и преимущественно короткой жилой камерой. Угол первичного пережима колеблется от 238° до 300°, достигая 315° у Keyserlingitidae и 347° у Paronoritidae.

Аммонителлы средне- и познетриасовых аммоноидей, изученных М. Н. Вавиловым, в отличие от раннетриасовых, характеризуются чаще всего шаровидным протоконхом и, в целом, меньшими размерами начальных образований. Величина жилых камер аммонителл изменяется в меньших пределах. Так, у представителей таких семейств, как Longobarditidae, Nathorstitidae и Beyrichitidae угол первичного пережима составляет 270–290°; причем усматривается явная тенденция к увеличению угла у более молодых представителей одного и того же семейства. Например, у натгорститид по сравнению с анизийскими лонгобардитидами угол первичного пережима возрастает до 300°. Гимнитиды, уссуритиды, дискофилитиды и птихитиды отличаются крупными размерами эмбриональных образований. Размеры жилых камер аммонителл у представителей этих семейств колеблются в значительных пределах: от коротких у гимнитид ($\alpha = 250^\circ$) до длинных у птихитид ($\alpha = 350^\circ$). Такие отклонения связаны, по-видимому, с возрастными колебаниями этих параметров внутри каждой семейственной группировки.

Анализ изменений основных элементов эмбриональной раковины у изученных средне- и поздне триасовых аммоноидей позволяет выявить определенные тенденции к уменьшению их размеров от древних к более молодым формам. Представители родов, завершающих эволюционную ветвь каждого семейства или надсемейства, как правило, характеризуются меньшими размерами протоконха, цекума и аммонителлы. Так, *Karangatites*, являющийся конечным родом семейства Meekoceratidae, обладает меньшими размерами протоконха и цекума ($D_1 = 0,26-0,28$, $D_2 = 0,2-0,21$ мм; $C_1 = 0,10-0,11$, $C_2 = 0,1$ мм) по сравнению с ранне триасовыми представителями семейства, в частности позднеоленекскими *Nordophiceras* [25]. Раннеанизийские *Grambergia*, являющиеся родоначальниками семейства Longobarditidae, обладают протоконхом средних размеров ($D_1 = 0,47-0,5$, $D_2 = 0,37-0,43$ мм), тогда как протоконх латинских натгорститид, продолжающих эту ветвь, значительно мельче. Аммонителла у *Grambergia* — 0,85–0,915 мм, у латинских представителей этого надсемейства — 0,60–0,625 мм. Анизийские уссуриитиды обладают крупными протоконхом и цекумом ($D_1 = 0,75$, $D_2 = 0,67$ мм; $C_1 = 0,715$, $C_2 = 0,135$ мм), тогда как их потомки, карнийские дискофиллитиды, имеют протоконх средних размеров, а норийские *Rhacophyllites* обладают мелким протоконхом.

Постэмбриональный период развития аммоноидей начинается кратковременной стадией аммонителлы. По мнению большинства исследователей, эта стадия длилась только в течение постройки непнионического валика и была вызвана временной приостановкой роста раковины в связи с адаптацией особи к новым условиям обитания. Первичный непнионический валик представляет собой резкое линзовидное утолщение стенки раковины, возникшее в результате появления перламутрового слоя на внутренней стороне оборота. Этот слой заметно растет в толщину, достигая своего максимума в адоральной части раковины. Одновременно с этим призматический слой первого оборота выклинивается, отмечая тем самым положение устьевого края эмбриональной раковины. Тонкий призматический слой, появившись сначала на внутренней стороне раковины, переходит на ее внешнюю сторону, где впоследствии играет роль внешнего призматического слоя последующих оборотов. Строение первичного валика [22, 59, 62, 71] в целом одинаково у всех изученных в настоящее время аммоноидей. За первичным валиком располагается первичный пережим, возникший в результате резкого увеличения высоты оборота. За время стадии аммонителлы, вероятно, происходит формирование примасуры. По крайней мере, это может быть правомерно для тех аммоноидей, примасепты которых имеют перламутровую микроструктуру.

После постройки первичного непнионического валика раковина аммоноидей последовательно проходит три стадии развития, каждая из которых характеризуется различными темпами роста и появлением различных морфологических признаков. Выделение этих стадий возможно прежде всего на основе анализа кривых межсептальных расстояний или септограмм. Такой анализ септальной системы позволяет

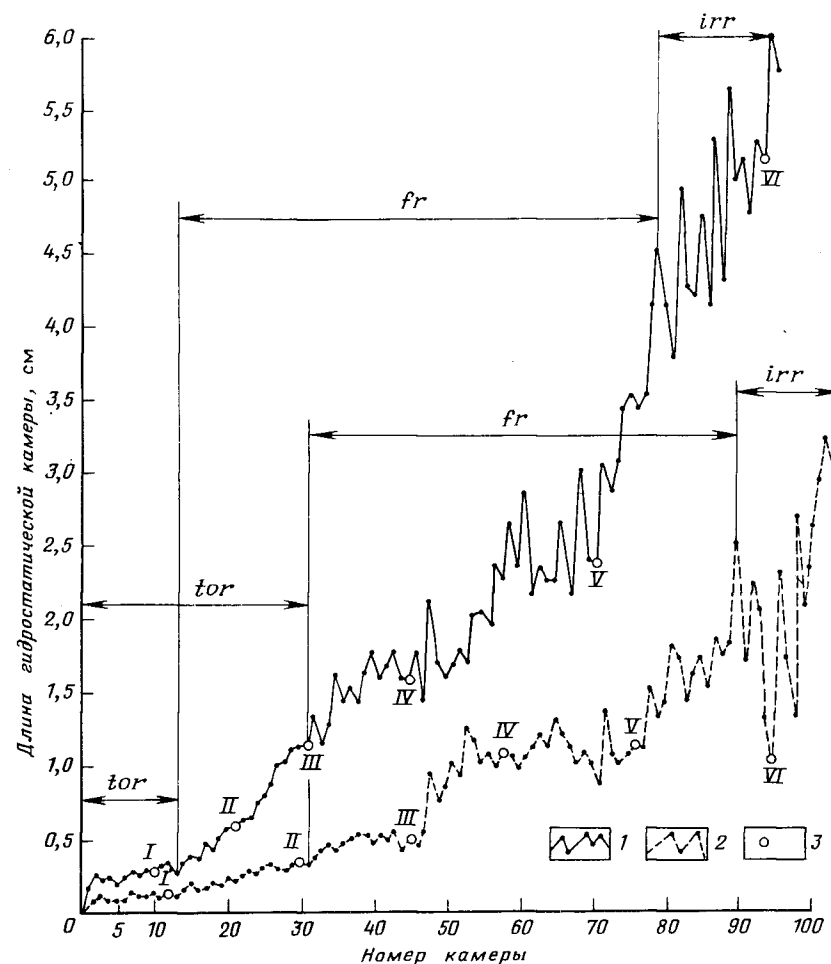


Рис. 45. Постэмбриональные периоды роста раковин: 1 — *Grambergia taimyrensis*; 2 — *Nathorstites mcconnelli*; 3 — окончание оборота; периоды роста: tor — горпидальный; fr — френквентальный; irr — иррегулярный; римскими цифрами обозначены номера оборотов

восстановить особенности индивидуального развития аммоноидей. Число септ на обороте и величина расстояния между ними зависят от различных факторов среды обитания, к которым прежде всего следует отнести соленость, температуру и характер питания [25]. Несмотря на многочисленные факторы, влияющие на характер кривых, полученных при подсчете межсептальных расстояний, изучение таких септограмм позволяет установить общие закономерности в развитии раковин внутри семейственных и надсемейственных группировок.

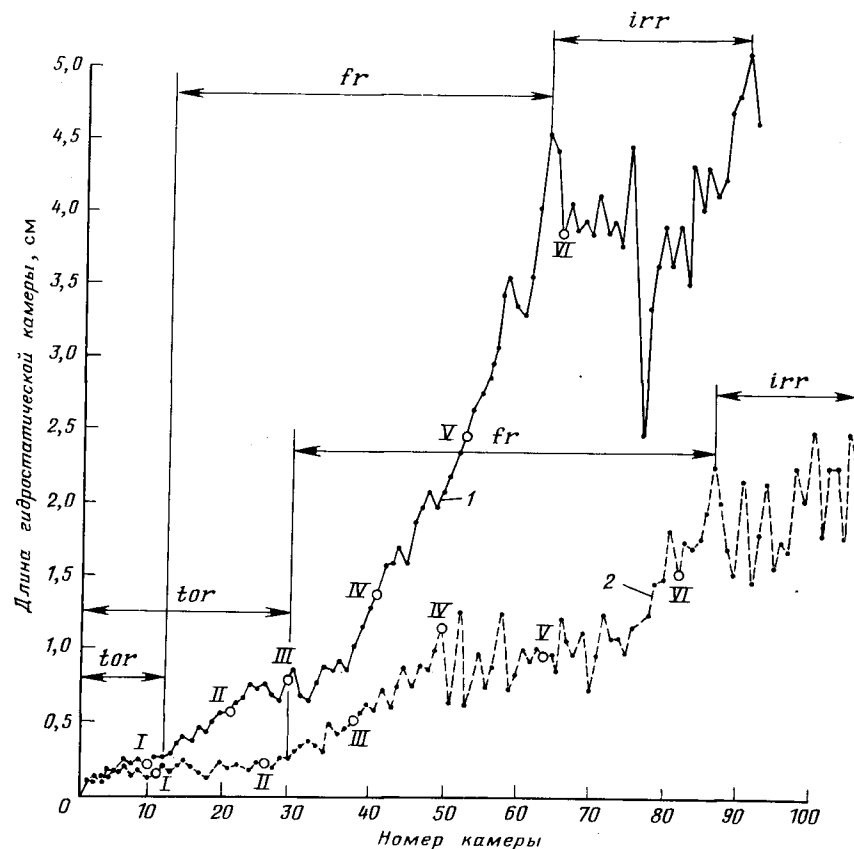


Рис. 46. Постэмбриональные периоды роста раковин:
1 – *Stenopopanoceras mirabile*; 2 – *Parapopanoceras asseretoi*. Условные обозначения см. на рис. 45

Первичный пережим, который наблюдается на раковинах всех без исключения аммоноидей, соответствует началу новой адолесцентной стадии постэмбрионального развития, характеризующейся замедленным ростом раковины. Участок септограммы, соответствующий этой стадии, располагается более или менее полого, без резких пиков.

У бореальных средне- и поздне триасовых аммоноидей адолесцентная стадия развития охватывает 0,5–3 оборота фрагмокона. У большинства изученных семейств и надсемейств наименее продолжительный интервал, отвечающий этой стадии, отмечается у предковых форм, а наиболее длительный – у потомков (рис. 45, 46). На этой стадии раковина обычно гладкая, шаровидная или эллипсоидная, ширина ее значительно превышает высоту оборота. У скульптурированных форм.

например трахицератид, к концу стадии появляются зачатки скульптуры в виде маргинальных бугорков. Лопастная линия видов, начинающих филогенетический ряд, обычно состоит из четырех–пяти лопастей, у заканчивающихся ряд – из пяти–шести: *Grambergia* (VL:ID) *Longobardites* (VL:U¹:ID) – *Nathorstites* (VLU¹:ID); *Neoprotrachyceras* (VL:ID) – *Pterosirenites* (VL:U¹:ID); *Prosphingites* (VL:ID) – *Stenopopanoceras* (VLU¹:ID) – *Parapopanoceras* (VLU¹:U²:ID).

Ювенильная стадия развития, соответствующая периоду интенсивного роста раковины (фреквентальный период), выражена на септограммах круто направленной вверх кривой. У большинства бореальных средне- и поздне триасовых аммоноидей ювенильная стадия охватывает интервал в 2,5–5,5 оборота, у анизийских птихитид – до 6–7 оборотов. За это время происходит заметное утолщение стенки раковины за счет наращивания призматического и перламутрового слоев. Это основная стадия в развитии средне- и поздне триасовых аммоноидей: к ее концу окончательно преобразуется форма раковины, появляются основные элементы скульптуры и, за редким исключением, полностью формируется лопастная линия. В начале стадии у большинства аммоноидей среднего и позднего триаса происходит смена типов септальных трубок и сифон принимает вентральное положение.

Взрослая стадия, соответствующая неравномерному, иррегулярному периоду роста [26], у бореальных средне-поздне триасовых аммоноидей начинается с 5–5,5 оборота фрагмокона. Ее граница с предыдущей (ювенильной) стадией на всех известных септограммах выражена очень четко. Этот интервал характеризуется очень резкими пиками, свидетельствующими о неравномерности роста (см. рис. 45, 46). Взрослая стадия характеризуется максимальным усложнением лопастной линии, причем это выражается обычно в грубой гофрировке или в делении образовавшихся ранее элементов. Образование новых лопастей происходит редко и только у тех родов и видов, которые завершают филогенетический ряд. На этой стадии у скульптурированных форм нередко происходит затухание скульптуры, но иногда бывает обратное – на заключительной стадии развития у гладких раковин возникают низкие ребра, как, например, у средне триасовых *Anagymnites*.

Септограммы раковин бореальных средне- и поздне триасовых аммоноидей подчиняются основной закономерности, свойственной большинству аммоноидей [28]: кривые роста предковых форм отклоняются в сторону оси ординат (тахиморфный тип), кривые роста потомков – в сторону оси абсцисс (брахиморфный тип).

Как показали проведенные исследования, наиболее значима для средне- и поздне триасовых аммоноидей ювенильная стадия развития, в течение которой формируются основные признаки раковины – ее форма, скульптура и лопастные линии.

3. ЭВОЛЮЦИЯ И СИСТЕМА СРЕДНЕТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ БОРЕАЛЬНОЙ ОБЛАСТИ

Изучение особенностей внутреннего строения, развития лопастной линии, формы и скульптуры раковин среднетриасовых аммоноидей позволяет наметить в общих чертах способы их онтофилогенетических изменений.

Согласно теории филэмбриогенезов, разработанной А. Н. Северцевым [47] на основе сравнительно-анатомического изучения преимущественно низших позвоночных, эволюция взрослых организмов происходит путем изменений, которые, возникая на любой стадии развития животного, определенным образом влияют на общий ход морфогенеза. Различаются три основных способа онтофилогенетических изменений: анаболия, или надставка, когда новые стадии онтогенеза добавляются к конечным стадиям морфогенеза предка; девиация, или отклонение (аберация), когда изменения, нарушающие ход морфогенеза, затрагивают средние стадии развития, и архаллаксис, когда преобразования отмечаются в самом начале морфогенеза. Несмотря на условность разделения способов онтофилогенетических изменений на анаболию, девиацию и архаллаксис, их распознавание помогает понять общий ход эволюционного процесса и позволяет установить моменты появления признаков тех или иных таксономических категорий.

Изучение онтофилогенетического развития аммоноидей [25, 35, 45] показало, что у этой группы организмов также могут быть установлены различные способы эволюционных изменений, которые, проявляясь на разных возрастных стадиях, влияют на ход развития. Способы филэмбриогенезов наиболее отчетливо могут быть установлены при анализе онтогенетических изменений лопастных линий. Наиболее важное точное установление времени изменения в ходе развития лопастной линии, особенно на самых ранних оборотах, так как форма раковин на этой стадии развития почти одинакова, а скульптура (у скульптурированных форм) появляется в онтогенезе значительно позже. Изменения, произошедшие на наиболее ранних стадиях морфогенеза аммоноидей, обычно влекут за собой появление крупных таксономических подразделений [45], представляющих резкие отклонения от основного эволюционного ствола.

В эмбриональную стадию развития аммоноидей происходит формирование основных элементов их внутреннего строения – протоконха, цекума, просифона, просепты и в ряде случаев примасепты. Все изменения в строении этих структур, меняющие так или иначе ход дальнейшего развития, рассматриваются как архаллаксис. Примером первичного архаллаксиса следует считать эволюцию просепты: от аселлятного типа (девон) до латиселлятного (карбон – триас) и ангустиселлятного (триас – мел). С вторичным архаллаксисом связаны изменения в строении примасепты. Появление трехлопастной примасуры повлекло за собой возникновение трех отрядов палеозойских аммо-

идей – агониатитов, гониатитов и климений. Переход к четырехлопастной примасуре вызвал появление ператитов. Возникновение пятой лопасти в примасуре ознаменовало собой появление собственно аммонитов. Все типы примасуры возникли путем ускорения развития: в процессе филогенеза новые лопасти смешались на более ранние стадии, пока в конце концов не заняли место в примасуре. Первичная лопасть U в пятилопастной примасуре юрских аммонитов расположена там, где раньше располагалась первая умбиликальная лопасть U^1 триасовых аммоноидей, которая в онтогенезе всегда смешалась на внешнюю сторону оборота.

Подавляющее большинство триасовых аммоноидей имеет четырехлопастную примасуру. В последние годы четырехлопастная примасура была установлена также у среднетриасовых *Monophyllites*? [25], *Ussurites*, *Indigirophyllites* и раннекарнийских *Discophyllites* [10], что позволяет отнести их к ператитам, а не к аммонитам, как считали ранее. Пятилопастная примасура у триасовых аммоноидей отмечается пока только у *Proarcestes* [10, 75] и *Phyllocladiscites* [25]. У изученных М. Н. Вавиловым позднекарнийских *Proarcestes* на внешней стороне оборота сразу за пологой латиселлятной просептурой следует линия, состоящая из трех лопастей: вентральной с уплощенным основанием, боковой и умбиликальной. Такое резкое изменение лопастной линии на самой ранней ступени развития (вторичный архаллаксис) несомненно влечет за собой появление крупной таксономической единицы отрядного ранга.

Изменения, происходящие на ранних стадиях морфогенеза и повлекшие за собой отклонения от старого пути развития, рассматриваются как девиация. В зависимости от того, на какой части того или иного начального оборота установлено появление новых признаков или их изменение, различаются ранняя и поздняя девиации [35]. Кардинальные преобразования лопастной линии триасовых, в частности среднетриасовых, аммоноидей отмечаются в начале ювенильной стадии развития, обычно в конце второго и на третьем обороте. После становления примасуры и появления первой умбиликальной лопасти (чаще всего в начале второго оборота) дальнейшее развитие лопастной линии может следовать четырьмя различными путями (рис. 47): 1) смещение четных лопастей относительно шва на внешнюю сторону оборота, нечетных – на внутреннюю, по формуле $(V_1 V_1) LU^1 U^2 \dots U^3 ID$; 2) обратный порядок смещения умбиликальных лопастей – $(V_1 V_1) LU^1 U^3 \dots U^2 ID$; 3) путем образования на внешней стороне умбиликальных лопастей, на внутренней – дополнительных внутренних боковых, по формуле $(V_1 V_1) LU^1 \times \times U^2 U^3 \dots II^2 I^1 D$; 4) путем деления внутренней боковой лопасти $(V_1 V_1) LU^1 I_v \dots I_d D$. Такое расхождение признаков на ранних этапах развития аммоноидей можно расценивать как раннюю девиацию [10]. При данном способе рекапитулируются начальные стадии развития, но не затрагивается стадия аммонителлы, так как без изменения сохраняется тип примасуры. Момент начала преобразования, каким может быть появление у шва на внешней или внутренней стороне оборота

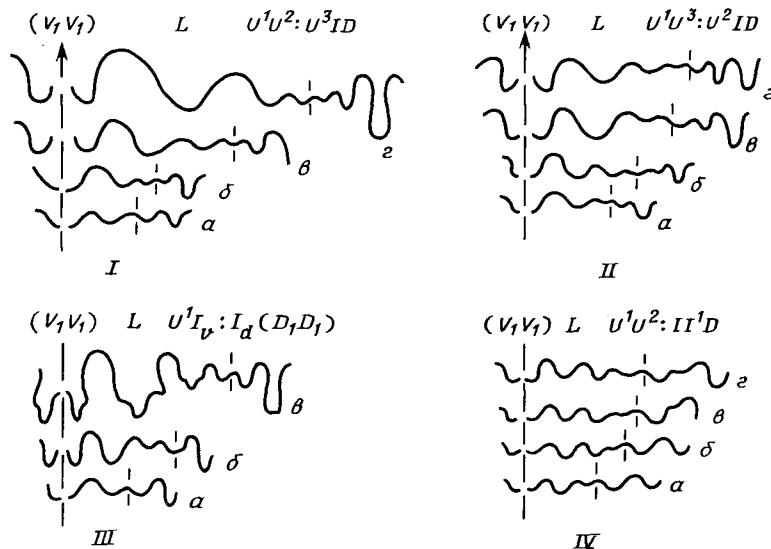


Рис. 47. Основные типы развития лопастной линии среднетриасовых аммоноидей Бореальной области.

I – *Arctohungarites kharaulakhensis* Popow (*Nathorstinita*), средний анизий, зона kharaulakhensis, экз. 26/820: а–0,8–1,2 оборота ($\times 20$), б–1,5 оборота ($\times 20$), в–второй оборот ($\times 18$), г–2,5 оборота ($\times 18$); II – *Parapopanoceras asseretoi* Dagys et Erm. (*Megaphyllitina*), верхний анизий, зона rotelliforme, экз. 21/312: а–0,8 оборота ($\times 40$), б–1,5 оборота ($\times 40$), в–2,2 оборота ($\times 25$), г–2,8 оборота ($\times 25$); III – *Indigirophyllites bytschkovi* (Vavilov) (*Ceratitina*), верхний ладин, зона otolajensis, экз. 43/321: а–0,8 оборота ($\times 20$), б–1,8 оборота ($\times 15$), в–2,7 оборота ($\times 10$); IV – *Aristoptychites kolymensis* (Kipar.) (*Ptychitina*), верхний ладин, зона mcconnelli, экз. 9/824: а–0,7 оборота ($\times 30$), б–1,3 оборота ($\times 30$), в–1,5 оборота ($\times 30$), г–1,7 оборота ($\times 30$).

лопасти U^2 , или четкое разделение внутренней боковой лопасти, или появление лопасти I^1 в вершине седла I/D , с возрастом смещается на более ранние уровни.

Примером такого скольжения может служить онтогенез лопастной линии *Prospingites* (верхний оленек) и *Parapopanoceras* (анизий). У *Prospingites chekanowskii* Mojs появление лопасти U^2 отмечается в середине третьего оборота, а лопасти U^3 и смещение лопасти U^2 на внутреннюю сторону, вероятно, в самом начале четвертого. У *Parapopanoceras tetsa* McLearn (поздний анизий) в противоположность этому уже в начале третьего оборота (2,2 оборота) формула лопастной линии представлена как $(V_1 V_2) LU^1: U^3: U^3 ID$.

Другим примером более раннего появления типа развития лопастной линии у поздних представителей одного семейства может служить онтогенез линии трахиператид. У раннекарнийских *Neoprotrachyceras* sp. смещение лопасти U^2 на внешнюю сторону оборота отмечается в конце

четвертого оборота, тогда как у ранненорийских *Wangoceras* лопасть U^2 появляется на внешней стороне раковины на стадии 1,8 оборота. У аммоноидей, лопастная линия которых развивается в результате деления внутренней боковой лопасти, также можно наблюдать, как с возрастом момент деления лопасти I будет происходить на более ранних стадиях. У анизийских *Ussurites* sp. момент деления внутренней боковой лопасти и смещение ее элементов на умбиликальный шов отмечается в самом конце третьего оборота, тогда как у их потомков, раннекарнийских *Discophyllites*, подобное преобразование фиксируется на стадии в 2,2 оборота. У лонгобардитид и ранних натгорститид сохраняется та же тенденция: у раннеанизийских *Grambergia* тип развития лопастной линии устанавливается в интервале 2,5–3,3 оборота, у позднеанизийских *Longobardites* на стадии 2,3–3,2 оборота, у ладинских *Indigirites* – 2,4–3 оборота. В развитии лопастной линии позднеладинских *Nathorstites* отмечается заметная ретардация: тип развития линии у представителей этого рода устанавливается лишь в конце пятого оборота.

Таким образом, в результате ранних преобразований в ходе развития лопастной линии (ранняя девиация) происходит обособление четырех основных группировок средне- и познетриасовых ператитов, которые, вероятно, следует рассматривать как подотряды. Как отмечал В. Е. Руженцев [45], подотрядам «...присуща определенная основа, или исходный тип развития лопастной линии, что позволяет точно определить объем каждой группы» аммоноидей. В результате преобразований лопастной линии по способу ранней девиации как раз и создается определенный тип развития лопастной линии, являющийся основой для таксономической категории подотрядного ранга. Проведенные исследования позволяют отнести изученных аммоноидей Бореальной области к четырем подотрядам: *Nathorstitina*, *Megaphyllitina*, *Ceratitina* и *Ptychitina*.

Как уже отмечалось, единственными представителями триасовых аммоноидей, обладающих пятилопастной примасатурой, являются средне- и познетриасовые *Arcestidae* и *Cladiscitidae*. Появление пятого элемента в примасатуре этой немногочисленной группы аммоноидей явилось результатом акселерации элементов лопастной линии предковых форм, соответственно, птихитид и стуритид. В процессе филогенеза первая умбиликальная лопасть U^1 постепенно заняла место в примасатуре и преобразовалась в первичную умбиликальную лопасть (U). Примасатура арцестид и кладисцитид интерпретируется М. Н. Вавиловым как $VLU: ID$.

Данные о морфогенезе лопастных линий арцестид Тетической и Бореальной областей позволяют выделить внутри них по крайней мере две группы подотрядного ранга – *Arcestina* и *Proarcestina*, развитие которых следует различными путями.

Кладисцитиды, как было установлено недавними исследованиями, имеют совершенно иной тип развития лопастной линии. Как было показано на примере *Phyllocladiscites* [25], развитие их линии следует

путем возникновения и последовательного смещения умбиликальных лопастей относительно шва согласно формуле $-(V_1 V_1)LUU^2...U^1ID$. Бореальные *Sphaerocladiscites* на ранних стадиях развития обнаруживают тот же тип развития лопастной линии.

Основываясь на том, что изменения, происшедшие на наиболее ранних стадиях развития лопастной линии, каким является и появление пятой лопасти в примасуре, должны расцениваться как признак отрядного ранга, М. Н. Вавилов объединил арцестид и кладисцитид в один отряд – *Arcestida* [10]. В результате последующих исследований, в частности пересмотра схемы ранних стадий онтогенеза лопастной линии птихитид, мною было установлено, что арцестиды и кладисцитиды произошли соответственно от птихитид и стуриид, т.е. имеют разных предков. Появление пятой лопасти в примасуре у тех, и других аммонойд стало результатом акселерации. В связи с тем, что у кладисцитид пятая лопасть в примасуре часто находится в зачаточном состоянии на умбиликальном шве [25], я исключаю класцитид из отряда *Arcestida* и рассматриваю их как боковую надсемейственную ветвь подотряда *Megaphyllitina*.

Отчетливые изменения в ходе развития лопастной линии изученных мною средне- и поздне триасовых аммонойд Бореальной области, отмечаются также в интервале 2,5–4,5 оборота, причем у предковых форм эти изменения, как правило, происходят позже, чем у потомков. Эти изменения выражены в появлении адвентивных или псевдоадвентивных лопастей, в устойчивом делении некоторых ранее образовавшихся лопастей, в гофрировке элементов линии или в разительном преобразовании формы раковины. В случае развития линии путем деления внутренней боковой лопасти более поздние преобразования могут выражаться в возникновении новообразованных лопастей на умбиликальном шве или в приобретении седлами характерной формы. Подобные изменения происходят всегда на фоне развития линии по одному из четырех основных типов. Такие изменения, происходящие на средних стадиях морфогенеза, но немного позже (обычно 0,5–1 оборот), чем описанные выше, можно расценивать как позднюю девиацию.

В результате изменений, возникающих на средних стадиях развития, происходит обособление таких крупных таксономических категорий, как надсемейства, которые, согласно В. К. Руженцеву [45], «...представляют собой монофилетические объединения семейств, связанных генетическим родством, отразившимся в общности какой-либо важной морфологической особенности». При выделении надсемейств анализ особенностей развития лопастных линий продолжает играть главенствующую роль. Вместе с тем, на средних стадиях развития раковины происходит существенное, нередко разительное преобразование ее формы и появляется скульптура. Эти признаки также имеют важное значение при выделении надсемейств.

В составе подотряда *Nathorstitina*, бореальные средне- и поздне триасовые представители которого объединяются общим типом развития лопастной линии на начальных стадиях онтогенеза, на основе последую-

щих изменений, главным образом в развитии лопастной линии, могут быть выделены два надсемейства – *Nathorstitaceae* и *Trachycerataceae*, каждое из которых характеризуется собственным ходом дальнейшего развития.

Представители первого надсемейства, объединяющего два семейства – *Longobarditidae* и *Nathorstitidae*, распространены в среднем триасе и в нижней зоне карнийского яруса верхнего триаса. Развитие этого надсемейства отличается тем, что после прохождения начальной стадии ее лопастная линия постепенно и неуклонно наращивается за счет умбиликальных лопастей, образующихся в районе шва (см. рис. 10–22). Лопастная линия приобретает вид, характерный для надсемейства примерно в конце третьего оборота. Преобразование формы раковины от более или менее шаровидной к трапецевидной и далее приостренной отмечается, как правило, после третьего оборота. Скульптура в виде приумбиликальных бугорков или коротких ребер появляется во второй половине третьего оборота.

Надсемейство *Trachycerataceae*, охватывающее в Бореальной области семейства *Trachyceratidae*, *Distichitidae* и *Cyrtopleuritidae*, распространено исключительно в позднем триасе. Его связь с надсемейством *Nathorstitaceae* заложено в одинаковом принципе развития лопастной линии на начальных стадиях развития. На средних стадиях морфогенеза (2,3–4 оборота) в развитии лопастной линии *Trachycerataceae* возникают новые тенденции, которые выражены в устойчивом двукратном или трехкратном делении лопастей U^2 и U^3 , а также в появлении заметной гофрировки лопастей и седел (см. рис. 23–28). Последняя особенность характерна главным образом для поздне триасовых представителей надсемейства, тогда как у ладинских трахицератид Тетиса [60, 83] лопастная линия негофрированная, цератитового типа, что, очевидно, свидетельствует о филогенетических связях между трахицератидами и раннеладинскими представителями надсемейства *Nathorstitaceae*. Форму, свойственную надсемейству *Trachycerataceae*, их раковины приобретают с 2,5 оборота, причем у предковых форм преобразование происходит позднее, чем у потомков. На этих уровнях появляется характерная для представителей надсемейства скульптура в виде спирально расположенных бугорков и вентральной борозды.

К подотряду *Megaphyllitina* в среднем триасе Бореальной области относятся два надсемейства – *Megaphyllitaceae* и *Cladiscitaceae*.

Надсемейство *Megaphyllitaceae* [82, 84], представленное двумя семействами – бореальным *Parapopanoceratidae* и тетическим *Sturiidae*, характеризуется иным типом развития лопастной линии, который выражается в обратном порядке смещения у умбиликальных лопастей относительно шва: $(V_1 V_1)LU^1U^3...U^2ID$ (см. рис. 29–31). Интервал становления типа развития лопастной линии у парапананоцератид охватывает 1,8–3,2 оборота. Дальнейшее развитие лопастной линии выражается в последовательном наращивании линии за счет умбиликальных лопастей на довольно коротком интервале в 1,5–2 оборота и в двукратном делении некоторых лопастей. Форма раковины обычно

изменяется в конце третьего оборота: кадиконовая или субофиоконовая раковина на ранних этапах развития сменяется сфероконовой или субсфероконовой.

Надсемейство Cladiscitaceae, принадлежность которого к данному подотряду определяется отчетливой родственной связью со стуридами (Megaphyllitaceae), характеризуется тем, что в процессе акселерации их линии приобретают пятилопастную примасуру. Тип развития лопастной линии Cladiscitaceae, очевидно, формируется на втором обороте. Развитие их линии на средних стадиях онтогенеза выражается в образовании многочисленных умбиликальных лопастей и в гофрировке лопастных элементов.

А. А. Шевырев [51], вслед за Е. Видманом [89], интерпретирует онтогенез лопастной линии *Megaphyllites* как последовательное и одновременное деление умбиликальных лопастей, начиная с U^2 согласно формуле $(V_1 V_1) LU^1 U^2 U^3 \dots U^3 U^2 I (D_1 D_1)$. Не отрицая возможности подобного развития линии, автор все же не может согласиться с такой схемой без дополнительных доказательств, основанных на оригинальном материале, и поэтому сохраняет старую схему онтогенеза *Megaphyllites* [50]. Мегафиллитиды, парананнитиды и парапаноператиды объединяются автором, отчасти согласно Э. Тозеру [84], в одно надсемейство в составе подотряда Megaphyllitina.

Подотряд Ptychitina и надсемейство Ptychitaceae, представленные в Бореальной области чаще всего одним среднетриасовым семейством Ptychitidae, обнаруживают, как установлено в настоящее время, своеобразный тип развития лопастной линии, выразившийся в появлении на внешней стороне раковины умбиликальных лопастей, а на внутренней — дополнительных внутренних боковых согласно формуле $(V_1 V_1) LU^1 U^2 \dots I I^1 D$. После того как установился исходный тип развития линии, начиная с третьего оборота отчетливо проявляется своеобразие дальнейшего развития лопастной линии Ptychitaceae. Резкое отклонение в развитии на средних стадиях онтогенеза заключается в появлении нескольких внутренних боковых лопастей, характерной коробчатой формы сидел с врезами на сводах и в двукратном делении лопастей U^3 и U^4 . С началом существенных преобразований в строении лопастной линии связано изменение в форме раковины: от шаровидной на первых двух оборотах бочонковидной или крышевидной на третьем — четвертом оборотах.

А. А. Шевырев [51] без каких-либо доказательств объединил птихитид, парананнитид и парапаноператид в один подотряд Ptychitina, считая, что их лопастные линии развиваются одинаково. Проведенные М. Н. Вавиловым дополнительные исследования развития линии Arctortychites и Aristortychites позволили убедиться в несостоятельности его построений. Развитие лопастной линии бореальных птихитид на ранних и средних стадиях онтогенеза напоминает развитие линии Proarcestes, что явно свидетельствует об их филогенетических связях.

Подотряд Ceratitina, по мнению М. Н. Вавилова, объединяют только те средне- и позднетриасовые семейства аммоноидей, развитие лопаст-

ной линии которых в ранних стадиях следует путем деления внутренней боковой лопасти. Преобразования, происходящие после становления типичной для подотряда лопастной линии $-(V_1 V_1) LU^1 I_r : I_d D$ обычно в конце третьего оборота, позволяют четко разделить подотряд на четыре крупные группировки надсемейственного ранга — Ussuritaceae, Ceratitaceae, Lobitaceae и Pinacocerataceae.

Надсемейство Ussuritaceae представляет собой устойчивую консервативную ветвь: на протяжении всего среднего и позднего триаса, от Ussurites (анизий) до Rhacophyllites (норий), их лопастные линии сохраняли без существенных изменений исходную формулу $-(V_1 V_1) LU^1 I_r : I_d (D_1 D_1)$, но приобрели очень характерную «филлитическую» форму лопастей и сидел (см. рис. 41–42). Боковая и первая умбиликальная лопасти в процессе онтогенеза делятся на три ветви, которые можно индексировать как $(L_1 L_1 L_1)$ и $(U_1^1 U_1^1 U_1^1)$. Типичную для надсемейства лопастную линию представители Ussuritaceae приобретают в самом начале третьего оборота.

В самостоятельное надсемейство Lobitaceae М. Н. Вавилов выделяет немногочисленную группу позднелазинских Lobites, представители которых присутствуют среди аммоноидей зоны mscopelli в некоторых разрезах Северо-Восточной Азии [4, 6]. Судя по данным О. Шиндewolf [75], Lobites обладают своеобразным морфогенезом лопастной линии, который выражается в следующем: после становления четырехлопастной примасуры развитие лопастной линии следует по пути последовательного деления сначала вентральной, потом внутренней боковой и дорсальной, а затем и последующих лопастей. По-видимому, деление внутренней боковой лопасти происходит в среднюю стадию онтогенеза, что позволяет предполагать возможную связь Lobites с основным стволом подотряда — надсемейством Ussuritaceae.

Бореальные представители надсемейства Ceratitaceae характеризующиеся, как правило, скульптурированной раковиной, распространены главным образом в анизийском ярусе. К ним относятся Danubitidae, Acrochordiceratidae и Beyrichitidae, для которых также характерно развитие лопастной линии путем деления внутренней боковой лопасти (см. рис. 36–40). В отличие от Ussuritaceae у представителей этого надсемейства на средней стадии онтогенеза появляются новообразованные лопасти I^1 , I^2 и др., и, главное, сохраняется цератитовая форма лопастей и сидел, правда у Beyrichitidae усложненная гофрировкой. Форма раковины изменяется в онтогенезе от поперечно-овальной до прямоугольно-овальной. Скульптура в виде низкого кия или радиальных ребер появляется в конце третьего — начале четвертого оборотов.

К надсемейству Pinacocerataceae в Бореальной области относятся три семейства: среднетриасовые Japonitidae и Gymnitidae, позднетриасовые Pinacoceratidae. Особенности развития лопастной линии изучены только у Pinacoceras [24]. После становления типа развития линии (конец второго оборота) в вершине седла V/L последовательно появляются многочисленные адвентивные лопасти. Ю. Д. Захаров [24] предполагает, что в филогенетической ветви Gymnitidae — Pinacoceratidae существ-

ная дифференциация лопастей приходится на семейство Gymnitidae, а появление адвентивных элементов – на семейство Pinacoceratidae.

На ранних и средних стадиях онтогенеза у средне- и поздне триасовых амmonoидей происходит изменение положения сифона. Для палеозойских амmonoидей, как известно, характерно вентрально-краевое положение сифона на всех стадиях развития. Для поздне мезозойских [22, 25] типично не вентральное положение сифона на первых 2–3 оборотах фрагмокона, которое затем сменяется вентральным. Как показали проведенные исследования, развитие сифона у бореальных средне- и поздне триасовых амmonoидей происходит путем девиации. Новый признак (невентральное положение сифона) появляется на ранних стадиях онтогенеза, но чаще всего, постепенно ослабевая, не распространяется на среднюю и позднюю стадии (обратная рекапитуляция), так как раковина на поздних стадиях онтогенеза обладает вентральным сифоном. Только у некоторых семейств, как, например, у поздне триасовых трахицератид, не вентральное положение сифона распространяется до пятого или шестого оборота фрагмокона, обычно же сифон приобретает вентральное положение уже на третьем обороте.

Преобразование септальных трубок, которое выражается в изменении их типа (ретрохоанитовый тип сменяется в онтогенезе амфихоанитовым и, наконец, прохоанитовым) у средне- и поздне триасовых амmonoидей отмечается, как правило, на начальных и средних стадиях развития. Изучение онтогенезов поздне палеозойских и мезозойских амmonoидей позволило установить следующую закономерность [22, 25]: от палеозоя к позднему мезозою в онтогенезе амmonoидей прослеживается постепенное замещение ретрохоанитовых трубок (палеозой – ранний триас) прохоанитовыми (ранний триас – мел). В том случае, когда такое замещение проходит медленно, можно установить трубки амфихоанитового типа. Таким образом, ранние представители амmonoидей имели на всех стадиях онтогенеза только примитивный ретрохоанитовый тип трубок, поздние представители обладали трубками прохоанитового типа. Момент перестройки септальной системы амmonoидей приходится на триасовый период. Как показал Ю. Д. Захаров [25], у большинства ранне триасовых амmonoидей наблюдается ретрохоанитовый тип септальных трубок, сменяющийся на поздней стадии развития амфихоанитовым. Прохоанитовый тип трубок появляется на поздних стадиях онтогенеза, главным образом у поздне оленекских амmonoидей. Он предполагал также, что у поздних представителей одного и того же семейства смена типов септальных трубок происходит раньше. Это утверждение согласуется с высказываниями других ученых.

Преобразование типов септальных трубок у средне- и поздне триасовых амmonoидей происходит чаще всего на третьем обороте, т.е. значительно раньше, чем у ранне триасовых форм. Это обстоятельство еще раз подтверждает правомерность трактовки развития септальных трубок по способу анаболии [25]. Вместе с тем, как показали исследования автора, у поздних представителей большинства семейств такие изменения происходят на более поздних уровнях. В связи с этим

эволюцию септальных трубок у средне- и поздне триасовых амmonoидей, происходящую путем анаболии, можно рассматривать как пример возвратно-поступательного развития: на фоне общего поступательного замещения ретрохоанитовых трубок прохоанитовыми, поздние представители семейств демонстрируют более позднюю смену типов трубок по сравнению с предковыми формами. В результате изучения внутреннего строения раковин средне- и поздне триасовых амmonoидей было установлено, что у предковых форм большинства семейств смена типов септальных трубок более или менее совпадает с моментом становления типа развития лопастной линии на ранних стадиях онтогенеза. У поздних представителей семейств подобные изменения происходят, как правило, после установления типа развития линии. Исключение составляют трахицератиды, у предковых форм которых (*Neoprotrachyceras*) тип развития лопастной линии упрочился значительно позднее (3,5–4 оборота), чем произошла смена типов септальных трубок.

Становление семейств и родов связано с изменениями в лопастной линии, форме раковины и ее скульптуре, происходящими как по способу девиации, так и анаболии. Существенные преобразования лопастной линии на поздних стадиях онтогенеза, как правило, не происходят. Изменение лопастной линии по способу анаболии, как отмечают многие авторы [35, 45 и др.], более редки, чем перестройка формы и скульптуры раковины. Это объясняется тем, что лопастная линия, заканчивающая свое развитие на средних стадиях онтогенеза, прежде всего отражает общий ход развития крупных таксономических категорий, тогда как скульптура и форма раковины, становление которых отмечается, как правило, довольно поздно, характеризуют главным образом таксоны низкого ранга – роды и виды. При выделении семейств амmonoидей особенности развития лопастной линии, формы и скульптуры играют равноценную роль. Согласно В. Е. Руженцеву [45] «...семейство есть монофилетическая система родов, сохранивших на всем пути адаптивной радиации особый тип позднего онтогенеза и принципиально то же основное звено движения».

Характерные признаки, объединяющие всех представителей семейств Longobarditidae и Nathorstitidae на поздних стадиях онтогенеза, – широкая крышевидная или округленная вентральная сторона, иногда с полым килем; приумбиликальные бугорки в сочетании с явной тенденцией к приобретению гладкой копьевидной раковины на заключительной стадии онтогенеза. Эти признаки появляются на поздних стадиях онтогенеза (четвертый оборот) и ведут к обособлению родовых группировок – *Grambergia*, *Lenotropites*, *Longobardites*, *Arctohungarites*, *Czekanowskites*, *Indigirites*, *Nathorstites*. Различия в развитии лопастной линии на поздних стадиях онтогенеза у отдельных родов сводятся к неодинаковому количеству умбиликальных лопастей, возникших в разное время и в различной форме лопастей и седел. Все это в сочетании с появлением у раковин на поздних стадиях развития характерной формы и скульптуры позволяет уверенно диагностировать отдельные роды.

В пределах семейственного ряда Longobarditidae появление скульп-

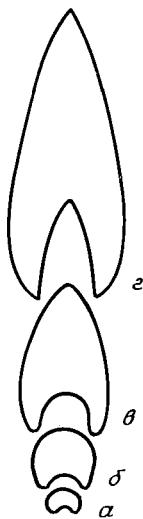


Рис. 48. Поперечное сечение *Grambergia taimyrensis* Porow, экз. 27/831. *a*—2,5 оборота ($\times 8,5$); *b*—3,2 оборота ($\times 7$); *e*—шестой оборот ($\times 2,5$); Восточный Таймыр, мыс Цветкова, анизийский ярус, зона *taimyrensis*

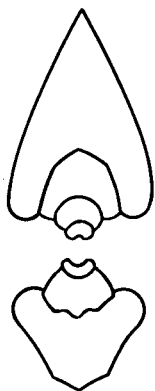


Рис. 49. Поперечное сечение *Lenotropites boshojensis* Arkadiev, экз. 80/315, $\times 3,8$. Побережье Оленекского залива, пос. Станнах-Хочо, анизийский ярус, зона *tardus*

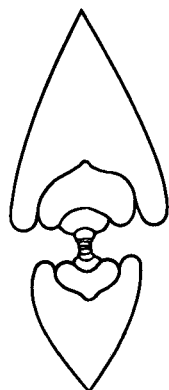


Рис. 50. Поперечное сечение *Indigirites krugi* Porow, экз. 35/312, $\times 3,5$. Устье р. Оленек, мыс Тумул, ладинский ярус, зона *krugi*

бугорки появляются в самом начале третьего оборота и исчезают во второй половине четвертого. У *Indigirites* (поздний ладин), продолжающих этот филогенетический ряд, подобные бугорки появляются в начале второго оборота и пропадают на четвертом. У *Nathorstites* (поздний ладин—ранний карний), непосредственных потомков *Indigirites*, скульптура появляется только на пятом обороте и иногда (*N. gibbosus*) сохраняется до седьмого оборота, но чаще исчезает на 6–6,5 обороте. У *Lenotropites*, отделившихся от основного ствола в раннем анизии, скульптура появляется и сохраняется в интервале третьего—пятого оборотов фрагмокона. У *Arctohungarites* и *Gzekanowskites* (ранний и средний анизий) скульптура впервые появляется соответственно на 2,5–3 оборотах и 3,5–3,7 оборотах.

Изменение формы раковины у представителей семейства Longobarditidae (рис. 48–50), как правило, отмечается на поздних стадиях онтогенеза: у *Grambergia*—на 4–4,5 обороте происходит переход от округленно-овальной раковины к приостренной копьевидной; *Lenotropites* на четвертом обороте приобретает пентагональное сечение оборотов с вентральным килем, а на пятом—остроугольное.

Longobardites к концу четвертого оборота постепенно становится копьевидным. *Indigirites* такой формы достигает к концу третьего—началу четвертого оборота. У *Nathorstites*, завершающего филогенетический ряд надсемейства, приостренная форма вентральной стороны появляется на пятом и шестом оборотах. У *Arctohungarites* и *Czekanowskites* изменение формы раковины также значительно отстает от появления скульптуры. У *A. involutus* (ранний анизий) при 3,8–4 оборотах появляется раковина, по своему сечению сходная с *Grambergia*. У *A. triformis*, *A. evolutus* и др. (средний анизий) на шестом обороте появляется заметное уплощение вентральной стороны (особенной на жилой камере), которое у *Czekanowskites* проявляется раньше—при 4,5–5 оборотах.

Таким образом, изменения, связанные с приобретением той или иной формы раковины, проявляются у лонгобардитид и натгорститид на поздних стадиях онтогенеза и связаны с анаболией. Скульптура у представителей этих семейств возникает довольно рано и, по-видимому, развивается путем девиации, причем у большинства родов основного филогенетического ствола заметна тенденция к появлению скульптуры на все более ранних оборотах (у *Grambergia*—2,5 оборота, у *Indigirites*—1,2 оборота). У *Nathorstites*, завершающих развитие этого ряда, обнаруживается замедленное развитие: скульптура появляется только на пятом обороте и довольно быстро исчезает; на этих же уровнях изменяется и форма раковины.

Семейство Trachyceratidae, представители которого наиболее распространены в позднем триасе Северо-Восточной Азии, объединяет многочисленную группу прихотливо скульптурированных аммоноидей с аммонитовой или субаммонитовой лопастной линией. К ним относятся: *Neoprotrachyceras*, *Neosirenites*, *Sirenites*, *Striatosirenites*, *Janosirenites*, *Obutchevites* (карнийский ярус), *Pterosirenites* и *Wangoceras* (нижний подъярус норийского яруса). Все известные на Северо-Востоке Азии трахи-

туры отмечается, как правило, раньше, чем изменяется форма раковины. У предковых родов скульптура появляется позже, но исчезает раньше, чем у их потомков. Так, например, у *Grambergia* (ранний анизий) умбиликальные бугорки заметны в интервале 2,5–3,6 оборота фрагмокона, у позднеанизийских *Longobardites* (*Intornites*) приумбиликальные

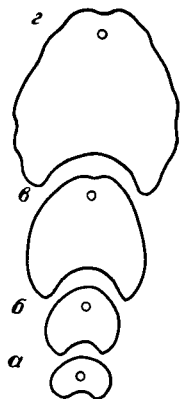


Рис. 51. Поперечное сечение *Wangoceras berissense* Vavilov, экз. 3/383:
а—1,3–1,5 оборота ($\times 10$); б—2–2,5 оборота ($\times 10$); в—2,5 оборота ($\times 10$); з—третий оборот ($\times 10$); Северное Верхоянье, р. Берис; норийский ярус, зона obrutchevi

цератиды объединяет наличие характерной скульптуры, появляющейся на средних и развивающейся на поздних стадиях морфогенеза, и узкой, уплощенной или вогнутой вентральной стороны, чаще всего ограниченной двумя рядами бугорков. Наименее скульптурированным представителем этого семейства является *Obrutchevites* (см. табл. VII, фиг. 3, 4), которые представляют собой боковое тупиковое ответвление от позднекарнийский трахицератид.

У ранних представителей семейства (*Neoprotrachyceras*, *Striatosirenites*) скульптура возникла в начале третьего оборота, тогда как у норийских *Wangoceras* и *Pterosirenites* — во второй его половине (2,5–3 оборота). Особенности скульптурного оформления (количество спиралей бугорков, число последних в вентральной и маргинальной спирали и их соотношение, характер ветвления ребер, форма бугорков вентральной спирали и др.) имеют важнейшее значение при выделении родов и видов [6]. Скульптура у трахицератид возникает на средних стадиях морфогенеза путем девиации и окончательно оформляется на поздних стадиях развития обычно к пятому–шестому обороту. Характер и интенсивность скульптуры являются одним из основных родовых признаков: у *Sirenites* и *Wangoceras* довольно грубые бугорки, составляющие многочисленные спирали, и дихотомирующие ребра, у *Obrutchevites* только короткие простые ребра при полном отсутствии каких-либо бугорков.

Изменение формы раковины у трахицератид (рис. 51) отмечается на поздних стадиях онтогенеза — обычно на 3,5–4 оборотах. Переход от поперечно-овальной или шаровидной раковины к овально-вытянутой у каждого рода фиксируется на разных уровнях, но у поздних представителей, например *Wangoceras*, этот переход отмечается на более ранних стадиях. Развитие лопастной линии на поздних стадиях морфогенеза у трахицератид сводится к грубой гофрировке лопастных элементов и появлению 2–3 умбиликальных лопастей, причем последняя особенность свойственна представителям молодых (норийских) родов. Как было отмечено ранее, появление умбиликальных лопастей у трахицератид

с возрастом смещается на более ранние уровни и, если у раннекарнийских *Neoprotrachyceras* на поздних стадиях онтогенеза (3–4 оборота), кроме U^1 и U^2 , не наблюдается ни одной умбиликальной лопасти, то у ранненорийских *Wangoceras* на той же стадии к уже имеющимся трем лопастям добавляются еще две U^4 и U^5 .

Единственным представителем семейства Distichitidae в Северо-Восточной Азии является *Pleurodistichites* (см. табл. VI, фиг. 8). Этот род отличается от трахицератид своей характерной скульптурой, которая развивалась главным образом в поздних стадиях морфогенеза.

После третьего оборота на вентральной стороне раковины появляются два четких кия и частые дихотомирующие ребра, резко изгибающиеся вперед на вентрально-латеральных плечах. Лопастная линия *Pleurodistichites* развивается, вероятно, аналогично линии трахицератид, но близкое сравнение между ними невозможно ввиду того, что стадии развития линии *P. guembeli* (Archipov et Vavilov) не привязаны к числу оборотов.

Семейство Cyrtopleuritidae в Северо-Восточной Азии представлено единственным родом *Neohimavatites* [6], морфогенез которого не изучен. По характеру своей скульптуры и форме раковины этот род очень близок к трахицератидам, с которыми, несомненно, имеет родственную связь.

Семейство Ptychitidae объединяет в Бореальной области несколько родов — *Malleotrychites*, *Ptychites*, *Arctotrychites* и *Aristotrychites*, распространенных в среднем и верхнем подъярусах анизийского и в ладинском ярусах среднего триаса. Характерными признаками, объединяющими эти роды, является сохранение на поздних стадиях онтогенеза вздутой инволютной раковины, вентральная сторона которой имеет тенденцию к приострению, что особенно проявляется у наиболее поздних птихитид. В развитии лопастной линии на поздних стадиях онтогенеза у птихитид наблюдается заметное увеличение роли дополнительных внутренних боковых лопастей, возникающих в вершинах седел на внутренней стороне оборота. Число умбиликальных лопастей у бореальных птихитид остается более или менее постоянным, но у ладинских родов на поздних стадиях морфогенеза (четвертый–пятый оборот) происходит многократное деление некоторых лопастей.

На поздних стадиях развития, начиная с четвертого оборота, у всех птихитид появляется резкая гофрировка лопастей и седел, причем у ранних птихитид она отмечается позже, чем у более молодых. Так, например, у *Arctotrychites kruzini* Bytsch. (верхнеладинской подъярус, зона otolajensis) заметная гофрировка линии отмечается на шестом обороте, у *Aristotrychites kolymensis* Kirg. (зона mcconnelli) — на четвертом–пятом оборотах. Скульптура у птихитид возникает на поздних стадиях развития (седьмой оборот) и является родовым признаком для *Arctotrychites*. Как правило, скульптура появляется раньше, чем изменяется форма раковины (девятый–десятый оборот). Округленно-крышевидное сечение последних оборотов отмечается у всех среднетриасовых птихитид Бореальной области, как у анизийских (*Malleotrychites*), так

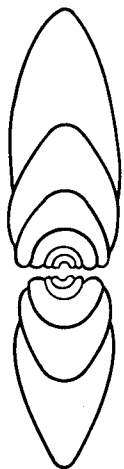


Рис. 52. Поперечное сечение *Stenopopanoceras mirabile* Porow, экз. 34/820, $\times 3$. Восточный Таймыр, мыс Цветкова, анизийский ярус, зона taimyrensis

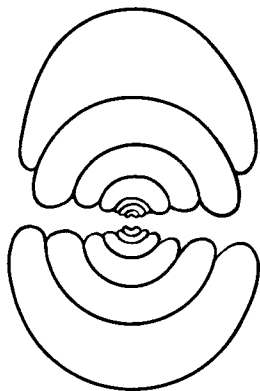


Рис. 53. Поперечное сечение *Parapopanoceras asseretoi* Dagys et Erm., экз. 34/820, $\times 3$. Хр. Хараулах, руч. Аргист-Агатын-Юреге, анизийский ярус, зона rotelliforme

и позднеладинских (*Aristoptychites*) родов. Изменение формы и появление скульптуры у птихитид, очевидно, связано с анаболией.

Анизийские *Parapopanoceras* Бореальной области, отнесенные мною вслед за Э. Тозером [82, 84] к надсемейству Megaphyllitaceae, представлены двумя родами — *Stenopopanoceras* и *Parapopanoceras*. Развитие лопастной линии паропананцератид на поздней стадии морфогенеза является родовым признаком: у *Stenopopanoceras* возникновение новых умбиликальных лопастей заканчивается в конце четвертого оборота, для *Parapopanoceras* характерно образование новых лопастей вплоть до пятого и даже шестого оборота. Как показали А. С. Дагис и С. П. Ермакова [17], изменение формы раковины в процессе онтогенеза и главное на поздних стадиях развития у паропананцератид служит основным признаком при определении видов. Форма раковины у паропананцератид изменяется от преимущественно дисковидной и умеренно эволютной у раннеанизийских *Stenopopanoceras*, до вздутой инволютной у позднеанизийских *Parapopanoceras* (рис. 52, 53). В своем развитии раковины паропананцератид проходят две-три стадии от боченковидной (кадиконовой) или субофиоконовой до сфероконовой и, наконец, дисковидной. Последняя стадия (шестой-девятый обороты) обычно связана с увеличением относительного диаметра умбиликуса. Длительность каждой стадии индивидуальна для каждого вида. Приобретение дисковидной формы раковины у *Stenopopanoceras* наступает

раньше, чем у *Parapopanoceras*, которые чаще всего сохраняют вздутую боченковидную, шаровидную или прямоугольно-овальную форму.

Надсемейство *Ussuritaceae* в Бореальной области объединяет два семейства — *Ussuritidae* и *Discophyllitidae*. Представители семейства *Ussuritidae* в Бореальной области известны только в среднем триасе. Род *Ussurites* появляется в низах анизийского яруса и прослеживается до верхнего ладина [6]. В позднем анизии появляется *Indigiophyllites* и прослеживается, вероятно, до конца среднего триаса. Отличие этих родов друг от друга кроется прежде всего в различной степени расчлененности лопастной линии. Форма раковины, как таксономический признак, в этом случае не имеет особого значения, так как слабо и единообразно изменяется в онтогенезе. Приобретая одинаковую «филлитическую» лопастную линию примерно на одном уровне — 2,2–2,3 оборота, оба рода ведут себя по-разному: *Ussurites* развивается медленно и на поздних стадиях онтогенеза ничего не добавляет к своей исходной формуле — $(V_1 V_1) LU^1 I_v : I_d (D_1 D_1)$, кроме традиционного раздвоения дорсальной лопасти; *Indigiophyllites* развивается быстрее — его линия на четвертом-пятом оборотах значительно сложнее, чем у *Ussurites* при том же количестве оборотов. *Indigiophyllites* имеет четкую трехраздельную боковую лопасть и головчатые седла, ограниченные почти сходящимися боковыми зубцами соседних лопастей. На поздних стадиях онтогенеза у *Indigiophyllites* появляются зубчики на сифональном седле вентральной лопасти, начинают делиться лопасти U^1 и I_v , кроме того, могут появляться новообразованные лопасти I^1 , I^2 . Семейство *Discophyllitidae*, состоящее из двух родов *Discophyllites* и *Rhacophyllites*, распространено в позднем триасе, является непосредственным продолжением *Ussuritaceae*, составляя с ним единую филогенетическую ветвь. *Discophyllites* и *Rhacophyllites* различаются только степенью усложнения лопастной линии на поздних стадиях онтогенеза. У *Discophyllites* линия развивается быстрее, чем у *Indigiophyllites*, и исключительно путем многократного синхронного деления возникших ранее лопастей. На поздних стадиях онтогенеза, кроме того, происходит несимметричное деление вершин седел одним или двумя глубокими вырезами. У *Rhacophyllites* развитие лопастной линии происходит еще быстрее.

На поздних стадиях онтогенеза внутренняя боковая лопасть приобретает вид широкой ауксилярной лопасти, состоящей из серии элементов, многие из которых часто имеют облик самостоятельных лопастей. Седла с дважды и трижды разделенными вершинами более узкие, чем лопасти, за счет грубо изрезанных стенок с почти сходящимися зубцами. Вершины седел рассечены более симметрично, нежели у *Discophyllites*.

Наиболее широко распространенными представителями надсемейства *Ceratitaceae* являются *Beyrichitidae*. В Северо-Восточной Азии это наиболее характерная группа аммонойд позднего анизия. В составе бореальных *Beyrichitidae* выделяются пять родов — *Gymnotoceras*, *Parafrechites*, *Frechites*, *Frechitoides* и *Arctogymnites*. Последний род отнесен

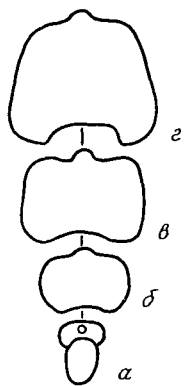


Рис. 54. Поперечное сечение *Frechites nevadanus* (Mojs.), экз. 7/310. а - первый оборот ($\times 10$); б - 2,5–3 оборота ($\times 9$); в - начало пятого оборота ($\times 2,5$); з - конец пятого оборота ($\times 1,6$); хр. Хараулах, руч. Артист-Агатын-Юреге, анизийский ярус, зона nevadanus

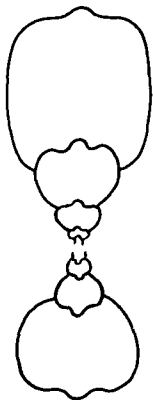


Рис. 55. Поперечное сечение *Taimyrites immutabilis* Arkadiev et Vavilov, экз. 4/315 ($\times 3,3$). Восточный Таймыр, мыс Цветкова, анизийский ярус, зона tardus

к Beyrichitidae до некоторой степени условно. В среднем анизии (зона knaraulakhensis) отмечено присутствие редких *Anagymnotoceras* и *Hollandites*.

К характерным признакам, объединяющим эти роды, относятся: возникновение на поздних стадиях морфогенеза скульптуры в виде раздваивающихся ребер; появление кия и субаммонитовой лопастной линии. Возникновение скульптуры и гофрировки элементов лопастной линии более или менее совпадают по времени: обычно эти признаки появляются в конце третьего – конце четвертого оборота. У некоторых видов скульптурированных *Gymnotoceras* и у представителей *Arctogymnites* скульптура в виде низкого кия и редко поставленных бугорков, предшествующих появлению ребер, возникает раньше, чем происходит преобразование линии в субаммонитовую. У *Gymnotoceras* на поздних стадиях онтогенеза продолжают возникать новообразованные лопасти I^2 и I^3 , у *Frechites* дальнейшее развитие линии ограничивается лишь преобразованием ранее возникших элементов путем их деления, иногда многократного. У *Arctogymnites* на поздних стадиях развития возникают лопасти I^2 , I^3 , I^4 , которые нередко разделяются; в вершинах седел могут появляться дополнительные лопасти.

При выделении видов среди родов семейства Beyrichitidae основное значение приобретают характер скульптуры и изменения формы раковины на поздних стадиях онтогенеза. Слабоскульптурованные, бескилевые или слабокилеватые формы (*G. rotelliforme*, *G. falciforme* и др.) рас-

пространены в основном в нижней зоне rotelliforme; грубоскульптурованные и обладающие килем *Parafrechites* (*P. meeki*, *P. laqueatum* и др.) приурочены к зоне nevadanus. Форму, свойственную тому или иному виду, раковины Beyrichitidae приобретают в начале пятого оборота. У *Frechites* (рис. 54) по сравнению с *Gymnotoceras* отмечается ускоренное развитие: поперечно-овальную форму с низким килем на вентральной стороне *Frechites* приобретают при 2,5–3 оборотах, тогда как *Gymnotoceras* – при 3–3,5 оборотах. Приобретение той или иной формы раковины у Beyrichitidae связано с анаболией.

Представители семейства Danubitidae в Бореальной области встречаются очень редко. Описанный нами вид *Taimyrites immutabilis* [11] из нижнеанизийских отложений п-ова Таймыр на поздних стадиях онтогенеза сохраняет почти без изменения свою форму (рис. 55). Скульптура появляется у него довольно рано – в середине второго оборота и на поздних стадиях онтогенеза окончательно оформляется в виде грубых серповидных ребер и четкого кия. Лопастная линия на поздних стадиях развития характеризуется появлением новообразованной лопасти I^4 . Характерно для *Taimyrites* и, вероятно, для всех Danubitidae позднее (начало пятого оборота) зазубривание оснований лопастей и полное отсутствие гофрировки лопастных элементов.

Представители Acrochordiceratidae на Северо-Востоке Азии почти неизвестны. О присутствии единичных *Acrochordiceras* в среднеанизийских отложениях этого региона упоминал Ю. М. Бычков [3]. *Paracrochordiceras?* sp. был обнаружен А. С. Дагисом [16] в нижнем анизии (зона Grambergia taimyrensis) в разрезе мыса Цветкова. Все эти данные требуют проверки и вполне вероятно, что представители Acrochordiceratidae хотя и ограниченно, но все же присутствуют как в нижнем, так и в среднем анизии Северо-Восточной Азии. Анализ лопастных линий тетических и тихоокеанских Acrochordiceratidae, приведенных в работах А. А. Шевырева [50], Н. Сильберлинга и К. Никольса [76], позволяет предполагать, что они развиваются путем деления внутренней боковой лопасти при сохранении цератитовой формы лопастей и седел. На заключительной стадии морфогенеза скульптура этих раковин представлена грубыми прямыми ребрами, которые начинаются у умбиликального края и почти без изгиба пересекают вентральную сторону. Вблизи умбиликального края могут располагаться редкие широкие бугорки, которые также появляются на поздних стадиях морфогенеза и, вероятно, служат подродовым признаком. Онтогенетические исследования представителей Acrochordiceratidae, к сожалению, до сих пор не проводились.

Изучение изменений, происходящих с параметрами внутреннего строения, лопастной линии, формой и скульптурой раковин средне- и поздне триасовых аммоноидей Бореальной области, позволяет установить следующие закономерности.

1. В пределах одного семейственного или надсемейственного ряда основные категории внутреннего строения – протоконх, цекум и аммонителла с возрастом, как правило, приобретают меньшие размеры.

2. У поздних представителей одного и того же семейства или

надсемейства сифон становится вентральным на более поздних оборотах.

3. Преобразование типов септальных трубок у средне- и поздне триасовых аммоноидей происходит в целом значительно раньше, чем у ранне триасовых форм, и связано с анаболией. У поздних представителей одного и того же семейства или надсемейства такие изменения происходят на более поздних уровнях.

4. Появление скульптуры у раковин средне- и поздне триасовых аммоноидей, как правило, отмечается раньше, чем происходит изменение формы раковины.

5. Момент начала преобразования лопастной линии на ранних и средних стадиях онтогенеза в пределах одного семейственного или надсемейственного рода у большинства средне- и поздне триасовых аммоноидей с возрастом смещается на более ранние уровни (акселерация). Исключения составляют натгорститиды, в развитии которых наблюдается обратная тенденция (ретардация).

6. Коренные изменения в развитии лопастной линии, которые происходят на самых ранних стадиях онтогенеза (вторичный архаллакис), влекут за собой появление наиболее крупной таксонометрической единицы отрядного ранга. Средне- и поздне триасовые арцестиды, у которых на этом уровне появляется пятая лопасть в примасуре, следует выделять в самостоятельный отряд и относить к аммонитам, а не к цератитам.

7. Крупные изменения в развитии лопастной линии, происходящие на ранних стадиях онтогенеза (ранняя девиация) у бореальных цератитов средне- и поздне триасового возраста, выявляют четыре типа развития лопастной линии, которые служат основой для выделения четырех подотрядов — *Nathorstitina*, *Megaphyllitina*, *Ceratitina* и *Ptychitina*.

8. Последующие изменения в развитии лопастной линии, происходящие на средних стадиях онтогенеза (поздняя девиация), позволяют выделить внутри подотрядов надсемейственные группировки, каждая из которых характеризуется собственным путем дальнейшего развития. Становление семейств, представляющих собой монофилетические системы родов, связано с изменениями в лопастной линии, форме и скульптуре раковин, происходящие в начале поздних стадий онтогенеза. Выделение родов и видов внутри семейственных группировок связано исключительно с изменениями формы и скульптуры раковин на поздних стадиях развития.

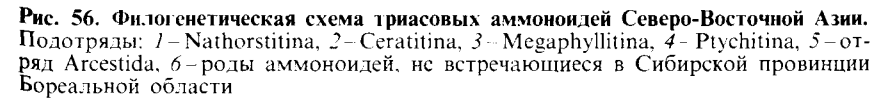
4. КЛАССИФИКАЦИЯ СРЕДНЕ- И ПОЗДНЕ ТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ БОРЕАЛЬНОЙ ОБЛАСТИ

Основой всех современных классификаций триасовых аммоноидей служит систематика, разработанная Л. Спэтом [78, 79]. Анализ морфологических признаков взрослых раковин, прежде всего их формы, характера скульптуры и рисунка внешнего отрезка лопастной линии, в сочетании с возможным для того времени стратиграфическим контролем, позволили английскому палеонтологу построить классификацию, выгодно отличающуюся от схем предшественников. Основным недостатком этой схемы было отсутствие четких принципов выделения таксономических категорий, особенно высшего порядка. Выделение семейств и надсемейств только на основе внешних признаков раковины без анализа морфогенеза лопастной линии неизбежно сделало классификацию нечеткой и расплывчатой. Несмотря на это, система Л. Спэта без существенных изменений была принята многими специалистами. Со временем в нее были внесены некоторые изменения и уточнения [29, 38, 51, 73, 82], касающиеся систематического положения некоторых родов и семейств, их объемов и валидности. Были выделены новые семейства и изменен статус некоторых старых таксонов.

Классификация на уровне отрядов и подотрядов была разработана в 1968 г. Шиндевольфом [75], концепции которого были в основном поддержаны Ю. Кульманом и Е. Видманом [90]. Рассматривая конфигурацию дорсальной лопасти в качестве основного систематического признака, О. Шиндевольф отнес всех цератитов к отряду *Phylloceratida*, кроме рода *Trachyphyllites*, который трактовал как литоцератид. Все триасовые «филлоцератиды» он разделил на пять подотрядов — *Phylloceratina*, *Ceratitina*, *Arcestina*, *Pinacoceratina* и *Lobitina*, не объясняя, однако, их состав. Ю. Кульман и Е. Видман [90] изменили статус подотрядов *Arcestina*, *Lobitina* и *Pinacoceratina*, переведя их в надсемейства внутри подотряда *Phylloceratina*. Схема О. Шиндевольфа в несколько исправленном виде была принята В. В. Друщицом и Л. А. Догужаевой [22]. Вместо подотряда *Phylloceratina* эти авторы ввели два подотряда *Paracelcitina* и *Meekoceratina*. Существенные замечания в адрес схемы О. Шиндевольфа были высказаны А. А. Шевыревым [50], который справедливо отметил, что далеко не все триасовые аммоноидеи имеют литую (гладкую) дорсальную лопасть и, с другой стороны, многие триасовые цератиты имеют дорсальную лопасть с зубчатыми стенками. Это свидетельствует о том, что выбор такого признака для разграничения отрядов неудачен.

В настоящее время нет общепринятой классификации триасовых аммонитов. В палеонтологической литературе фигурируют пять схем, принадлежащих Б. Каммелу [73], Л. Д. Кипарисовой и Ю. Н. Попову [29], Э. Тозеру [82, 84], А. А. Шевыреву [51] и Ю. Д. Захарову [25]. Последняя схема посвящена главным образом систематике ранне триасовых цератитов. Из всех классификаций только две — А. А. Шевырева

Подотряд Meekoceratina М. Н. Вавиловым вслед за А. А. Шевыревым [51] рассматривается в качестве корневого ствола всех триасовых



цератитов, так как лопастные линии оленекских представителей этого подотряда несут в себе зачатки всех основных типов их последующего развития. Морфогенез лопастных линий и особенности внутреннего строения раковин были изучены автором у представителей большинства родов средне- и позднетриасовых аммоноидей Северо-Восточной Азии, но, несмотря на это, отдельные аспекты филогенетической последовательности в некоторых ветвях остаются неясными. Это объясняется не только нехваткой материала, но и прежде всего тем, что, анализируя развитие цератитов только Бореальной области, нередко трудно проследить филогенетические переходы между семействами – это часто вызвано внезапным появлением и последующим развитием новых форм, не имеющих корней в сообществе бореальных аммоноидей. В связи с этим, конечно, необходим анализ дополнительного материала из более южных акваторий, например, из Тихоокеанской провинции Тетиса, но такие материалы, особенно иностранных авторов, часто не пригодны для критического анализа, так как содержат только краткие описания форм, скульптуры и в лучшем случае внешнего отрезка лопастной линии.

В основу классификации положены типы морфогенетических изменений лопастной линии, которые, происходя на разных этапах развития, влекут за собой появление тех или иных таксономических категорий. Изменения, произошедшие на наиболее ранних стадиях морфогенеза, выражаются в появлении нового элемента в примасуре, что, очевидно, характерно для такой крупной таксономической единицы, как отряд. Подавляющее большинство триасовых аммоноидей имеет четырехлопастную примасуру, свойственную представителям отряда Ceratitida, и только небольшая группа аммоноидей, в основном арцестиды, имеет пятилопастную примасуру. Следующие по времени изменения в развитии лопастной линии происходят после становления примасуры и появления первой умбиликальной лопасти. Эти изменения приводят к возникновению четырех основных типов развития лопастной линии, служащих основой для таксономических категорий подотрядного ранга, какими являются четыре подотряда Nathorstitina, Ceratitina, Megaphyllitina и Ptychitina. Выделение категорий надсемейственного ранга связано с изменениями в развитии лопастной линии на средних стадиях морфогенеза, происходящими после становления типа развития лопастной линии. При выделении семейств особенности развития лопастной линии, происходящие на поздних стадиях морфогенеза, формы раковины и ее скульптуры играют равноценную роль. Выделение родов и видов главным образом связано с преобразованиями формы раковины и скульптуры на поздних стадиях морфогенеза.

При выделении той или иной таксономической категории и при выяснении ее места в филогенетическом ряду, кроме анализа результатов онтогенетических исследований, необходим тщательный стратиграфический контроль. Другими словами, при составлении схемы классификации аммоноидей необходимо возможное сочетание биостратиграфического и онтофилогенетического методов исследования.

ОТРЯД CERATITIDA HYATT, 1884

/nom. transl. Ruzhencev, 1957 (ex subordo Ceratitina Hyatt, 1884)/

ПОДОТРЯД NATHORSTITINA Vavilov subordo nov.

Раковина дисковидная, от инволютной до умеренно эволютной. Вентральная сторона приостренная, килеватая, с медиальной бороздой или округленная. Скульптура представлена простыми радиальными или дихотомирующими ребрами и бугорками. Примасура четырехлопастная. На ранних стадиях онтогенеза лопастная линия развивается по типу: $VL: 1D - (V_1 V_1) LU^1 U^2 \dots U^3 1D$. Средний – поздний триас. В Бореальной области два надсемейства: Nathorstitaceae и Trachycerataceae.

Надсемейство Nathorstitaceae Spath, 1951

/nom. transl. Tozer, 1971 (ex Nathorstitidae Spath, 1951)/

Средний триас – карнийский ярус позднего триаса (зона tenuis). Два семейства: Longobarditidae и Nathorstitidae.

Семейство Longobarditidae Spath, 1951

/nom. transl. Assereto, 1966 (ex Longobarditinae Spath, 1951)/
(= Neodalmatidae Archipov, 1974)

Средний триас. В Бореальной области три подсемейства: Grambergiinae Popow, 1961; Longobarditinae Spath, 1951; Arctohungaritinae Vavilov subfam. nov.

Подсемейство Grambergiinae Popow, 1961

Раковина от инволютной до умеренно инволютной, на внутренних оборотах вздутая с широкой плоскоокругленной или пентагональной вентральной стороной, на последних оборотах – узкая, приостренная. На третьем обороте появляется скульптура в виде приумбиликальных бугорков, которые пропадают на пятом – шестом оборотах. Лопастная линия развивается по типу, свойственному подотряду Nathorstitina. Линия взрослой раковины содержит до 10–12 умбиликальных лопастей. Протоконх от мелкого до среднего, цекум и аммонителла – мелкие, приближающиеся к средним размерам. Жилая камера аммонителлы короткая. Сифон на всех стадиях вентральный. Смена типов септальных трубок отмечается на 2.5–2.7 оборота. В Бореальной области пять родов: нижнеанизийский подъярус – *Groenlandites* Kummel, 1953; *Pearylandites* Kummel, 1953; *Lenotropites* Popow, 1961 (= ? *Koptoceras* Spath, nov. dub.), *Grambergia* Popow, 1961; зона decipiens среднеанизийского подъяруса – *Azarianites* Dagens, 1987.

Подсемейство Longobarditinae Spath, 1951

Раковина инволютная, дисковидная с приостренной вентральной стороной, на внутренних оборотах иногда несущая киль и приумбиликальные бугорки. Сечение взрослых оборотов копьевидное. Лопастная линия развивается по типу, характерному для подотряда Nathorstitina. У взрослой раковины до 12–15 умбиликальных лопастей. Протоконх от мелкого до среднего, цекум средний, шаровидный. Аммонителла достигает средних размеров. Сифон в начале первого оборота занимает привентральное положение, далее – вентральное. Смена типов септальных трубок происходит в конце второго – начале третьего оборота. Средний триас, анизийский ярус, средний и верхний подъярусы. В Бореальной области один род *Longobardites* Mojs., 1882 (*-Neodalmatites* Spath, 1951; *Longobarditoides* Shevyrev, 1961) с двумя подродами *L. (Longobardites)* Mojs. 1882 и *L. (Intornites)* Assereto, 1966.

Подсемейство Arctohungaritinae Vavilov subfam. nov.

Раковина от инволютной до умеренно эволютной, от дисковидной до умеренно вздутой, с приостренной, округленной или уплощенной вентральной стороной. Внутренние обороты гладкие или несущие низкие слабые складки; на поздних стадиях развития боковые стороны покрыты радиальными ребрами. Лопастная линия развивается по типу $VL:ID - (V_1V_1)ZU^1U^2...U^3ID$. Линия взрослой раковины имеет до 10 умбиликальных лопастей. Протоконх мелкий, шаровидный. Аммонителла с короткой жилой камерой имеет диаметр 0,6–0,85 мм. Сифон на всех стадиях вентральный. Смена типов септальных трубок отмечается на 2,7 оборота. Средний триас, анизийский ярус, нижний и средний подъярусы. Три рода – *Arctohungarites* Diener, 1916; *Gzekanowskites* Diener, 1915 (*-Epiczekanowskites* Popow, 1961; ? *Subarctoceras* Popow, 1961), *Stanachites* Vavilov, 1978.

Семейство Nathorstitidae Spath, 1951

Раковина инволютная или умеренно инволютная, от дисковидной до умеренно вздутой с приостренной или килеватой вентральной стороной. Внутренние обороты трапцевидного сечения, взрослые – субтреугольного. Скульптура на внутренних оборотах представлена приумбиликальными бугорками, взрослые раковины – гладкие или с сигмоидными линиями нарастания. Лопастная линия развивается по типу, характерному для подотряда Nathorstitina. Линия взрослой раковины содержит до 12 умбиликальных лопастей. Протоконх, цекум и аммонителла мелкие. Сифон на всех стадиях развития занимает вентральное положение. Смена типов септальных трубок происходит в середине четвертого – на шестом обороте фрагмокона. Средний триас, ладинский ярус и нижняя зона карнийского яруса верхнего триаса. Три рода: *Indigirites* Popow, 1947 (*-Parindigirites* Popow, 1947; *Suordachites* Archipov, 1974);

Tsvetkovites Vavilov et Korchinskaja, 1973; *Nathorstites* Boehm, 1903 (*-Metasphingites* Popow, 1961; *Stolleites* Archipov, 1974).

Надсемейство Trachycerataceae Haug, 1894

/nom. transl. Kummel, 1952 (ex Trachyceratidae Haug, 1894)/

Средний (ладинский ярус) – поздний триас. В Бореальной области три семейства: Trachyceratidae Haug, 1894; Distichitidae Diener, 1920; Gyrtopleuritidae Diener, 1925.

Семейство Trachyceratidae Haug, 1894

Раковина от инволютной до умеренной эволютной с бугорчатой или гладкой вентральной стороной, снабженный медиальной бороздой, дисковидная или слабо вздутая. Скульптура представлена простыми радиальными или дихотомирующими ребрами, и как правило, концентрическими спиралями бугорков, количество которых варьирует от 1 до 18 в зависимости от родовой и видовой принадлежности. Лопастная линия развивается по типу $VL:ID - (V_1V_1)LU^1U^2...U^3ID$; количество умбиликальных лопастей с возрастом увеличивается: наименьшее (две), вероятно, у ладинских и раннекарнийских форм, наибольшее (пять – шесть) – у норийских. Линия ладинских представителей семейства – цератитовая, позднетриасовых – аммонитовая. Протоконх мелкий или средний, шаровидный, цекум – мелкий, аммонителла небольших размеров с короткой жилой камерой. Сифон на первых 4 оборотах занимает нецентральное положение, изменяясь от дорсального до привентрального. Начиная с пятого оборота, сифон становится вентральным. Смена типов септальных трубок происходит в конце второго – на третьем обороте. Ладинский ярус среднего триаса – поздний триас. В Бореальной области 12 родов: *Eoprotrachyceras* Tozer, 1980; *Protrachyceras* Mojs., 1893; *Neoprotrachyceras* Krystyn, 1978; *Sirenites* Mojs., 1893; *Neosirenites* Popov, 1961; *Striatosirenites* Popov, 1961; *Pterosirenites* Tozer, 1980; *Janosirenites* Bytschkov, 1982; *Arctosirenites* Tozer, 1961; *Wangoceras* Tozer, 1980 (*Pseudotibetites* Tozer, 1980, non Jeannet, 1959), *Ohrutchevites* Vavilov, 1977; *Pseudosirenites* Artchaber, 1911; ? *Argosirenites* Popow, 1961.

Семейство Distichitidae Diener, 1920

Раковина инволютная с плоскоокругленной вентральной стороной, снабженной двумя низкими гладкими киями, ограниченными глубокими бороздками. Слабовыпуклые боковые стороны несут частые тонкие дихотимирующие ребра, изгибающиеся вперед на вентрально-латеральных плечах. Лопастная линия развивается по типу $VL:ID - (V_1V_1)LU^1U^2...U^3ID$. Особенности внутреннего строения не изучены. Ранний и средний норий (зона ussuriensis и, вероятно, нижние слои зоны

scutiformis). В Бореальной области один род *Pleurodistichites* Tozer, 1980 (-*Dittmaritoides* Archipov et Vavilov, 1980).

Описанный ранее *Dittmaritoides* был отнесен нами к семейству Arpaditidae главным образом потому, что близкий к нему род *Dittmarites* рассматривался в составе этого семейства. Кстати, совершенно непонятно, на каком основании А. А. Шевырев [51] поместил *Dittmarites* вместе с протрахиперасами в одно семейство. Достоверные представители семейства Arpaditidae в Северо-Восточной Азии неизвестны. Для окончательного решения вопроса о семейственной принадлежности этого рода необходим сравнительный анализ морфогенеза представителей Arpaditidae и Distichitidae. В настоящее время мною принимается точка зрения Э. Тозера [82, 84].

Семейство Cyrtopleuritidae Diener, 1925

Раковина дисковидная, инволютная с уплощенными боковыми и узкой вентральной стороной, снабженной неглубокой, но широкой медиальной бороздой, окаймленной двумя рядами бугорков. Боковые стороны покрыты часто расположенными радиальными дихотомизирующими ребрами и 8–10 спиралями мелких бугорков. В середине оборота отдельные ребра утолщаются и заканчиваются шипами или крупными бугорками. Лопастная линия не наблюдалась, и характер ее развития неизвестен. Данные о внутреннем строении отсутствуют. Средний норий (зона scutiformis). В Бореальной области один род – *Neohimavatites* Tozer, 1980.

ПОДОТРЯД PTYCHITINA Hyatt et Smith, 1905

/nom. correct. Shevyrev, 1983 (pro subordo Ptychitoidea Hyatt et Smith)/

Надсемейство Ptychitaceae Mojs, 1882

/nom. transl. Spath, 1951 (ex Ptychitinae Mojs., 1882)/

Семейство Ptychitidae Mojs., 1882

/nom. transl., 1884 (ex Ptychitinae Mojs., 1882)/

Раковина инволютная или умеренно инволютная, вздутая, шаровидная или эллипсоидная с широкой округленной вентральной стороной. Боковые стороны гладкие или покрытые радиальными ребрами, образующими синус при переходе через вентральную сторону. Лопастная линия аммонитовая, она развивается по типу $VL:ID-(V_1V_1)LU^1U^2...I^1D$. На средних стадиях онтогенеза седла приобретают коробчатую форму и врезь на сводах. Протоконх крупный, шаровидный; цекум средних размеров. Диаметр аммонителлы 0,90–0,92 мм, жилая камера длинная. Сифон у поздних представителей семейства вентральный, у ранних – на первых двух оборотах центральный или привентральный, далее – вентральный. Смена типов септальных трубок происходит на втором обороте. Средний триас. В Бореальной области 4 рода: *Malleptychites*

Diener, 1916; *Aristoptychites* Diener, 1916; *Ptychites* Mojs, 1875; *Arctoptychites* Archipov, Korchinskaja et Tozer, 1974.

ПОДОТРЯД MEGAPHYLLITINA Mojs., 1896

/nom. transl. hic. (ex Magaphyllitaceae Mojs., 1896)/

/non Megaphyllitina Shevyrev, 1983/

Ранний, средний и поздний триас. В Бореальной области два надсемейства – Megaphyllitaceae Mojs., 1896 и Cladiscitaceae, Zittel, 1884.

Надсемейство Megaphyllitaceae Mojs., 1896

/nom. transl. Tozer, 1971 (ex Megaphyllitidae Mojs., 1896)/

Ранний – средний триас. В Бореальной области три семейства: Paranannitidae Spath, 1934; Sturiidae Kiparisova, 1958; Parapopanoceratidae Tozer, 1971.

Семейство Paranannitidae Spath, 1934

Раковина инволютная или умеренно инволютная со вздутыми оборотами, шаровидная или линзовидная, с широкой округленной вентральной стороной. Раковина чаще всего гладкая или с широкими радиальными ребрами, переходящими через вентральную сторону. Лопастная линия развивается по типу $VL:ID-(V_1V_1)LU^1:U^2ID-(V_1V_1)LU^1U^3:U^2I(D_1D_1)$. Протоконх и цекум мелкие, шаровидные, аммонителла с короткой жилой камерой, сифон на первом обороте центральный или привентральный, далее – вентральный [25]. Смена типов септальных трубок отмечается на пятом – шестом оборотах: ретрохоанитовые трубки сменяются амфиохоанитовыми или проохоанитовыми. Нижний триас, преимущественно оленекский ярус. В Бореальной области пять родов: *Paranannites* Hyatt et Smith, 1905; *Prospingites* Mojs., 1986; *Popovites* Tozer, 1965; *Monacanthites* Tozer, 1965; *Zenoites* Renz et Renz, 1948.

Семейство Parapopanoceratidae Tozer, 1971

Раковина от инволютной до эволютной, шаровидная или уплощенная с округленной вентральной стороной, гладкая, иногда с пережимами. Лопастная линия развивается по типу $VL:ID-(V_1V_1)LU^1U^3...U^2ID$. На средних и поздних стадиях онтогенеза происходит деление некоторых из образовавшихся ранее лопастей. Протоконх мелкий или средних размеров; цекум мелкий шаровидный; аммонителла с короткой жилой камерой. Сифон на первом обороте центральный или привентральный, далее – вентральный. Смена типов септальных трубок происходит на третьем обороте. Средний триас, анизийский ярус. Три рода: *Neopopanoceras* Spath, 1951; *Stenopopanoceras* Porow, 1961; *Para-*

popanoceras Haug, 1984 (-*Dienerites* Mojs., 1902; *Amphypopapanoceras* Voinova, 1947; *Ptychopapanoceras* Spath, 1951; *Beaumontites* Browne, 1952; *Parasphingites* Popow, 1961).

Семейство Sturiidae Kipar. 1958

/nom. transl. Tozer, 1971 (ex Sturiinae Kipar., 1958)/

Раковина инволютная, диковидная, вздутая в умбиликальной части, с узкоокругленной вентральной стороной. Поверхность раковины покрыта концентрической ребристостью. Лопастная линия развивается по типу $VL:ID - (V_1V_1)LU^1U^3...U^2ID$. На поздних стадиях онтогенеза лопастная линия становится аммонитовой. Средний – поздний триас. В Бореальной области один род – *Sturia* Mojs., 1882.

Надсемейство Cladiscitaceae Zittel, 1884

/nom. transl. hic (ex Cladiscitidae Zittel, 1884)/

Средний – поздний триас. В Бореальной области одно семейство – Cladiscitidae Zittel, 1884.

Семейство Cladiscitidae Zittel, 1884

Раковина инволютная, с очень узким умбиликусом и длиной жилой камерой. Боковые стороны уплощенные, вентральная сторона широкая, округленная или уплощенная. Скульптура представлена тонкой концентрической ребристостью. Примасура пятилопастная. Пятая лопасть нередко в зачаточном состоянии, располагается на умбиликальном шве. Линия развивается по типу: $VL:U:ID - (V_1V_1)LUU^2...U^1ID$. Линия взрослой раковины многолопастная, аммонитового типа. Некоторые лопасти на поздних стадиях онтогенеза делятся. Протоконх и цекум средних размеров, жилая камера аммонителлы короткая. В начале первого оборота сифон привентральный, на последующих – вентральный. Смена типов септальных трубок отмечается на 1,5 оборотах. Средний – поздний триас. В Бореальной области четыре рода – *Neocladiscites* Popow, 1961 (-*Mesocladiscites* Farsan, 1972, non Shevurev, 1968), *Sphaerocladiscites* Popow, 1961; *Cladiscites* Mojs., 1874; *Paracladiscites* Mojs., 1896.

ПОДОТРЯД CERATITINA Hyatt, 1884

/nom. correct. Kummel, 1952 (pro subordo Ceratitinae Hyatt, 1884)/

Ранний – поздний триас. Четыре надсемейства: Ceratitaceae Mojs., 1879; Ussuritaceae Hyatt, 1911; Lobitaceae Mojs., 1882; Pinacocerataceae Mojs., 1879.

Надсемейство Ceratitaceae Mojs., 1879

/nom. transl. Mojs., 1896 (ex Ceratitidae Mojs., 1879)/

Средний триас. В Бореальной области три семейства: Beyrichitidae Spath, 1934; Acrochordiceratidae Arthaber, 1911; Danubitidae Spath, 1951.

Семейство Beyrichitidae Spath, 1934

Средний триас. В Бореальной области два подсемейства: Beyrichitinae Spath, 1934, и Arctogymnitinae Vavilov subfam. nov.

Подсемейство Beyrichitinae Spath, 1934

/nom. transl. hic (ex Beyrichitidae Spath, 1934)/

Раковина от умеренно инволютной до умеренно эволютной, диско-коновой или платиконовой формы, с округленной, плоскоокругленной или килеватой вентральной стороной. Скульптура представлена радиальными сигмоидными ребрами с приумбиликальными, иногда привентральными, бугорками или без них. Лопастная линия развивается по типу $VL:ID - (V_1V_1)LU^1I_v...I_d(D_1D_1)$, но с образованием новых внутренних боковых лопастей I^1 и I^2 и др. на умбиликальном шве. На поздних стадиях онтогенеза лопастная линия приобретает гофрировку и становится субаммонитовой. Протоконх мелкий, приближающийся к среднему; аммонителла с короткой жилой камерой. Сифон на первом обороте центральный или привентральный, на втором – привентральный, далее – вентральный. Смена типов септальных трубок происходит в самом конце второго – в середине третьего оборота. Средний триас, анизийский ярус. В Бореальной области шесть родов (зоны *kharaulakhensis* – *nevadanus*): *Hollandites* Diener, 1906; *Gymnotoceras* Hyatt, 1877; *Anagymnotoceras* McLearn, 1966 (-*Anacrochordiceras* Wang et He, 1976); *Frechites* Smith, 1932; *Parafrechites* Silberling et Nichols, 1982; *Frechitoides* Konstantinov, 1987.

Подсемейство Arctogymnitinae Vavilov, subfam. nov.

Раковина инволютная, уплощенная. Вентральная сторона на внешнем обороте и жилой камере узкая, округленная. Внутренние обороты несут частые дихотомирующие ребра. Поверхность внешнего оборота и жилой камеры гладкая или несет редкие валикообразные бугорки. Лопастная линия развивается по типу – $VL:ID - (V_1V_2)LU^1I_v...I_d(D_1D_1)$ с образованием многочисленных внутренних боковых лопастей на умбиликальном шве, которые нередко делятся. На поздних стадиях онтогенеза линия сильно расчлененная, аммонитовая. Протоконх и цекум достигают крупных размеров. Аммонителла с короткой жилой камерой. Сифон на первом обороте привентральный, далее – вентральный. Смена

типов септальных трубок происходит в самом начале третьего оборота. Средний триас, анизийский ярус. В Бореальной области один род - *Arctogymnites* Popow, 1961 (зоны *nevadanus* - *spectori*).

Семейство *Acrochordiceratidae* Arthaber, 1911

Раковина от умеренно инволютной до умеренно эволютной, слабо вздутая с плоскоокругленной вентральной стороной. Скульптура в виде радиальных ребер, перекидывающихся через вентральную сторону. Лопастная линия, вероятно, развивается по типу $VL:ID-(V_1V_1)LU^1I_e...I_d(D_1D_1)$. Нижний(?) - средний триас (зона *spiniplicatus*?) - средний анизий. В Бореальной области три рода: *Proacrochordiceras* Korchinskaja, 1983; *Paracrochordiceras* Spath, 1934; *Acrochordiceras* Hyatt, 1877 (-*Silesiacrochordiceras* Diener, 1916).

Семейство *Danubitidae* Spath, 1951

Раковина умеренно эволютная, слабо вздутая, с округленной или килеватой вентральной стороной и уплощенными боковыми, покрытыми короткими радиальными ребрами. Лопастная линия развивается по типу $VL:ID-(V_1V_1)LU^1I_e...I_d(D_1D_1)$. Средний триас, анизийский ярус. В Бореальной области два рода: *Danubites* Mojs., 1893 (-*Florianites* Hyatt, 1900;? *Rikuzenites* Yabe, 1949), *Taimyrites* Vavilov et Arkadiev, 1986.

Надсемейство *Ussuritaceae* Hyatt, 1900

/nom. transl. Yu. Zakharov, 1978 (ex *Ussuritidae* Hyatt, 1911)/

Нижний - верхний триас. В Бореальной области три семейства: *Flemingitidae* Hyatt, 1900; *Ussuritidae* Hyatt, 1900; *Discophyllitidae* Spath, 1977.

Семейство *Flemingitidae* Hyatt, 1900

Раковина умеренно инволютная, дисковидная или толстодисковидная с округленной или округленно-уплощенной вентральной стороной. Слабо выпуклые боковые стороны покрыты концентрическими ребрами. Лопастная линия развивается по типу $VL:ID-(V_1V_1)LU^1I_e...I_d(D_1D_1)$, но с сохранением цератитовой формы лопастей и седел. Просу́тура ангусти-селлятного типа. Примасу́тура четырехлопастная. Нижний триас. В Бореальной области два рода: *Flemingites* Waagen, 1892 (-*Xenodiscoidea* Spath, 1930), *Euflemingites* Spath, 1934.

Семейство *Palaeophyllitidae* Popow, 1958

Раковина дисковидная, эволютная или умеренно эволютная, гладкая или с радиальными ребрами и пережимками. Вентральная сторона округленная. Просу́тура латиселлятного типа, примасу́тура четырехлопастная. Развитие лопастной линии происходит по типу $VL:ID-(V_1V_1) \times LU^1I_e...I_dD$, но сохраняется цератитовая форма лопастей и седел. Данные о внутреннем строении отсутствуют. Нижний - средний триас. В Бореальной области один род - *Leiophyllites* Diener, 1915.

Семейство *Ussuritidae* Hyatt, 1900 (-*Monophyllitidae* Smith, 1913)

Раковина от умеренно эволютной до эволютной, дисковидная с округленной вентральной стороной, гладкая. Просу́тура ангусти-селлятного типа, примасу́тура - четырехлопастная. Развитие лопастной линии по типу $VL:ID-(V_1V_1)LU^1I_e...I_d(D_1D_1)$. Седла монофиллоидных очертаний, дорсальная лопасть литуидной формы. На поздних стадиях онтогенеза в вершине седла I_e/I_d появляются одна - две вторичные внутренние боковые лопасти. Протоко́нх и цеку́м крупные. Аммонителла крупная, с жилой камерой средних размеров. Сифон становится вентральным на втором обороте. Смена типов септальных трубок происходит на третьем обороте. Средний триас. В Бореальной области два рода: *Ussurites* Hyatt, 1900 и *Indigirophyllites* Popow, 1961.

Семейство *Discophyllitidae* Spath, 1927

/nom. transl. Spath, 1934 (ex *Discophyllitinae* Spath, 1927)/

Раковина дисковидная, эволютная, с округленной вентральной стороной и уплощенными боковыми. Умбилику́с широкий или умеренно широкий. Поверхность раковины несет тонкие часто расположенные радиальные струйки. Примасу́тура четырехлопастная. Линия развивается по типу $VL:ID-(V_1V_1)LU^1I_e...I_d(D_1D_1)$ с несимметричными дифиллоидными седлами. На поздних стадиях онтогенеза внутренняя боковая лопасть приобретает вид провисающей ауксиллярной лопасти. Протоко́нх и цеку́м крупные, аммонителла крупная с жилой камерой средней длины. Смена типов септальных трубок наблюдается на первой половине третьего оборота. Сифон на первых 1,5 оборотах - центральный и привентральный, далее - вентральный. Верхний триас. В Бореальной области два рода: *Discophyllites* Hyatt, 1900; *Rhacophyllites* Zittel, 1884 (-*Diphyllites* Jullien, 1911; *Triphyllites* Jullien, 1911; *Tragorhacoceras* Spath, 1927).

Надсемейство Lobitaceae Mojs., 1882

/nom. transl. Hyatt, 1900 (ex Lobitidae Mojs., 1882)/

Средний – верхний триас (ладинский – карнийский ярусы). В Бореальной области одно семейство – Lobitidae Mojs., 1882.

Семейство Lobitidae Mojs., 1882

/nom. transl. Mojs., 1896 (ex Lobitinae Mojs., 1882)/

Раковина инволютная, шаровидная или эллипсоидная, с широкой округленной вентральной стороной, гладкая или с тонкими густо расположенными радиальными ребрышками, которые при пересечении с концентрической струйчатостью создают сетчатую структуру поверхности. Примасура четырехлопастная. Особенности онтогенетического развития бореальных *Lobites* неизвестны. Судя по материалам О. Шиндевольфа [75], развитие линии следует путем последовательного деления сначала вентральной и дорсальной, затем внутренней боковой и боковой лопастью. При высоте оборота 1,2 мм формула линии имеет следующий вид: $(V_1 V_1)(L_1 L_1)(U_1^1 U_1^1)U^2:(I_1 I_1)(D_1 D_1)$. В Бореальной области один род *Lobites* в ладинском ярусе среднего триаса.

Надсемейство Pinacocerataceae Mojs., 1879

/nom. transl. Mojs., 1896 (ex Pinacoceratidae Mojs., 1879)/

Нижний (оленекский ярус) – верхний триас. В Бореальной области три семейства: Japonitidae Tozer, 1971; Gymnitidae Waagen, 1895; Pinaciceratidae Mojs., 1879.

Семейство Japonitidae Tozer, 1971

Средний триас. В Бореальной области известна только находка *Japonites sp.* из анизийских отложений архипелага Свальбард [31].

Семейство Gymnitidae Waagen, 1895

/nom. transl. Mojs., 1902 (ex Gymnitinae Waagen, 1895)/

Раковина от умеренно инволютной до эволютной, дисковидная с округленной или узкоокругленной вентральной стороной. Боковые стороны гладкие или покрытые широкими, редко поставленными ребрами, хорошо заметными в привентральной части последнего оборота фрагмокона и на жилой камере. Лопастная линия, по-видимому, развивается по типу $VL:ID-(V_1 V_1)L_1 U^1 I_1 \dots I_n (D_1 D_1)$. На средних и поздних стадиях онтогенеза образуются многочисленные внутренние боковые лопасти (I^1, I^2, I^3 и т.д.), которые нередко делятся. Лопастная линия взрослой раковины аммонитовая, многолопастная. Адвентивные лопасти отсутствуют. По данным Ю. Д. Захарова [24], протококс и цекум

гимнитид мелкий. На первом обороте сифон привентральный, далее – вентральный. Смена типов септальных трубок происходит, вероятно, в конце второго оборота. Средний – верхний триас. В Бореальной области все гимнитиды известны из среднетриасовых отложений, главным образом, из анизийского яруса; три рода: *Anagygnites* Hyatt, 1900; *Kiparisovia* Bytschkov, 1976; *Parapinacoceras* Diner, 1916.

Семейство Pinacoceratidae Mojs., 1879

Раковина инволютная, тонкая, дисковидная, с узкой округленной или приостренной вентральной стороной, обычно гладкая. Просура ангустиселлатного типа. Примасура четырехлопастная. Лопастная линия развивается по типу $VL:ID-VLU^1 ID-VLU^1 I_1^2 \dots I_n^2 D$ [24]. На средних стадиях онтогенеза (конец второго оборота) в вершине седла V/L последовательно появляются многочисленные адвентивные лопасти. Линия взрослой раковины аммонитовая, сложнорасчлененная. Протококс средних размеров, каплевидный. Аммонителла крупная с жилой камерой средней длины. Сифон вентральный на всех стадиях развития. Смена типов септальных трубок происходит в начале второго оборота. Верхний триас. В Бореальной области один род – *Pinacoceras* Mojs., 1873.

ОТРЯД ARCESTIDA VAVILOV, ORDO NOV.

Раковина инволютная, шаровидная или прямоугольно-овальная с широкой уплощенно-округленной вентральной стороной и длинной жилой камерой, гладкая с радиальными пережимами. Примасура пятилопастная. Усложнение лопастной линии в онтогенезе следует двумя различными путями: 1) на ранних стадиях онтогенеза в вершине седла I/D начинают появляться вторичные внутренние боковые лопасти, в вершине седла V/L возникает и быстро исчезает адвентивная лопасть – такой тип развития характерен для семейства Proarcestidae [10, 89]; 2) линия развивается в результате образования умбиликальных лопастей в районе шва и последующего их смещения: нечетные лопасти переходят на внешнюю сторону оборота, четные – на внутреннюю, причем дорсальная лопасть сохраняет литуидные очертания, согласно Е. Видману [89], так развиваются представители рода *Arcestes*. Средний – поздний триас. Два подотряда: *Arcestina* Hyatt, 1884; *Proarcestina* Vavilov subordo nov.

ПОДОТРЯД ARCESTINA Hyatt, 1884

/nom. correct. Schindewolf, 1968 (pro subordo Arcestinae Hyatt, 1884)/

Надсемейство Arcestaceae Mojs., 1875

/nom. transl. Mojs., 1896 (ex Arcestidae Mojs., 1875)/

Поздний триас. В Тетической области три семейства: Arcestidae Mojs., 1875; Sphingitidae Arthaber, 1911; Joannitidae Mojs., 1882. В Бореальной области одно семейство – Arcestidae Mojs., 1875.

Семейство Arcestidae Mojs., 1875

Раковина шаровидная или прямоугольно-овальная с очень узким или замкнутым умбиликусом и длинной жилой камерой, форма которой отличается от формы фрагмокона. Поверхность раковины гладкая или с пережимами, которые наблюдаются только на фрагмоконе. Примасура пятилопастная. Усложнение линии происходит путем образования умбиликальных лопастей в районе шва и последовательного их смещения согласно формуле $VLU:ID-(V_1V_1)LUU^1U^3...U^2I(D_1D_1)$. Дорсальная лопасть литуидной формы. Протоконх мелкий. Жилая камера аммонителлы короткая. Сифон до третьего оборота дорсальный и придорсальный, на четвертом – центральный, на пятом – привентральный. Смена типов септальных трубок происходит не позднее третьего оборота. В Тетической области четыре рода: *Arcestes* Suess, 1865 (-*Rhaetiles* Hyatt, 1900; *Gonarcestes* Diener, 1911), *Pararcestes* Mojs., 1893 (-*Galeites* Rollier, 1909), *Anisarcestes* Kittl, 1908; *Stenarcestes* Mojs., 1895. В Бореальной области один род – *Arcestes* Suess, 1865 (морфогенез неизвестен).

ПОДОТРЯД PROARCESTINA Vavilov, subordo nov.

Надсемейство Proarcestaceae Wiedmann, 1973

/nom. transl. hic (ex Proarcestidae Wiedmann, 1973)/

Семейство Proarcestidae Wiedmann, 1973

Раковина инволютная, шаровидная или прямоугольно-овальная с округленной или плоско-округленной вентральной стороной, гладкая с четкими радиальными пережимами. Примасура пятилопастная. На ранних стадиях онтогенеза в вершине седла I/D последовательно появляются дополнительные внутренние боковые лопасти; на внешней стороне оборота около шва возникают умбиликальные лопасти. В вершине седла V/L появляется и быстро исчезает адвентивная лопасть. Линия развивается по типу $VLU:ID-(V_1V_1)[A]LUU^1U^2:I...I^2I^1(D_1D_1)$. Протоконх средних размеров, цекум мелкий или средний. Жилая камера аммонителлы средней длины. Сифон на первом обороте центральный, в конце него и на втором обороте – привентральный, далее – вентральный. Смена типов септальных трубок происходит на 1,5 оборота. Средний – поздний триас. В Бореальной области достоверно известен один род – *Proarcestes* Mojs., 1893.

5. ФИЛОГЕНИЯ СРЕДНЕТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ И БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКАЯ СХЕМА СРЕДНЕГО ТРИАСА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

Биостратиграфическая схема любого временного интервала, опирающаяся на изменения, происходящие в составе выбранной для этих целей ортостратиграфической группы фауны, так или иначе отражает филогению этой группы [40, 48]. В свою очередь филогенетическая схема не мыслима без тщательного стратиграфического контроля. В противном случае это неизбежно приводит к ошибочным построениям. Биостратиграфическая схема, построенная на филогенетической основе, отражает основные этапы развития фауны, свойственные данной палеозоогеографической области или провинции. Сопоставление этапов развития фауны в отдельных областях в свою очередь позволяет установить или уточнить переломные моменты в филогенезе соответствующих групп ортостратиграфической фауны. Таким образом, биостратиграфические и филогенетические построения оказываются тесно переплетенными между собой и взаимодополняют друг друга.

Границы биостратиграфических подразделений отражают разно-масштабные изменения в ортостратиграфическом сообществе: первое появление или массовое распространение новых таксонов (видов, родов, семейств), массовое их исчезновение и другие события. Большинство отечественных палеонтологов полагают, что возрастающей категории биостратиграфической границы не отвечают возрастающие ранги биологических таксонов, обновляющихся на этих границах. Конечно, границе ярусов необязательно должна соответствовать смена семейств, а границе подъярусов – смена родов. Но с другой стороны, трудно согласиться с тем, что границе между зонами внутри яруса может отвечать рубеж, на котором появляются новые семейства или подотряды, а граница между ярусами или системами будет характеризоваться только сменой отдельных видов.

Биостратиграфическая схема среднего триаса Северо-Восточной Азии [16] основана на анализе вертикальной последовательности главным образом бореальных аммоноидей. Кроме представителей собственно бореальных семейств (*Pararopanoceratidae*, *Nathorstiidae* и др.) в сообществе среднетриасовых аммоноидей существенную роль играли и иммигранты из Тетиса (*Gymnitidae*, *Beyrichiidae*, *Ussuritidae*, *Ptychitidae*, *Cladiscitidae* и др.), время появления и существования которых в пределах Бореальной области иногда разительно отличалось от установленного в обычных местах обитания.

Корневым стволом всех триасовых цератитов, как справедливо отметил А.А. Шевырев [51], является подотрядом *Meekoceratina*. Представители этого подотряда, распространение которых ограничивалось за редким исключением только ранним триасом, в разное время дали начало четырем подотрядам, получившим широкое распространение в среднем и позднем триасе.

Рубеж раннего и среднего триаса во всех регионах Бореальной области ознаменовался почти полным обновлением аммонитового сообщества. На этом уровне полностью исчезли такие раннетриасовые семейства, как Proptychitidae, Sageceratidae, Sibiritidae, Olenekitidae, Keyserlingitidae и подавляющее большинство родов семейства Meekoceratidae. К началу анизия приурочено появление сразу нескольких крупных таксонов: подотряда Nathorstina, надсемейства Ceratitaceae, семейств Ussuritidae, Parapropanoceratidae и др.

Наиболее важным стало появление на этом уровне первых представителей нового подотряда Nathorstina, филогенетическая ветвь которого сыграла основную роль в установлении большинства зональных подразделений среднего триаса. Возникновение в раннем анизии подотряда Nathorstina [10] явилось результатом ранних преобразований лопастной линии позднеоленекских микочератид, которое привело к появлению нового типа развития лопастных элементов: $(V_1 V_1)LU^1 U^2 : ID$ (микочератиды) — $(V_1 V_1)LU^1 U^2 \dots U^3 ID$ (Longobarditidae, Nathorstina). Этот тип развития объединил два надсемейства: Nathorstitaceae, распространенное преимущественно в среднем триасе, и Trachyceratitaceae, представители которого получили широкое развитие в Бореальной области лишь в позднем триасе (см. рис. 56).

Надсемейство Nathorstitaceae включало два семейства: Longobarditidae, охватывающее анизийский ярус, и Nathorstitidae, распространенное в ладинском ярусе и в начале раннего карния. Первыми представителями лонгобардитид, появившимися в начале анизия (фаза таймургенсис) были Grambergia, которые характеризовались инволютной оксиконовой раковиной с округленными, гладкими или слабо скульптурированными внутренними оборотами. Их предками, очевидно, были позднеоленекские микочератиды, вероятно, Boreomeekoceras или Svalbardiceras. В начале анизия от Grambergia отделились Groenlandites и Pearylandites. Оба рода, напоминающие несколько модифицированные молодые Grambergia, отличаются друг от друга характером и степенью ребристости. Наиболее скульптурированные Pearylandites сохранили и на взрослой стадии развития грубую ребристость и умеренно эволютную форму раковины. От Pearylandites во второй половине раннего анизия произошли лентропиты, у которых наряду с бугорками, ребристостью и вентральным килем, заметен возврат в дисковидной приостренной форме раковины на последнем обороте. Lenotropites дали начало Longobardites, бореальные представители которых имели скульптурированные и килеватые внутренние обороты и тонкую оксиконическую форму взрослой раковины. Наиболее ранние виды этого рода, как, например, L. mctaggarti из среднего анизия Британской Колумбии [74] на ранних стадиях развития имеют форму и скульптуру раковины практически не отличимую от Lenotropites. В Бореальной области распространены главным образом представители подрода Intornites, просуществовавшего до конца анизия. Подрод L. (Longobardites), отделившийся от Intornites в конце среднего анизия, был распространен преимущественно в Тетисе.

Основу зональной и подзональной стратиграфии среднего анизия Северо-Восточной Азии составляют последовательно сменяющие друг друга комплексы видов Arctohungarites и Czekanowskites [14], объединенные М.Н. Вавиловым в подсемейство Arctohungaritinae (Longobarditidae).

Изменения формы их раковины, степени ребристости и эволютности, наблюдающиеся в восходящем разрезе, несомненно вызваны эволюционными преобразованиями. Arctohungarites и Czekanowskites отделились от Crambergia в конце раннего анизия и просуществовали до конца среднего анизия. Arctohungarites представляют собой инволютные (зона ardens) и умеренно эволютные (зона kharaulakhensis) гладкие или слабо ребристые дискоконы с приостренной или уплощенно-округленной вентральной стороной. Czekanowskites отличается инволютной или умеренно инволютной слабо ребристой платиконовой или пахиконовой раковиной с округленной вентральной стороной. Тип развития лопастной линии этих родов — $VL : ID - (V_1 V_1) / LU^1 U^2 \dots U^3 ID$, такой же как у прочих лонгобардитид.

К началу анизия приурочено появление семейства Parapropanoceratidae, представители которого вместе с лонгобардитидами нередко доминировали в анизийском сообществе аммоноидей Северо-Восточной Азии. Парапропаночератиды, также обладающие своеобразным типом развития лопастной линии — $(V_1 V_1)LU^1 U^3 \dots U^2 ID$ [7, 10, 17], представляли собой анизийскую ветвь подотряда Megaphyllitina, который возник еще в раннем оленеке (семейство Parapannitidae). Парапропаночератиды, просуществовавшие до конца анизия, представлены умеренно эволютными и инволютными офиоконами и сфероконами с многолопастной линией. В середине фазы таймургенсис одновременно с появлением настоящих Parapropanoceras, вероятно, возникли и первые представители семейства Sturiidae, которые очень редко отмечаются на этом уровне в восточных регионах Бореальной области [81]. Sturiidae — инволютные платиконы со спиральной ребристостью и многолопастной линией аммонитового типа, которая развивается по формуле $(V_1 V_1)LU^1 U^3 \times \times U^5 \dots U^4 U^2 I(D_1 D_1)$ [50]. Эти аммоноидеи встречаются в Бореальной области чрезвычайно редко и проследить их вертикальное распространение весьма затруднительно. По-видимому, последние Sturia были отмечены в нижнекарнийских отложениях о-ва Котельного.

В начале среднего анизия в Бореальной области появились Malleotychites — первые представители подотряда Ptychitidae. Это умеренно инволютные и инволютные, гладкие или слабо ребристые сфероконы и платиконы с аммонитовой лопастной линией. В начале анизия они отделились, вероятно, от парананнитид [51, 84] в результате резкого изменения и развития лопастной линии на ранних стадиях развития, которое выразилось в смещении всех умбиликальных лопастей на внешнюю сторону оборота, и в появлении в вершине седла I/D дополнительных внутренних боковых лопастей: $(V_1 V_1)LU^1 U^3 : U^2 ID$ (Parapannitidae) — $(V_1 V_1)LU^1 U^2 U^3 : II^1 D$ (Ptychitidae). Такое изменение в развитии линии отмечается в интервале 1–1,5 оборота фрагмокона.

Птихитиды в Бореальной области просуществовали до конца среднего триаса и, за исключением верхнеладинской зоны otolojensis, не играли заметной роли в биостратиграфии среднего триаса. В Тетисе в позднем ладине от птихитид отделились Sagenitidae [84].

Подотряд Ceratitina рассматривается М.Н. Вавиловым в меньшем объеме, чем это делалось до недавнего времени, на том основании, что, как он полагает, в его состав входят только те семейства, лопастная линия которых развивается путем деления внутренней боковой лопасти. Предковой группой этого подотряда является флемингитиды, особенности развития лопастной линии которых установил Ю.Д. Захаров [25]. В Бореальной области флемингитиды представлены только родом *Eoflemingites*, отдельные виды которого известны из нижнеоленинских отложений Арктической Канады, Британской Колумбии и Шпицбергена [31, 33, 81].

Подотряд Ceratitina в Бореальной области представлен четырьмя надсемействами — Ceratitaceae, Ussuritaceae, Lobitaceae и Pinacocerataceae. Надсемейство Ceratitaceae (семейства Danubitidae, Acrochordiceratidae и Beyrichitidae) берет свое начало от позднеоленинских палеофиллитид, которые в свою очередь происходят от флемингитид. Наиболее ранние представители этого надсемейства — *Proacrochordiceras* (Acrochordiceratidae), известные из верхнеоленинских отложений (зона subrobustus) Шпицбергена [31]. Недавно А.С. Дагис [61] высказал сомнение в достоверности возрастной датировки этого рода на Шпицбергене. По его мнению, *Proacrochordiceras* является раннеанизийским родом, что вполне возможно, но, несомненно, требует проверки. В раннем анизии от них берут свое начало *Paracrochordiceras*, которые в среднем анизии сменяются *Acrochordiceras*. Это семейство представлено умеренно инволютными и умеренно эволютными ребристыми платиконами с лопастной линией, развивающейся путем деления внутренней боковой лопасти. В пределах Северо-Восточной Азии представители Acrochordiceratidae встречаются чрезвычайно редко. Они известны из нижне- и средне-анизийских отложений, главным образом канадского сектора Бореальной области [74, 81].

Данубитиды в Арктическом бассейне появляются в раннем анизии. Они, вероятно, произошли от акрохордицератид и просуществовали до среднего анизия. Их находки очень редки: они представлены только двумя родами — *Danubites* (зона taimyrensis) и *Taimyrites* (зона tardus). Это эволютные или умеренно эволютные слабо ребристые и килеватые платиконы, линия которых, состоящая из немногочисленных элементов, также развивается путем деления внутренней боковой лопасти.

В среднем анизии от акрохордицератид отделились бейрихитиды, которые стали основной группой аммонойд для зонального и подзонального деления верхнего анизия Бореальной области. Это умеренно инволютные и умеренно эволютные ребристые платиконы и оксиконы с субаммонитовой и аммонитовой лопастной линией, которая, после становления типа, свойственного подотряду $(V_1 V_1) LU^1 I_c : I_d D$, развивается путем возникновения внутренних боковых лопастей в вершине

седла I_c / I_d и приобретения гофрировки лопастных элементов [1, 10]. В развитии лопастной линии бореальных бейрихитид хорошо заметны признаки акселерации: у поздних форм лопастные элементы появляются на более ранних оборотах. Различия в комплексах бейрихитид, связанные с изменениями в скульптурном оформлении раковин и в лопастной линии, прослеженные на значительной территории Северо-Восточной Азии, несомненно стали результатом эволюционных преобразований [20]. Первые Beyrichitidae *Hollandites* и *Anagymnotoceras*, отделившиеся от акрохордицератид в начале среднего анизия, были распространены преимущественно в Канадско-Свальбардской провинции [8, 81, 84] и только в самом конце среднего анизия стали проникать в Северо-Восточную Азию. В позднем анизии в этом регионе получили широкое распространение следующие роды: *Gymnotoceras* (зона rotelliforme), *Frechitoides*, *Frechites*, *Parafrechites* (зона nevadanus), и *Arctogymnites* (зона nevadanus и spectori). Бейрихитиды позднего анизия, отделившись от *Anagymnotoceras*, развивались по двум направлениям. Первое, выразившееся в линии *Gymnotoceras rotelliforme* — *G. blakei* — *Arctogymnites*, было связано с постепенным приобретением оксиконической раковины, ранней утратой скульптуры и усложнением лопастной линии. Второе, представляющее собой ветвь *G. rotelliforme* — *G. olenekense* — *Frechitoides* — *Frechites* — *Parafrechites* — было связано с постепенным упрощением скульптуры и лопастной линии. Подавляющее число родов семейства Beyrichitidae ограничивается в своем распространении зоной nevadanus. Вышележащая зона spectori [33, 54] охарактеризована только *Arctogymnites*, *Longobardites*, *Ussurites* и *Indigiphyllites*.

В начале среднего анизия от стურიид отделились кладисцитиды, преимущественно инволютные сфероконы с тонкой спиральной ребристостью. В Бореальной области они распространены главным образом в позднем анизии и в ладине (*Neocladiscites*, *Sphaerocladiscites*); верхнетриасовые представители этой группы (*Paracladiscites*, *Cladiscites*) в арктических регионах встречаются очень редко и слабо изучены. Лопастная линия кладисцитид в результате акселерации преобрела зачаточную пятую лопасть в примасуре [10, 25]. Развитие их лопастной линии протекало следующим образом: $(V_1 V_1) LU^1 : ID$ (Sturiidae) — $(V_1 V_1) LU : ID - (V_1 V_1) LU U^2 U^4 \dots U^5 U^3 U^1 I (D_1 D_1)$ (Cladiscitidae). Кладисцитиды в Бореальной области закончили свое существование в позднем нории (фаза ochotica).

Граница анизийского и ладинского ярусов в Бореальной области характеризуется выпадением из разреза аналогов нижнеладинской зоны *Eoprotrachyceras subasperum*, установленной Э. Тозером [81, 84] в Британской Колумбии и Неваде. Возможно, что это связано с региональным перерывом в осадконакоплении. Филогенетические ветви большинства подотрядов аммонойд на этом рубеже оказались прерванными. Однако большое количество последовательных разрезов среднетриасовых отложений, описанных в Арктике в настоящее время, и корреляция с соседними регионами все же позволяют восстановить общую картину развития основных групп аммонойд. Анализ состава

аммоноидей в верхнеанизийско-ладинских отложениях свидетельствует о том, что переход к ладину, начиная с фазы *spirogi*, ознаменовался общим замедлением темпов их эволюции, что нашло свое отражение в сокращении численности родов. На рубеже анизийского и ладинского ярусов исчезло большинство родов, характеризовавших поздний анизий. Эту границу пересекли только немногочисленные уссуриитиды и кладисцитиды. В Британской Колумбии и Неваде [81, 84] граница анизия и ладина связана с первым появлением трахицератид.

Первые *Indigirites*, представители нового семейства *Nathorstitidae* известны в Бореальной области из нижних горизонтов верхнеладинского подъяруса. Этот род является несомненным продолжением филогенетической ветви лонгобардитид, так как, кроме однотипно развивающейся лопастной линии, их оксиконические раковины с килеватыми внутренними оборотами очень близки лонгобардитидам. В начале позднего ладина от *Indigirites* отделились *Tsvetkovites*, которые на поздних стадиях развития сохранили кадиконическую форму раковины, свойственную внутренним оборотам *Indigirites*. В позднем ладине (фаза *mcconnelli*) *Indigirites* сменились *Nathorstites*, которые быстро стали доминирующей группой аммоноидей во всех регионах Бореальной области. С появлением *Nathorstites* в развитии лопастной линии этого надсемейства наступила заметная ретардация: умбиликальные лопасти стали появляться на более поздних уровнях, чем это отмечалось у *Longobardites* и *Indigirites*.

С начала позднего ладина (фаза *omolojensis*) связано появление рода *Arctoptychites*, вертикальное распространение которого было ограничено только интервалом зоны *omolojensis*. *Arctoptychites* и отделившиеся от него *Aristoptychites* (зона *krugi* и *mcconnelli*) представляли собой развитие филогенетической ветви подотряда *Ptychitina*. Их эволюция выразилась в неуклонном усложнении лопастной линии за счет появления дополнительных лопастей в вершинах седел сначала на внутренней стороне линии (*Ptychites*, *Arctoptychites*), а затем и на внешней стороне раковины (*Aristoptychites*). В начале позднего ладина (фаза *poseidon-omolojensis*) в Бореальной области появились первые трахицератиды: сначала в Арктической Канаде [81, 85], а затем [33] на Шпицбергене (фаза *mcconnelli*). В позднем ладине (фазы *krugi* и *mcconnelli*) в Бореальной области продолжали свое развитие кладисцитиды, представленные эндемичным рядом *Sphaerocladiscites*.

В фазу *mcconnelli* появились и быстро исчезли *Lobites*, одна из наиболее интересных и загадочных групп аммоноидей, представляющих собой гладкие инволютные сфероконы со своеобразной лопастной линией гониатитового типа. Ее развитие, впервые установленное Бранко (1879) и подтвержденное О. Шиндевольфом [75] четко отличает эту немногочисленную группу от всех известных аммоноидей триаса. Судя по схеме, приведенной О. Шиндевольфом [75], развитие лопастной линии лобитид следует путем последовательного деления сначала вентральной и дорсальной, затем внутренней боковой и, наконец, боковой лопастей. Позже всех (при $B = 1,2$ мм) делится первая умбиликальная лопасть.

Происхождение лобитид до сих пор не выяснено: А. Хайетт (1900 г.) и Г. Артхабер (1927 г.) склонялись в пользу их палеозойского происхождения. Б. Каммел [73] считал, что лобитиды отделились от архестид. Э. Гозер [84] полагал, что они произошли от ксенодисцид. А.А. Шевырев [51] рассматривал их как боковую ветвь парананнитид. Основываясь на раннем разделении внутренней боковой лопасти у лобитид, М.Н. Вавилов условно считает это надсемейство боковой ветвью подотряда *Ceratitina*. Так или иначе, проблема происхождения и статуса лобитид пока остается нерешенной.

Надсемейство *Pinacocerataceae* в Бореальной области представлено тремя семействами, каждое из которых включает 1-2 рода. Это типичные иммигранты из Тетической области, не имеющие корней в Арктическом бассейне. Первые представители этого надсемейства — *Japonites* (*Japonitidae*), которые отделились от палеофиллитид, вероятно, в конце оленекокого века. В Бореальной области *Japonites* известны только из нижнеанизийских отложений Шпицбергена [31]. В Тетисе понитиды просуществовали до конца анизия.

В начале анизия от японитид отделились гимнитиды. В Бореальной области они представлены тремя родами — *Anagymnites* (ранний — средний анизий), *Parapinacoceras* (средний анизий), *Kiparisovia* (поздний анизий). Это инволютные и умеренно эволютные гладкие или слабо ребристые оксиконы со сложно построенной многолопастной линией аммоноитового типа. Онтогенез лопастной линии *Cymnitidae* неизвестен, однако предполагается [25, 51], что их линия усложняется за счет появления лопастей в умбиликальной части линии, которые многократно делятся. Ладинские и раннекарнийские гимнитиды в Бореальной области неизвестны. Пинакоцератиды, продолжающие этот филогенетический ряд, появляются в Бореальной области только в позднем карнии. А.А. Шевырев [51] предполагает, что пинакоцератиды отделились от гимнитид в конце ладина или в начале карния. Точно установить этот факт пока не представляется возможным. Пинакоцератиды представляют собой гладкие инволютные оксиконы с чрезвычайно расчлененной лопастной линией аммоноитового типа. Развитие линии *Pinacoceras* характеризуется появлением в конце второго оборота сразу после становления типа развития — $(V_1 V_1) LU^1 I_r : I_d D$ многочисленных адвентивных лопастей в вершине седла V/L . Точная схема онтогенетического развития лопастной линии *Pinacoceras* до сих пор неизвестна. О.Д. Захаров [25] и А.А. Шевырев [51] придерживаются разных точек зрения на порядок появления адвентивных лопастей. О. Шиндевольф [75] выделил рассматриваемую группу аммоноидей в подотряд *Pinacoceratina*. Эту точку зрения поддерживали впоследствии В.В. Друшиц [22], О.Д. Захаров [25] и А.А. Шевырев [51]. М.Н. Вавилов полагает, что основой для выделения подотряда должен быть тип развития лопастной линии: в данном случае тип развития линии — $(V_1 V_1) LU^1 I_r : I_d D$ — характерен для подотряда *Ceratitina*. Появление адвентивных лопастей сразу же за становлением типа развития, очевидно, является надсемейственным признаком.

Рубеж среднего и позднего триаса в Бореальной области был связан с существенным обновлением аммонитового сообщества, которое было, впрочем, не столь разительным и «мгновенным», как это имело место на рубеже раннего и среднего триаса. Зона *Nathorstites tenuis*, наиболее нижнее подразделение карнийского яруса по современной схеме долгое время считалась верхнеладинской [6, 16] на том основании, что в составе ее фаунистического сообщества якобы отсутствуют карнийские элементы. На карнийский возраст зоны *tenuis* неоднократно указывала М.В. Корчинская [31] при описании последовательности аммоноидей в триасовых отложениях Шпицбергена, но это не было принято во внимание. Исследования последних лет [5, 23] показали, что наряду с *Nathorstites* зона *tenuis* действительно содержит карнийские аммоноидеи (*Discophyllites*) и двусторонки (*Zittelihalobia zitteli*, *Indigirohalobia korkodonica* и др.). На границе среднего и верхнего триаса исчезли уссуритиды и птихитиды, появились первые представители нового семейства *Discophyllitidae* и первые *Paracladiscites* (*Cladiscitidae*), большого разнообразия достигли трахицератиды (*Protrachyceras*, *Daxatina*), распространенные, впрочем, главным образом в Канадско-Свальбардской провинции. *Nathorstites*, перешедшие этот рубеж, образовали очень характерную группу гладких тонких *N. tenuis* Stolley и бугорчатых *N. gibbosus gibbosus* Stolley, характеризующихся оксиконовой раковинной.

В начале карния (фаза *omkutchanicum*) в Восточноазиатском регионе повсеместное распространение получили трахицератиды. С этого момента представители этого семейства стали играть основную роль в зональной стратиграфии карнийского яруса [3, 16]: *Protrachyceras* и *Yanosirenites* (зона *omkutchanicum*), *Neoprotrachyceras* (зона *seimkanense*), *Neosirenites* (зона *seimkanense*–*yakutensis*), *Sirenites* и *Sriatosirenites* (зоны *pentastichus* и *yakutensis*), *Obrutchevites* (зона *yakutensis*). Это умеренно инволютные, как правило, сложно скульптурированные, платиконы с медиальной бороздой на ventre и аммонитовой лопастной линией. Их связь с надсемейством *Nathorstitaceae* усматривается прежде всего в одинаковом типе развития лопастной линии – $(V_1 V_1) LU^1 U^2 \dots U^3 ID$ [10]. Кроме того, наиболее ранние трахицератиды (*Eoprotrachyceras*), неизвестные в Арктике, но описанные из нижнеладинских отложений (зона *subasperum*) Британской Колумбии и Невады [83], а также из зоны *supiori* Альпийского региона [60], характеризовались цератитовой лопастной линией.

В начале нория, вероятно, на рубеже фаз *obrucevi* и *ussuriensis*, от *Pterosirenites* отделились дистихитиды – инволютные платиконы с тонкой дихотомирующей ребристостью и двумя вентральными килями. Тип развития из лопастной линии идентичен линии трахицератид. Циртоплеуритиды, единственный представитель которых *Neohimavatites* известен в Бореальной области из средненорийских отложений [6, 83], вероятно, произошел от поздних трахицератид, таких, например, как *Wangoceras*. В Британской Колумбии этот род непосредственно предшествует появлению *Cyrtopleurites* и *Neohimavatites* [81].

В конце раннего карния (фаза *seimkanense*) в Бореальную область проникли арцестиды. В Тетисе они известны со среднего анизия [51] и, по-видимому, именно в это время они отделились от птихитид. Арцестиды представляют собой инволютные гладкие с пережимами сфероконы с аммонитовой лопастной линией. Первым представителем арцестид в Бореальной области были *Proarcestes*. В результате акселерации их лопастная линия приобрела пятилопастную примасуру. Дальнейшее ее развитие напоминает развитие лопастной линии птихитид: умбиликальные лопасти возникают на внешней стороне оборота, дополнительные внутренние боковые – на внутренней стороне, в вершине седла V/L появляется и быстро исчезает адвентивная лопасть $(V_1 V_1) [A] LU U^1 U^2 U^3 \dots I \dots I^3 I^2 I^1 (D_1 D_1)$. В среднем нории появляется *Arcestes*, просуществовавший до конца нория. Представители этого рода в Бореальной области очень слабо изучены. Исследования Е. Видманна [89] свидетельствуют о том, что тип развития их лопастной линии существенно отличается от типа развития линии *Proarcestes* и вполне вероятно, что они представляют собой новый подотряд [10]. Несмотря на то, что в процессе эволюции арцестиды приобрели такой важный признак настоящих аммонитов, как пятилопастную примасуру, они явились тупиковой ветвью в развитии триасовых аммоноидей и не послужили источником для юрских аммонитов.

Одной из основных ветвей подотряда *Ceratitina* является надсемейство *Ussuritaceae*, включающее флемингитиды, палеофиллитиды, уссуритиды и дискофиллитиды. Развитие той ветви надсемейства, которая в конце раннего триаса проникла в Бореальную область, представляется в следующем виде: *Flemingites* – *Anaxenaspis* (ранний триас) – *Leiophyllites* (ранний – средний триас) – *Ussurites* – *Indigirophyllites* (средний триас) – *Discophyllites* – *Rhacophyllites* (поздний триас). Отделение уссуритид (*Ussurites*) от палеофиллитид (*Leiophyllites*) произошло, вероятно, в самом начале раннего анизия. По крайней мере, наиболее раннее появление *Leiophyllites* отмечается в верхнепермских (верхнеоленекских) отложениях Британской Колумбии [81], а *Ussurites* – в нижнеанизийских отложениях Канады, Шпицбергена и Северо-Восточной Азии [6, 31, 81]. Лопастные линии *Leiophyllites* и *Ussurites* развиваются одинаково и имеют однотипное строение, но у *Ussurites* седла имеют более филлоидное очертание, тогда как у *Leiophyllites* линия более цератитовая.

Ussurites, эволютные или умеренно эволютные, гладкие платиконы с округленной вентральной стороной, просуществовали до конца ладина. В начале ладина от них отделились *Indigirophyllites*, отличие которых от *Ussurites* заключается в более сложном строении лопастной линии, в частности, в зазубренности стенок сифонального седла, и в более монофиллоидности седел. *Monophyllites*, часто фигурирующие в списках фауны среднетриасовых отложений Северо-Восточной Азии, вероятно, являются только тетическим родом и не проходит в Бореальную область. Развитие его лопастной линии характеризуется появлением индивидуализированных дополнительных внутренних боковых лопа-

стей. *Monophyllites* отделились от палеофиллитид в раннем анизии и основали новую ветвь развития: *Leiophyllites* (ранний–средний триас)–*Monophyllites* (средний–поздний триас)–*Simonyceras*–*Wopffingites*–*Eopsiloceras* (поздний триас). Онтогенетическое развитие лопастных линий этой преимущественно тетической группы аммоноидей, к сожалению, неизвестно. Рисунки лопастных линий взрослых раковин этой группы, которые приводил Е. Видманн [89], существенно отличаются от лопастных линий уссуритид и дискофиллитид, главным образом развитием индивидуализированных лопастей в приумбикальной части линии.

Вероятно, в самом конце среднего триаса от уссуритид отделились дискофиллитиды, которые в Бореальной области были представлены двумя родами–*Discophyllites* (карний–ранний норий) и *Rhacophyllites* (норий). Форма раковины дискофиллитид по сравнению с уссуритидами не претерпела сколько-нибудь заметных изменений, но лопастная линия стала еще более сложной, хотя примасура осталась четырехлопастной. Развитие лопастной линии дискофиллитид сопровождалось делением седел на две или три части, а также преобразованием внутренней боковой лопасти в сильно расчлененную нередко провисающую ауксилярную или суспенсивную лопасть: $VL:ID-(V_1 V_1)LU^1(I_v=S):(I_d=S)(D_1 D_1)$. Дорсальная лопасть сохраняет литидную форму.

Один из наиболее трудных вопросов филогении триасовых аммоноидей–выяснение их связи с юрскими аммонитами. Большинство исследователей в настоящее время считают, что корневым стволом всех юрских и меловых аммонитов является отряд *Phyllocerata*, куда в качестве исходных включались и триасовые семейства *Ussiritidae* и *Discophyllitidae* [51, 82, 84, 88]. В качестве непосредственных предков юрских филлоцератид в разное время выдвигались различные роды этих семейств. Чаще всего назывались *Discophyllites* или *Rhacophyllites* [51, 88], но некоторые авторы указывали на уссуритид [75].

Основываясь на том, что как уссуритиды, так и дискофиллитиды обладают четырехлопастной примасурой, и учитывая их теснейшую связь с представителями триасового надсемейства *Ceratitaceae*. М.Н. Вавилов, вслед за Ю.Д. Захаровым [25, 26] относит уссуритиды и дискофиллитиды к цератитам и исключает их из отряда *Phyllocerata*. Вместе с тем он считает, что именно надсемейство *Ussuritaceae* стало источником прохождения филлоцератид. Преобразование четырехлопастной примасуры цератитов в пятилопастную, свойственную аммонитам, в широком масштабе произошло, по-видимому, в самом начале юры. Непосредственными предками филлоцератид, по мнению М.Н. Вавилова, явились не дискофиллитиды, а уссуритиды–именно *Monophyllites*, давший начало ветви *Monophyllites*–*Simonyceras*–*Wopffingites*–*Eopsiloceras*, выделенной Видманном [88] в подсемейство *Monophyllitinae*. Эта ветвь уссуритид, не представленная в Бореальной области, характеризовалась иным типом развития лопастной линии, нежели ветвь *Ussurites*–*Discophyllites*–*Rhacophyllites*. Их лопастная линия развивалась путем образования индивидуализированных лопастей в

приумбикальной части раковины и последующего их деления, что нашло свое дальнейшее развитие у юрских филлоцератид. Ранее считалось, что корни другого юрского отряда *Lytoceratida* также находятся в триасе [35, 50, 88, 90]. Недавние исследования [84] показали, что *Trachyphyllites*, который считался норийским представителем *Lytoceratida*, в действительности является раннесинемюрским аммонитом. Род *Phyllitoceras*, выделенный Е. Видманном [88] в качестве триасового представителя отряда *Ammonitida*, по заключению Э. Тозера [84], скорее всего является гимнитидом или японитидом, и следовательно, относится к цератитам. Как справедливо отмечает А.А. Шевырев [51], аммонитиды, как и литоцератиды, произошли от юрских филлоцератид и не имеют корней в сообществе аммоноидей триаса.

Приведенный обзор исторического развития и филогенетических связей среднетриасовых аммоноидей свидетельствует о том, что биостратиграфическая схема среднего триаса Северо-Восточной Азии, как впрочем и всей Бореальной области, теснейшим образом связана с филогенетической схемой среднетриасовых аммоноидей (см. рис. 56). Разномасштабные изменения в составе их последовательно сменяющихся друг друга комплексов, обусловленные направленностью и необратимостью эволюции, служат основой для установления соответствующих биостратиграфических подразделений–ярусов, подъярусов и зон.

Каждая филогенетическая ветвь, отражающая развитие той или иной группы аммоноидей, характеризуется чередованием фаз ускоренного развития и периодов замедленной эволюции. Такие этапы, установленные в каждой ветви, часто не совпадают между собой: фазе ускоренного развития в одной ветви может соответствовать период замедленной эволюции в другой. В связи с этим, для решения вопросов биостратиграфии того или иного временного интервала приходится использовать разные группы аммоноидей, а именно те, эволюционные преобразования внутри которых позволяют проводить максимально детальное расчленение разреза. Так, для выделения зон и подзон внутри верхнеанизийского подъяруса были использованы главным образом *Beugichitidae*, а не представители надсемейства *Nathorstiidae*, сыгравшие основную роль в биостратиграфии большинства подразделений среднего триаса. Единственным рубежом, сопровождавшимся вспышкой дифференциации высших таксонов аммоноидей, следует считать границу нижнего и среднего триаса. Ранний анизий, который, вероятно, можно расценивать как орогенный этап [48] в развитии среднетриасовых аммоноидей, был временем возникновения крупных групп (подотрядов, надсемейств) с принципиально новым типом развития лопастной линии. Последующий за ним период замедленной эволюции характеризовался относительной стабильностью развития и интенсивным видообразованием. Этот период в отдельных филогенетических ветвях ознаменовался главным образом появлением новых родов и видов, что стало основой для выделения зональных и подзональных подразделений.

Общее сокращение темпов эволюции к концу анизия (фаза *spectori*)

привело к тому, что переход к ладина в арктическом бассейне, вероятно, не сопровождался сколько-нибудь существенными эволюционными преобразованиями в сообществе аммоноидей. Только начиная с позднего ладина (фаза *omolajensis*) в развитии аммоноидей этой палеозоогеографической области отмечается некоторое оживление эволюционных процессов.

Рубеж между средним и поздним триасом в Бореальной области (граница фаз *mcconnelli*–*tenuis*) не совпал с началом очередного орогенного этапа в развитии аммоноидей. Этот этап, характеризующийся новым эволюционным подъемом, проявил себя позднее (фаза *omcutchanicum*), в связи с массовым проникновением трахицератид в высокие широты.

6. ОСОБЕННОСТИ ПАЛЕОЗООГЕОГРАФИИ И РАССЕЛЕНИЯ СРЕДНЕТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ БОРЕАЛЬНОЙ ОБЛАСТИ

Триасовый период характеризовался увеличением таксономического разнообразия морских фаун, прежде всего аммоноидей, которое сопровождалось неравномерным, но неуклонным возрастанием их географической дифференциации. Анализ распространения аммоноидей позволяет оконтурить более или менее обширные и протяженные ареалы, характеризующиеся определенным сообществом этих организмов. При выделении зоогеографических подразделений обычно руководствуются степенью эндемизма фауны [13, 52], справедливо полагая, что чем выше степень эндемизма в фаунистическом сообществе, тем древнее изоляция бассейнов и тем выше ранг зоогеографического подразделения. Палеозоогеографические области, как правило, характеризуются эндемизмом родов и семейств, провинции – наличием эндемичных видов и родов. При выяснении ранга того или иного подразделения (биоохории) нередко используются индексы их фаунистического сходства. Чаще всего употребляются два коэффициента сходства – Симпсона и Жаккара [64, 67].

Коэффициент Симпсона рассчитывается по формуле C/N_1 , где C – число общих таксонов в сравниваемых фаунах, а N_1 – число таксонов в меньшей из них. В этом случае, когда индекс сходства на родовом уровне составляет 0–50%, сравниваемые фауны должны относиться к разным областям. При величине индекса 51–75% фауны принадлежат разным провинциям; индекс сходства равный 76–100% свидетельствует о принадлежности фаун к одной провинции. При расчете коэффициента Симпсона нивелируются размеры сравниваемых фаун, что в ряде случаев отрицательно сказывается на правдоподобности получаемых результатов. Например, если число таксонов в одной из фаун – 5, а в другой – 20, причем в ней присутствуют все 5 таксонов первой фауны, то

индекс их сходства по Симпсону составит 100%, что вряд ли соответствует действительности.

Коэффициент Жаккара определяется по формуле $C/N_1 + N_2 - C$, где C и N_1 – то же, что и в предыдущей формуле, а N_2 – число таксонов в большей из фаун. Если индекс сходства на родовом уровне, рассчитанный по этому способу, равняется 0–15%, то сравниваемые фауны относятся к разным палеозоогеографическим областям, если он равен 16–30% – к разным провинциям. При величине индекса 31–50% фауны относятся к одной провинции. Коэффициент Жаккара более или менее правильно отражает степень сходства между сравниваемыми фаунами, если они различны по своим размерам. Например, индекс между комплексами среднеазиатских аммоноидей Свальбарда и Невады составляет 17% (разные провинции, даже ближе к разным областям, по Жаккару) и 80% (одна провинция, по Симпсону). В этом случае индекс Жаккара более правдоподобно отражает низкую степень фаунистического сходства между этими регионами. Когда сравниваемые фауны приблизительно равных размеров, коэффициент Жаккара менее эффективен. Например, комплексы среднеазиатских аммоноидей Северо-Восточной Азии и Британской Колумбии по Жаккара (40%) принадлежат одной провинции, тогда как по Симпсону (60%) – разным провинциям, что несомненно является более правильным.

Так или иначе, как справедливо отметил А. С. Дагис [61], при выделении биоохорий второго ранга (провинций) с использованием для этих целей индексов сходства, нужно всегда осторожно относиться к полученным величинам, так как они могут отражать не истинную дифференциацию фаун, а лишь свидетельствовать о разной степени изученности сравниваемых комплексов в разных регионах.

Первые попытки реконструкции палеозоогеографии триаса на основе распространения аммоноидей были предприняты Э. Мойсисовичем в конце прошлого века и позднее К. Динером (1916 г.). Последний, несмотря на скудность палеонтологических данных, выделил четыре палеозоогеографических области: Бореальную, Средиземноморскую, Гималайскую и Андийскую. Современные авторы придерживаются различных схем палеозоогеографического районирования и различных принципов выделения биоохорий первого и второго ранга, но все без исключения признают Бореальную (Арктическую) и Тетическую (Тропическую) области, расположенные соответственно в высоких и низких широтах. В высоких южных широтах, начиная со среднего триаса (анизийский век), возможно выделение самостоятельной Нотальной (Антибореальной) области, охватывающей Новую Каледонию и Новую Зеландию [16, 21]. Кроме того, выделяется еще Тихоокеанская область, или Восточно- и Западнотихоокеанские области [82, 85].

Ю. Д. Захаров [25] выделил два палеозоогеографических пояса: Тетический, объединяющий Средиземноморскую, Индийскую, Западно- и Восточнотихоокеанские области; Бореальный, соответствующий Бореальной области. Выделение самостоятельных Западно- и Восточнотихоокеанских областей, по-видимому, не целесообразно, так как это

противоречит широтной дифференциации триасовых аммоноидей в Тихоокеанском бассейне, что более или менее соответствует климатической зональности в это время. Комплексы аммоноидей, характеризующие высокие и низкие широты Тихоокеанского региона, могут быть успешно сопоставлены с ассоциациями аммоноидей Бореальной, Тетической и Нотальной областей [21, 51, 61].

Палеозоогеография Бореальной области в среднетриасовую эпоху во многом унаследовала свои черты от предшествующей эпохи раннего триаса. К концу оленекского века между Бореальной и Тетической палеозоогеографическими областями значительно углубились различия в систематическом составе аммоноидей, распространенных в их акваториях. В это время в Тетисе существовало почти в три раза больше аммоноидей, чем в бореальных районах [25]. Существенные различия наблюдались также на надсемейственном и семейственном уровнях. В морях Тетической области, как правило не выходя за ее пределы, существовали тиролитиды, дорикранитиды, динаритиды, колумбитиды, японитиды и уссуритиды. Для северных акваторий типичными становятся представители семейств *Sibiritidae*, *Olenekitidae*, *Keyserlingitidae*, *Paranannitidae* и *Meekoceratidae*. Различия между сообществами аммоноидей, распространенными в пределах Бореальной области, связаны с различной степенью эндемизма и разной степенью проникновения тетических форм в высокие широты. Отчетливые различия на родовом и видовом уровнях между сообществами аммоноидей в разных частях Бореальной области, проявившиеся в раннем триасе, позволили выделить две крупные палеобиохории второго ранга [25]. Одна из них — Сибирская (Верхояно-Колымская, по Ю. Д. Захарову) охватывала всю Северо-Восточную Азию, другая — Канадско-Свальбардская (Канадско-Гренландская, по Ю. Д. Захарову) включала Арктическую Канаду, Британскую Колумбию, архипелаг Шпицберген (Свальбард), Землю Франца-Иосифа и Восточную Гренландию.

Для Сибирской провинции в конце оленекского века (фаза *spiniplicatus*) были характерны многочисленные *Olenekites*, *Keyserlingites*, *Pseudosvalbardiceras*, *Arctomeekoceras*, *Prosphingites*, *Timoceras* в сочетании с некоторыми видами *Sibirites*, *Nordophiceras*, *Olenekites*, *Subolenekites*, *Boreomeekoceras* и др. Для Канадско-Свальбардской провинции коррелятивный возрастной интервал характеризовался ассоциацией родов *Popovites*, *Zenoites*, *Monacanthites*, *Keyserlingites*, *Olenekites*, *Prosphingites* и др., которые в Британской Колумбии встречаются в сочетании с такими типичными тетическими родами, как *Procarnites*, *Leiophyllites*, *Preflorianites* и *Isculitoides* [81].

Исключительное таксономическое разнообразие позднеоленекских аммоноидей Северо-Восточной Азии наряду с высоким процентом эндемичных родов (~10) позволяет рассматривать Сибирскую провинцию в качестве основного центра формообразования аммоноидей Бореальной области [25, 91].

В анизийский век в составе сообществ аммоноидей, характеризовавших Бореальную и Тетическую палеозоогеографические области, сохра-

нились соотношения, установленные в раннем триасе. Аммоноидеи, распространенные в южных акваториях, по-видимому, в целом были значительно разнообразнее, чем в высоких широтах. Кажущееся в настоящее время обратное соотношение фаун является результатом недостаточного изучения раннеанизийских аммоноидей в южных областях. В начале века сообщество аммоноидей северных и южных акваторий были довольно близки по составу. Это объясняется массовым проникновением представителей тетических родов в высокие широты типично бореальных родов в Тетис. Начиная со среднего анизия юграфическая дифференциация аммоноидей постепенно возрастает.

В Бореальной области на рубеже раннего и среднего триаса произошли разительные изменения в составе аммонитовых фаун: полностью исчезли представители семейств *Sibiritidae*, *Olenekitidae*, *Keyserlingitidae*, *Sageceratidae*, *Paranannitidae* и подавляющее большинство родов *Meekoceratidae*. Раннеанизийское сообщество аммоноидей Бореальной области насчитывало 18 родов, из которых четыре — *Grambergia*, *roenlandites*, *Pearlylandites*, *Czekanowskites* были присущи только бореальным акваториям. Доминирующей группой среди раннеанизийских аммоноидей Бореальной области являлись лонгбардитиды и параноцератиды. Среди тетических форм следует отметить *Proacrochordis*, *Sturia*, *Danubites*, *Japonites*, *Leiophyllites*, *Anagymnites*, которые были распространены весьма неравномерно.

Особенности состава аммонитовых фаун отдельных районов Бореальной области, установленные в раннем триасе, сохранились и в анизийское время. Эти различия, отчетливо проявившиеся на родовом и видовом уровнях, позволяют сохранить деление области на две провинции — Сибирскую и Канадско-Свальбардскую. В начале века сообщества аммоноидей, распространенные в этих провинциях, были наиболее близки между собой. В дальнейшем их дифференциация уклонно возрастала.

Раннеанизийские аммоноидеи Сибирской провинции характеризовались широким, более или менее единообразным развитием преимущественно бореальных форм. На территории Северо-Восточной Азии аннеанизийский подъярус представлен двумя зонами — *taimyrensis* и *rdus* [16, 36], которые отражают последовательную смену комплексов *ambergia*, *Stenopopanoceras* и *Karangatites* преимущественным развитием *Lenotropites* и первых *Arctohungarites* и *Czekanowskites*. На Восточном Таймыре и в Лено-Анабарском регионе обособленность этих комплексов достаточно отчетливая. В бассейнах рр. Яны и Колымы, против, граница между ними менее резкая, что нашло свое отражение в бытовавшей ранее трактовке этих возрастных интервалов как единого полного подразделения. Влияние тетических фаун, за исключением *дких Danubites*, *Anagymnites* [11] и *Proacrochordiceras*? [61], в Сибирской провинции практически не улавливается.

Близкая последовательность в составе сообществ раннеанизийских аммоноидей устанавливается и в Канадско-Свальбардской провинции [1, 74, 81]. Отличительными чертами аммонитовых ассоциаций этой

провинции являются эндемизм ее фауны на видовом уровне, иной родовой состав и более заметное влияние тетических фаун. В Британской Колумбии наряду с обычными для этого возрастного интервала *Grambergia*, *Lenotropites*, *Groenlandites*, *Pearlylandites*, *Arctohungarites*, *Stenopoponoceras*, *Parapoponoceras* отмечены *Sturia*, *Paracrochordiceras*, *Anagymnites*, *Longobardites*? *Leiophyllites* и *Ussurites*, которые часто представлены несколькими видами. К сожалению, вертикальная последовательность аммоноидей внутри раннеанизийского комплекса Британской Колумбии остается неясной, так как для зоны *saugus*, охватывающей весь подъярус, приведен единый список аммоноидей [81]. В целом корреляция этих интервалов достаточно однозначна: зона *saugus* Канады соответствует двум зонам восточноазиатского региона — *taimyrensis* и *tardus*. Аналоги нижней части зоны *taimyrensis*, как справедливо полагает А. С. Дагис [61], в Британской Колумбии пока неизвестны, но объем зоны *saugus*, несомненно, больше одноименной зоны в Неваде и зоны *tardus* Северо-Восточной Азии. Коррелятивом нижней части зоны *taimyrensis* в Неваде, вероятно, является зона *haugi* [16].

Сообщество аммоноидей раннего анизия, установленное на архипелаге Шпицберген [31], за исключением нескольких эндемиков, содержит роды и виды, свойственные как канадскому, так и сибирскому комплексам. Кроме обычных бореальных форм (*Lenotropites*, *Pearlylandites*, *Grambergia*, *Stenopoponoceras*) в составе комплекса входят и тетические элементы (*Japonites*, *Leiophyllites*, *Danubites*, *Proacrochordiceras*) количество которых, впрочем, не превышает соотношение этих форм в Канадском регионе.

Немногочисленны раннеанизийские аммоноидеи Восточной Гренландии [72], что по-видимому, вызвано прежде всего слабой изученностью этого региона, представлены только бореальными родами *Stenopoponoceras*, *Groenlandites*, *Pearlylandites*, которые известны также в зоне *taimyrensis* Северо-Восточной Азии и в зоне *saugus* Британской Колумбии.

Коэффициенты фаунистического сходства между различными бассейнами Бореальной области для раннеанизийского времени приведены в табл. 7. Полученные таким образом индексы сходства раннеанизийских комплексов аммоноидей не позволяют уверенно разграничивать Сибирскую и Канадско-Свальбардскую провинции, которые четко выделялись в Бореальной области в позднеоленекское время. Наибольшее сходство на родовом уровне наблюдается между сообществами, распространенными в Северо-Восточной Азии, с одной стороны, и Арктической Канадой и Британской Колумбией — с другой. Сходство на видовом уровне везде достаточно низкое, но наибольшее отмечается между архипелагом Свальбард и Канадским регионом.

В среднеанизийское время различия между бореальными и тетическими сообществами аммоноидей заметно усилились. В Тетисе появилось несколько новых семейств (*Balatonitidae*, *Megaphyllitidae*, *Proteusitidae* и др.) и большое количество эндемичных родов. В Бореальной области сообщества аммоноидей составляли *Longobarditidae*, *Parapoponoceratidae* и *Beyrichitidae*, представленные эндемичными родами и видами. По

Таблица 7
Степень сходства комплексов раннеанизийских аммоноидей различных районов Бореальной области на родовом и видовом уровнях

Район	Провинции			
	Канадско-Свальбардская			Сибирская
	Шпицберген 8 (10)	Восточная Гренландия 4 (4)	Британская Колумбия, Арктическая Канада 12 (18)	
Северо-Восток Азии	75 (40) 37 (13)	75 (25) 20 (4)	75 (22) 53 (12)	—
Британская Колумбия	75 (50)	100 (50)	—	—
Арктическая Канада	42 (21)	33 (10)	—	—
Восточная Гренландия	75 (25) 33 (7)	—	—	—

Примечание. Здесь и далее цифры обозначают число родов и видов в каждом из районов. Число видов заключено в скобки. Дроби — коэффициенты (%) родового и видового (в скобках) сходства между комплексами аммоноидей различных районов, рассчитанные по методам Симпсона (числитель) и Жаккара (знаменатель).

Таблица 8
Степень сходства комплексов среднеанизийских аммоноидей различных районов Бореальной области и Восточно-Тихоокеанской провинции Тетиса на родовом и видовом уровнях

Район	Бореальная			Тетическая
	Канадско-Свальбардская провинция		Сибирская провинция	Восточно-Тихоокеанская провинция
	Шпицберген 5 (8)	Арктическая Канада, Британская Колумбия 10 (21)	Северо-Восточная Азия 11 (23)	Невада 22 (27)
Невада	80 (12) 17 (3)	80 (40) 33 (9)	55 (9) 22 (4)	—
Северо-Восток Азии	80 (37) 33 (10)	60 (14) 40 (7)	—	—
Арктическая Канада, Британская Колумбия	80 (62) 36 (20)	—	—	—

сравнению с раннеанизийским временем Сибирская и Канадско-Свальбардская провинции в среднем анизии становятся более обособленными. Сообщество среднеанизийских аммоноидей Сибирской провинции (зоны *decipiens* и *kharaulakhensis*) представлено многочисленными эндемичными видами *Arctohungarites* и *Czekanowskites* [36], вместе с которыми отмечено присутствие *Parapopanoceras* (Parapopanoceratidae), *Malletoptychites* (Ptychitidae) и *Neocladiscites* (Cladiscitidae). Beyrichitidae в Сибирской провинции появляются только в конце среднего анизия: они представлены редкими *Anagymnotoceras* и *Hollandites*. В Канадско-Свальбардской провинции в составе комплекса аммоноидей, напротив, основную роль играли Beyrichitidae – *Anagymnotoceras* и *Hollandites*, представленные несколькими видами. Доминирующий в разрезах Северо-Восточной Азии род *Arctohungarites* в этой провинции неизвестен. В Британской Колумбии [81], кроме многочисленных Beyrichitidae, в составе комплекса присутствуют также эндемичные виды тетических родов *Parapinacoceras*, *Anagymnites*, *Ismidites*. Общими родами для Британской Колумбии и Северо-Восточной Азии являются *Czekanowskites*, *Longobardites*, *Anagymnotoceras*, *Hollandites*, *Parapopanoceras*.

Среднеанизийские отложения архипелага Шпицберген [31], кроме *Parapopanoceras cf. gluschinski* Р о р о w, содержат роды и виды, типичные для среднего анизия Канадского региона. Это прежде всего многочисленные представители Beyrichitidae, столь несвойственные среднеанизийским отложениям Северо-Восточной Азии. Коэффициенты фаунистического сходства различных районов Бореальной области и Восточно-Тихоокеанской провинции Тетиса для среднетриасового времени приведены в табл. 8. В позднеанизийское время значительно возросло различие между сообществами аммоноидей северных и южных акваторий. В тетическом сообществе позднеанизийских аммоноидей большим разнообразием и широким распространением пользовались Ceratitidae, Gymnitidae, Balatonitidae и др., представленные многочисленными, часто эндемичными, родами и видами. В Бореальной области преобладающей группой аммоноидей были Beyrichitidae и Parapopanoceratidae. В позднем анизии по сравнению с ранне- и среднеанизийским временем различия между Сибирской и Канадско-Свальбардской провинциями выражалось главным образом в видовом эндемизме.

В Сибирской провинции на рубеже между средним и поздним анизией произошло некоторое сокращение общей численности сообщества аммоноидей и изменение его состава: роль доминирующей группы вместо лонгобардитид стали играть бейрихитиды [8, 36]. В пределах этой провинции Beyrichitidae были представлены следующими родами *Gymnotoceras* (зона *rotelliforme*), *Frechites*, *Frechitoides*, *Parafrechites* (зона *nevadanus*), *Arctogymnites* (зоны *nevadanus* и *spectori*). Наряду с ними продолжали существовать Parapopanoceratidae, довольно многочисленные на отдельных интервалах разреза в некоторых районах, что позволяет выделить подзональные подразделения, редкие *Longobardites*, *Neocladiscites*, *Ptychites*, *Ussurites*, *Indigiophyllites*.

В Канадско-Свальбардской провинции представители семейства Bey-

richitidae были распространены очень широко. Кроме доминирующей группы в Британской Колумбии [74, 81] в зонах *deeleni* и *chischa* отмечаются *Longobardites*, *Parapopanoceras*, *Anagymnites*, *Ptychites* и многочисленные тетические элементы *Tropigymnites* и *Celtites*, проникающие в Британскую Колумбию из восточнотихоокеанских районов Тетиса.

Позднеанизийское сообщество аммоноидей Свальбарда [31] содержит роды и виды, типичные как для североканадских, так и для восточно-азиатских акваторий. В составе комплекса присутствуют также собственно свальбардские виды *Gymnotoceras*, *Parapopanoceras*, *Ptychites* и *Ussurites*. Коэффициенты сходства различных сообществ аммоноидей Бореальной области для позднеанизийского времени, приведенные в табл. 9, отражают относительно высокую степень родового сходства и низкий уровень видового сходства. Это свидетельствует о том, что различия между комплексами аммоноидей Сибирской и Канадско-Свальбардской провинций в значительной мере сгладились. Весьма незначительное сходство наблюдается между родовыми и видовыми сообществами аммоноидей Бореальной области и восточных акваторий Тетиса.

Большое таксономическое разнообразие раннеанизийских аммоноидей Сибирской провинции свидетельствует о том, что в ее пределах в это время находился один из основных центров формообразования [8]. Помимо сибирского центра, начиная с фазы *tardus*, в восточных акваториях Канадско-Свальбардской провинции возник новый центр формообразования. Обмен между этими центрами осуществлялся в двустороннем порядке, но, вероятно, превалировала миграция в северо-восточном направлении. Об этом свидетельствует более раннее, чем на

Таблица 9
Степень сходства комплекса позднеанизийских аммоноидей различных районов Бореальной области и Восточно-Тихоокеанской провинции Тетиса на родовом и видовом уровнях

Район	Бореальная			Тетическая
	Канадско-Свальбардская провинция		Сибирская провинция	Восточно-Тихоокеанская провинция
	Шпицберген 5(8)	Арктическая Канада, Британская Колумбия 9(14)	Северо-Восточная Азия 12(31)	Невада 17(36)
Невада	40(12) 10(2)	55(14) 22(4)	33(16) 10(8)	—
Северо-Восток Азии	100(50) 40(10)	66(57) 40(22)	—	—
Арктическая Канада, Британская Колумбия	100(25) 50(10)	—	—	—

востоке, появление в Сибирской провинции таких родов, как *Lenotropites* и *Grambergia*. С другой стороны, присутствие в раннеанизийском сообществе аммоноидей Северо-Восточной Азии таких родов, как, например, *Anagymnites*, *Danubites* и др., говорит и о северо-западной миграции форм из восточных акваторий Канадского региона.

В среднеанизийское время в Бореальной области, по-видимому, сохранились два центра формообразования аммоноидей – Сибирский (2 эндемичных рода из 11) и Канадский (1 эндемичный род из 10). Между этими центрами сохранялся двусторонний обмен формами, но в составе сообщества аммоноидей Сибирской провинции заметно возрастает участие канадских форм. В позднеанизийское время в связи с усилением канадского центра формообразования постепенно возрастает миграция восточнотихоокеанских форм в северо-западном направлении. Северо-Восточная Азия, как один из основных центров формообразования в позднем анизии, по-видимому, утрачивает свое значение. Наряду с канадскими видами в бореальном сообществе аммоноидей позднеанизийского времени большую роль начинают играть иммигранты из северных районов Восточной Пацифики.

Анализ распространения позднеанизийских бейрихитид позволяет установить основные пути миграции аммоноидей в это время [8]. Представители этого семейства, как доминирующая группа, появились сначала в Канадско-Свальбардской провинции (средний анизий), а потом в Сибирской. Следовательно, миграция аммоноидей происходила с востока на запад, из восточнотихоокеанских и бореальных районов Северной Америки в Северо-Восточную Азию, где наблюдается смешанный комплекс канадских и американских видов (рис. 57). Интересно отметить, что бейрихитиды кража Гумбольдта в Западной Неваде [76], такие, как *Gymnotoceras rotelliforme*, *G. blakei*, *Parafrechites meeki*, *Frechites nevadensis*, широко распространенные и в Северо-Восточной Азии, почти совсем не отмечаются в Британской Колумбии и Арктической Канаде, где, за редким исключением, развиты местные виды. Это обстоятельство может быть объяснено некоторой ограниченностью связей между бассейнами Западной Невады и Британской Колумбии.

К концу анизийского века (фаза *spectori*) произошло сокращение морских бассейнов в Тетической и, особенно, в Бореальной области, что безусловно повлияло на развитие аммоноидей в сторону снижения темпов их эволюции, сокращения численности и состава сообществ. К концу анизии исчезли парапопаночератиды и почти все бейрихитиды (кроме *Arctogymnites*). Продолжала существовать лишь немногочисленная группа родов *Longobardites*, *Ussurites*, *Indigiriphyllites*, представленные эндемичными видами.

Ладинский век ознаменовался дальнейшим сокращением площади морских бассейнов в обеих палеозоогеографических областях. В Бореальной области это, по-видимому, привело к полному прекращению морского осадконакопления [33], на что указывает тот факт, что ни в одном разрезе Арктики не обнаружены аналоги зоны *subaspermum* нижнего ладина Британской Колумбии и Невады [76, 77, 85].

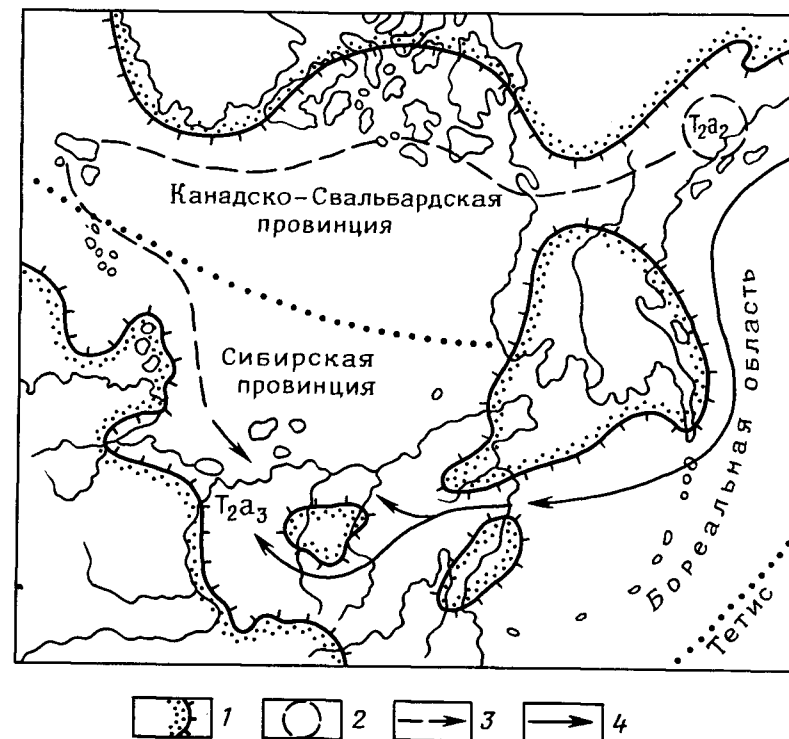


Рис. 57. Миграция представителей семейства Beyrichitidae в пределах Бореальной области.

1 – граница суши; 2 – центр формообразования; направление миграции видов: β – канадских, 4 – американских

В позднеладинское время различия между сообществами аммоноидей северных и южных акваторий были весьма значительными. В Бореальной области преимущественным распространением пользовались натгорститиды, первое появление которых отмечается в начале позднего ладина (фаза *omolajensis-poseidon*). Представители других родов – *Arctotrychites*, *Aristotrychites*, *Lobites*, *Sphaerocladiscites*, *Indigiriphyllites* – играли второстепенную роль. Совершенно иная фауна существовала в Тетисе: здесь сообщество аммоноидей состояло преимущественно из арпадитид, трахицератид, хунгаритид и цератитид. В Нотальной области аммоноидей неизвестны, но в этом регионе присутствовало специфическое сообщество брахиопод и двустворок [21, 61]. Размеры Бореальной области, которая, вероятно, ограничивалась преимущественным развитием натгорститид, по сравнению с анизийским веком, существенно сократилась.

В позднеладинское время деление Бореальной области на Сибирскую

Таблица 10

Степень сходства комплексов позднеладинских аммоноидей различных районов Бореальной области и Восточно-Тихоокеанской провинции Тетиса на родовом и видовом уровнях

Район	Тетическая	Бореальная		
	Восточно-Тихоокеанская провинция	Канадско-Свальбардская провинция	Сибирская провинция	
	Британская Колумбия 23 (27)	Арктическая Канада 5 (5)	Шпицберген 8 (15)	Северо-Восток Азии 9 (20)
Северо-Восток Азии	44 (5) 14 (2)	80 (0) 40 (0)	75 (53) 54 (29)	—
Шпицберген	50 (12) 14 (2)	80 (20) 33 (3)	—	—
Арктическая Канада	60 (20) 12 (3)	—	—	—

и Канадско-Свальбардскую провинции, возможно, главным образом на видовом уровне [8]. В Сибирской провинции комплекс позднеладинских аммоноидей (зоны *omolajensis* – *mcconnelli*) кроме *Indigirites* и *Nathorstites* включает менее многочисленные птихитиды (*Arctoptychites*, *Aristoptychites*), кладисцитиды (*Neocladiscites*, *Sphaerocladiscites*), лобитиды (*Lobites*) и уссуритиды (*Ussurites*, *Indigirophyllites*).

В позднеладинском сообществе аммоноидей Шпицбергена [31] натгорститиды также являются доминирующей группой. Кроме них встречаются *Arctoptychites*, *Aristoptychites* и *Ussurites*. Примечательно также присутствие *Protrachyceras* и *Proarcestes*.

В Арктической Канаде [81] немногочисленное сообщество аммоноидей представлено главным образом бореальными формами, среди которых преобладали натгорститиды в сочетании с *Aristoptychites*, *Sphaerocladiscites* (*Neocladiscites*, по Э. Тозеру) и редкими *Protrachyceras*. Натгорститиды Арктической Канады, так же как и Британской Колумбии, не определены до вида, и можно только предполагать присутствие среди них *Indigirites* (возможно, *I. constantis*) и *Nathorstites mcconnelli* (Whit.).

В Британской Колумбии [81] кроме *Nathorstites*, которые распространены от зоны *poseidon* по всему разрезу верхнеладинских отложений, широко развиты представители тетических родов. Их многократное превосходство над бореальными формами, по-видимому, свидетельствует о принадлежности Британской Колумбии в позднеладинское время к Восточно-Тихоокеанской провинции Тетиса. Коэффициенты фаунистического сходства для различных районов Бореальной области в позднеладинское время приведены в табл. 10.

Установление основных центров формообразования для ладинского века и выяснение путей миграции аммоноидей в пределах Бореальной области возможно только с позднего ладина. В это время между Бореальной областью и Восточно-Тихоокеанской провинцией Тетиса двусторонняя связь была резко ограничена. Представители многочисленного сообщества преимущественно тетических родов, населявших акваторию Британской Колумбии, за исключением редких *Protrachyceras*, не проникали в высокие широты. С другой стороны, некоторые бореальные формы, такие, как *Arctoptychites*, *Indigirites* и *Nathorstites*, все же спускались к югу, о чем свидетельствует смешанный облик западно-канадского сообщества аммоноидей.

В позднем ладине основным центром формообразования бореальных аммоноидей, вероятно, следует считать Северо-Восточную Азию, где сообщество аммоноидей было наиболее многочисленным и разнообразным. К сожалению, натгорститиды Британской Колумбии и Арктической Канады до сих пор не определены и не описаны, однако Э. Тозер [85] полагает, что интервал зон *poseidon*–*sutherlandi* содержит по крайней мере шесть видов натгорститид, включая *N. mcconnelli*, распространение которого ограничено зоной *sutherlandi*. Одновременно он отметил определенную близость натгорститид зоны *meginae* и *Indigirites* зоны *krugi* Северо-Восточной Азии.

Максимальное разнообразие натгорститид в североазиатском регионе отмечается в позднем ладине [5], тогда как в раннем карнии (зона *tenuis*) были распространены только вид-индекс зоны и *N. gibbosus gibbosus* Stolley. В противоположность этому, на Шпицбергене [31] *Nathorstites* были наиболее многочисленны и разнообразны в нижнекарнийских отложениях. Такое различие в распространении может быть объяснено миграцией натгорститид от основного центра формообразования в Северо-Восточной Азии через полярную Канаду в сторону Шпицбергена (рис. 58). Подобное направление миграции, вероятно, было вызвано циркулярными течениями, направление которых в это время, по-видимому, было близким современному. Морские течения несомненно играли решающую роль в распространении аммоноидей и оказали существенное влияние на направление их миграции [37, 49]. Вероятно, также под влиянием циркулярных течений в позднем ладине начали свое распространение по акватории Бореальной области и трахицератиды. В начале позднего ладина (фаза *poseidon-omolajensis*) они проникли в Арктическую Канаду [85], позднее (фаза *mcconnelli*) они появились на Шпицбергене [31] и затем в начале карния (фаза *omkutchanicum*) достигли Северо-Восточной Азии.

Переход к карнию ознаменовался усилением дифференциации сообществ аммоноидей высоких и низких широт. Новый эволюционный подъем, приведший к значительному увеличению количества родов аммоноидей в Тетисе, почти не затронул Арктический регион, что привело к резкой диспропорции численного состава их сообществ. Для Тетиса в это время были характерны тропитиды, леканитиды, тропицельтитиды, наннитиды и др. Немногочисленное сообщество аммоно-

идей в Бореальной области было представлено главным образом трахицератидами, среди которых доминировали протрахицератиды и сиренитиды. В самом раннем карнии (фаза *tenuis*), когда представители этой группы аммоноидей еще не оккупировали полностью Бореальную область, в ее морях доживали последние натгорститиды и появились первые дискофиллитиды. Раннекарнийские аммоноидеи Бореальной области были распространены весьма неравномерно, но это в значительной мере было связано с разной степенью изученности Арктических областей.

На протяжении среднетриасовой эпохи связи между бореальными акваториями и степень схождения населяющих их аммонитовых сообществ не оставались постоянными. Наибольшая близость между сообществами отмечалась в раннем анизии. Это вполне согласуется с концепцией Р. Энея [63], согласно которой наибольшая близость между фаунами достигается при повышении уровня океана, т. е. в период трансгрессий. Это время характеризуется низкой степенью эндемизма и широким распространением относительно близкого по составу комплекса аммоноидей по всей акватории палеобиогеографической области. В среднем анизии дифференциация фаун внутри Бореальной области заметно возросла, но в позднем анизии (фазы *rotelliforme* и *nevadanus*) различия между фаунами Сибирской и Канадско-Свальбардской провинциями снова сгладились. В конце анизии и в раннем ладине дифференциация между провинциальными фаунистическими сообществами достигла своего максимума. Это совпало с широким развитием регрессии и понижением уровня океана в это время.

На рис. 59 изображено соотношение количества эндемичных родов аммоноидей в различных зонах и развитии трансгрессии в интервале времени от раннего триаса (оленок) до раннего карния на территории Средней Сибири. За основу взят соответствующий интервал разреза мыса Цветкова на Восточной Таймыре с некоторыми добавлениями информации из других разрезов Средней Сибири, особенно для нижних интервалов. На приведенных графиках хорошо видно, что уровни минимального развития эндемичных особей и, следовательно, минимальной дифференциации фаун в целом соответствуют максимальному развитию трансгрессий.

В среднетриасовую эпоху происходила постепенная миграция тетицеских аммоноидей в арктический бассейн, особенно в Канадско-Свальбардскую провинцию, которая усиливалась в периоды трансгрессий и соответственно замедлялась или прекращалась совсем в эпохи регрессий. Наряду с этим во время наиболее мощных трансгрессий, как, например, в раннем анизии, отмечалось проникновение бореальных аммоноидей в южные акватории. Об этом свидетельствуют находки *Stenoporanoceras* и *Karangatites* в нижнеанизийских отложениях северных отрогов Малого Хингана и *Stenoporanoceras* в нижнем анизии Ирана [8, 53].

Климат среднетриасовой эпохи был умеренно теплым, гумидным. К такому выводу пришли А. С. Дагис и А. М. Казаков [19], рассматри-

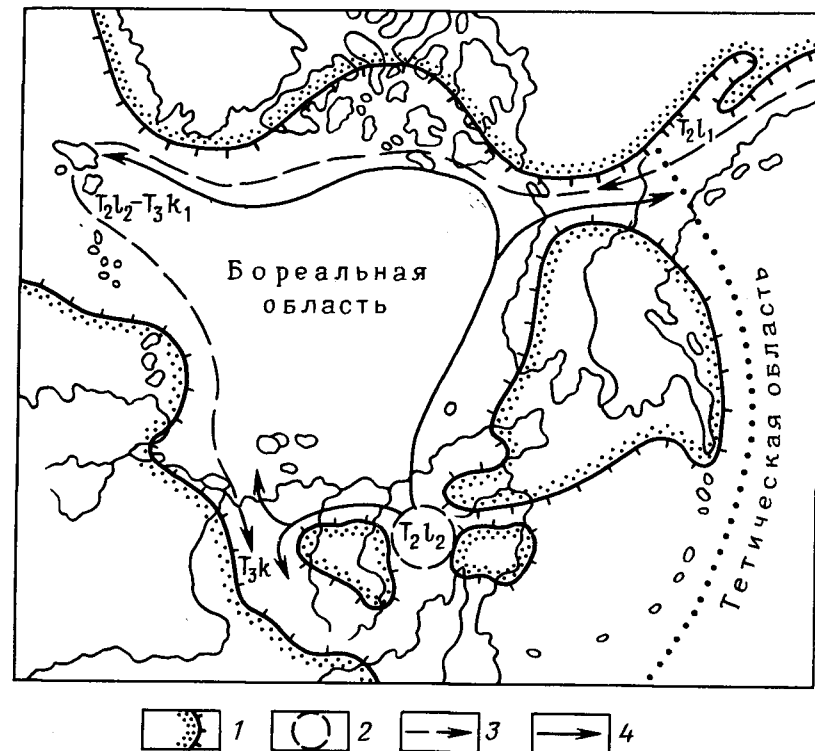


Рис. 58. Миграция представителей семейств *Nathorstitidae* и *Trachyceratidae* в пределах Бореальной области и северной части Восточно-Тихоокеанской провинции Тетиса.

1—граница суши; 2—центр формообразования *Nathorstitidae*; направление миграции: 3—*Nathorstitidae*, 4—*Trachyceratidae*

вая основные черты палеогеографии триаса Средней Сибири. По-видимому, подобное заключение будет справедливо и для большинства регионов Бореальной области.

Число и местонахождение основных центров формообразования аммоноидей в среднем триасе не оставались постоянными [8]. Начиная со второй половины раннеанизийского времени, возрастает роль канадского центра, значение которого, как основного центра миграции, особенно хорошо заметно в позднем анизии. Пути расселения бореальных аммоноидей от основных центров формообразования также изменялись на протяжении среднетриасовой эпохи. В начале анизии преобладала северо-восточная миграция, в позднем анизии ее направление сменилось северо-западным и западным. В позднем ладине, в связи с новым усилением североазиатского центра формообразования, миграция аммоноидей снова приобрела северо-восточное направление. Это, по-види-

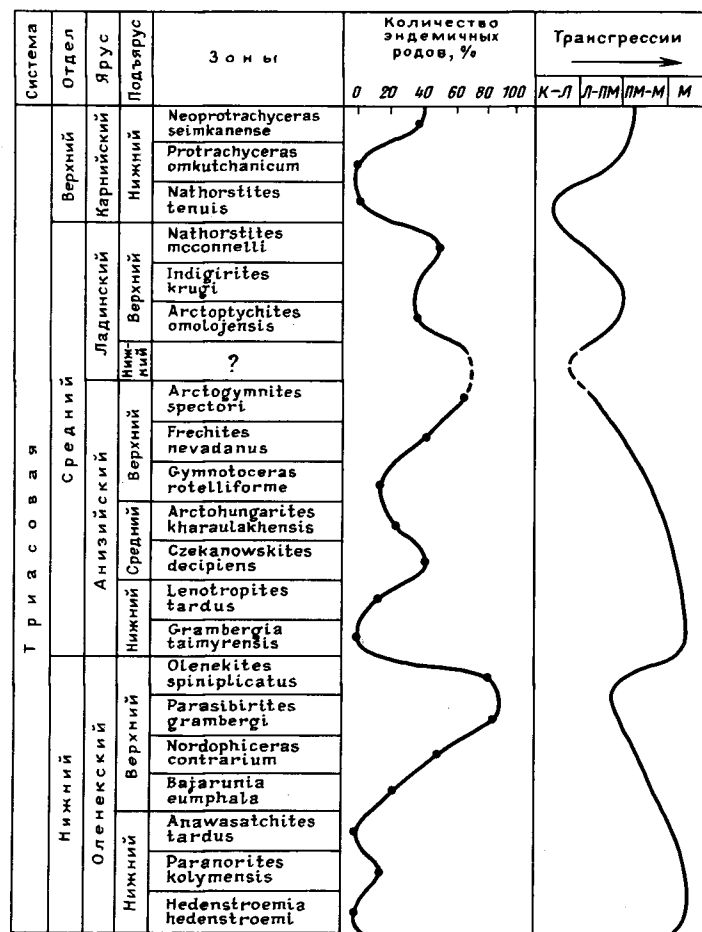


Рис. 59. Соотношение количества эндемичных родов аммоноидей и интенсивности трансгрессий в пределах Средней Сибири в раннеоленинское – позднекарнийское время.

Условия осадконакопления: К-Л – континентальные и лагунные; ПМ – прибрежно-морские; М – морские

Анализ состава аммонитовых фаун среднего триаса и характер их распространения показывает, что бореальный бассейн, по-видимому, был более обособлен от южных морей, чем это представляется некоторым исследователям [16, 21]. Наличие тесных связей между сообществами среднетриасовых аммоноидей различных бореальных акваторий и ограниченный обмен с морями восточных окраин Тетиса позволяют полагать, что Арктический океан в это время представлял собой более или менее замкнутый мелководный бассейн. Массовое проникновение представителей южных фаун в его пределы было возможным только в эпохи трансгрессий, которые имели место, главным образом, в раннем анизии и позднем ладине. В течение среднего триаса границы Бореальной области не оставались постоянными: ее акватория занимала максимальную площадь в анизийское время, в ладинский век она значительно сократилась за счет окраинных морей Западной Канады, заселенных в это время преимущественно тетическими аммоноидеями.

тому, связано с изменениями направлений основных течений внутри Арктического бассейна, что в свою очередь было связано с перестройками тектонического плана бореального сегмента земной коры: возникновение новых поднятий и опусканий, повлекших за собой появление новых морских проходов или, наоборот, нарушение старых миграционных путей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аркадьев В. В., Вавилов М. Н. Внутреннее строение и онтогенез позднеанизийских *Beurichitidae* (Ammonoidea) Средней Сибири//Палеонтол. ж., 1984, № 4, с. 63–72.
2. Архипов Ю. В. Стратиграфия триасовых отложений Восточной Якутии. Якутск: Якут. книж. изд-во, 1974, 312 с.
3. Бычков Ю. М. Зональное расчленение триаса Северо-Востока СССР и границы его ярусов и подъярусов//Основные проблемы биостратиграфии и палеогеографии Северо-Востока СССР, ч. 2, Мезозой. Магадан, 1974, с. 19–53.
4. Бычков Ю. М. Опорные разрезы триаса верховьев р. Колымы и Северного Приохотья//Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1977, вып. 344, с. 51–82.
5. Бычков Ю. М. О возрасте натгорститов//Мат-лы по геол. и полезн. ископаемым Сев.-Вост. СССР, 1982, № 26, с. 39–44.
6. Бычков Ю. М., Дагис А. С., Ефимова А. Ф. Атлас триасовой фауны и флоры Северо-Востока СССР. М.: Недра, 1976, 267 с.
7. Вавилов М. Н. Некоторые анизийские аммоноидеи севера Сибири//Палеонтол. ж., 1978, № 3, с. 50–63.
8. Вавилов М. Н. Особенности расселения среднетриасовых аммоноидей Бореальной области//Изв. АН СССР, сер. геол., 1983, № 7, с. 51–59.
9. Вавилов М. Н. Внутреннее строение и морфогенез некоторых поздне-триасовых аммоноидей Северо-Восточной Азии//Пермо-триасовые события в развитии органического мира Северо-Востока Азии. Владивосток, 1986, с. 86–97.
10. Вавилов М. Н. Эволюция и система высших таксонов средне- и поздне-триасовых аммоноидей Бореальной области//Ежегод. Всесоюз. палеонтол. о-ва, 1989, т. XXXII, с. 123–144.
11. Вавилов М. Н., Аркадьев В. В. Новые и редкие аммоноидеи среднего и позднего триаса Средней Сибири//Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1986, вып. 648, с. 38–48.
12. Вавилов М. Н., Каплан М. Е. Триасовые от-я мыса Цветкова (Вост. Таймыр)//Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1974, вып. 136, с. 24–38.
13. Гурьянова Е. Ф. Закономерности распределения современной морской фауны и принцип районирования Мирового океана//Тр. 1 сес. Всесоюз. палеонтол. об-ва. М., 1957, с. 15–24.
14. Дагис А. С. Новая схема детальной стратиграфии среднего анизия севера Сибири//Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1987, вып. 689, с. 57–66.
15. Дагис А. С. Граница нижнего-среднего триаса в Бореальной и Тетическом регионах и корреляция анизийских отложений//Геология и геофизика, 1988, № 11, с. 3–9.
16. Дагис А. С., Архипов Ю. В., Бычков Ю. М. Стратиграфия триасовой системы Северо-Востока Азии//Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1979, вып. 447, 241 с.
17. Дагис А. С., Ермаков С. П. Триасовые аммоноидеи Севера Сибири (семейство *Parapronoceras*)//Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1981, вып. 495, 107 с.
18. Дагис А. С., Ермакова С. П. Зона *Prohungerites similis* Куларского хребта//Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1984, вып. 600, с. 41–45.
19. Дагис А. С., Казаков А. М. Стратиграфия, литология и цикличность триасовых отложений севера Средней Сибири//Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1984, вып. 586, 177 с.
20. Дагис А. С., Константинов А. Г. Инфразональная схема верхнего анизия севера Сибири//Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1986, вып. 648, с. 48–57.
21. Дагис А. С., Шевырев А. А. Зоогеография триасовых морей//Тр. 21 сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва, Магадан, 1981, с. 113–119.
22. Друшиц В. В., Догужаева Л. А. Аммониты под электронным микроскопом//Внутреннее строение раковины и систематика мезозойских филлоцератид. литоцератид и 6 семейств раннемеловых аммонитид. М.: Изд-во МГУ, 1981, 238 с.
23. Егоров А. Ю., Богомолов Ю. А., Константинов А. Г. Стратиграфия триасовых отложений о-ва Котельный (Новосибирские о-ва)//Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1987, вып. 689, с. 66–80.
24. Захаров Ю. Д. Онтогенез цератитов рода *Pionoceras* и особенности развития подотряда *Pionoceras*//Палеонтол. ж., 1977, № 4, с. 59–66.
25. Захаров Ю. Д. Раннетриасовые аммоноидеи Востока СССР. М.: Наука, 1978, 224 с.
26. Захаров Ю. Д. Рост и развитие аммоноидей и некоторые проблемы экологии и эволюции//Сист. и экол. головоногих моллюсков. Л., 1983, с. 25–31.
27. Иванов А. Н. Поздний онтогенез аммонитов и его особенности у микро-, макро- и макроконхов//Сб. научн. тр. Ярослав. гос. пед. ин-та, 1975, вып. 142, с. 5–57.
28. Кванталиани И. В. Интерпретация септограмм некоторых мезозойских аммоноидей//Изв. АН СССР, сер. геол., 1984, № 5, с. 124–128.
29. Кипарисова Л. Д., Попов Ю. Н., Робинсон В. Н. Отряд *Ceratitida*. Цератиты//Основы палеонтологии. Моллюски–головоногие. М.: Госгеолтехиздат, 1958, с. 21–52.
30. Корчинская М. В. К биостратиграфии триасовых отложений острова Котельного (Новосибирские о-ва)//Сб. научн. трудов Ин-та геол. Арктики, Л., 1977, с. 43–49.
31. Корчинская М. В. Объяснительная записка к стратиграфической схеме мезозоя (триас) Свальбарда.–ПГО «СевМорГеология», Л., 1982, 99 с.
32. Корчинская М. В. Фаунистическая характеристика триасовых отложений земли Франца-Иосифа//Стратиграф. и палеонтол. мезозой. осадочн. басс. Севера СССР, Л., 1985, с. 16–27.
33. Корчинская М. В., Аркадьев В. В., Вавилов М. Н. Биостратиграфия и корреляция ладинского яруса среднего триаса Бореальной области//Сов. геология, 1989, № 10, с. 40–47.
34. Луппов Н. П. О терминологии элементов перегородочной линии аммоноидей//Тр. ВСЕГЕИ, 1977, вып. 202, с. 65–85.
35. Михайлова И. А. Система и филогения меловых аммоноидей. М.: Наука, 1983, 280 с.
36. Общая шкала триасовой системы СССР. Объяснительная записка/Под ред. К. О. Ростовцева, А. И. Жамойда. Л., 1984, 119 с.
37. Палеобиогеографический атлас Тихоокеанского подвижного пояса и Тихого океана. М. 1:60 000 000/Под ред. К. М. Худoley, М. А. Ржонсницкой. М.: НПО Аэрогеология, Мингео СССР, 1979, 84 с.
38. Попов Ю. Н. Триасовые аммоноидеи Северо-Востока СССР//Тр. Ин-та геол. Арктики, 1961, т. 79, 179 с.
39. Попов Ю. Н. Терминология элементов септальной сутуры аммоноидей//Ежегод. Всес. палеонтол. о-ва, 1965, т. XVII, с. 106–115.
40. Практическая стратиграфия: разработка стратиграфической базы крупномасштаб. геол.-съемоч. работ./Под ред. И. Ф. Никитина, А. И. Жамойда. Л.: Недра, 1984, 320 с.
41. Пчелина Т. М. Стратиграфия и некоторые особенности вещественного состава мезозойских отложений южных и восточных районов западного Шпицбергена//Мат-лы по стратиграфии Шпицбергена. Л., 1967, с. 121–158.
42. Решения 2-го Межведомственного регионального стратиграфического совещания по докембрию и фанерозою Северо-Востока СССР. Магадан, 1974–1975 гг. Магадан, 1978, 192 с.
43. Решения 3-го Межведомственного регионального стратиграфического совещания по мезозою и кайнозою Средней Сибири. Новосибирск, 1981, 89 с.
44. Руженцев В. Е. Основные типы эволюционных изменений лопастной линии верхнепалеозойских аммонитов//Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1949, т. 20, с. 183–198.
45. Руженцев В. Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей//Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1960, т. 83, 331 с.
46. Сакс В. Н., Дагис А. А., Дагис А. С. Совещание по биостратиграфии морского мезозоя Сибири и Дальнего Востока//Геология и геофизика, 1972, № 7, с. 136–147.

47. Северцев А. Н. Морфологические закономерности эволюции/Собр. соч., 1949, т. V, 536 с.
48. Степанов Д. Л., Месежников М. С. Общая стратиграфия. Принципы и методы стратиграфических исследований. Л.: Недра, 1979, 423 с.
49. Худoley К. М. Исследования юрской системы Тихоокеанского подвижного пояса и прилегающих районов//Тихоокеанская геология, 1986, № 4, с. 119–126.
50. Шевырев А. А. Триасовые аммоноидеи юга СССР//Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1968, т. 119, 272 с.
51. Шевырев А. А. Триасовые аммоноидеи//Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1986, т. 217, 184 с.
52. Шульгина Н. И. О принципах выделения биогеографических категорий на примере юрских и неокомских морей Северной Сибири//Геология и геофизика, 1966, № 2, с. 15–24.
53. Arkadiev V. V., Vavilov M. N. Middle Triassic Parapopanoceratidae and Natorstidae (Ammonoidea) of Boreal region: internal structure, ontogeny and phylogenetic pattern//Geobios, 1984, vol. 17, N 4, p. 397–425.
54. Arkadiev V. V., Vavilov M. N. Anisian-Ladinian boundary in Boreal region by on Ammonoidea//Palaeontographica, Abt. A, 1989, Bd. 207, s. 49–78.
55. Assereto R. Sul significato stratigrafica delle "Zona ad Avisianus" del Trias Medio delle Alpi//Istituti di Geol. Paleont. Dell'Universita degli studi di Milano, Nuova Serie, 1969, Pub. n. 30, p. 123–145.
56. Assereto R. Die Binodosus-Zone. Ein Jahrhundert wissenschaftliche Gegensätze//Österr. Akadem. Wissenschaft. Mathem.-naturw. Kl., Abt. 1, 1971, t. 179, Bd. 1, H. 4, s. 25–53.
57. Assereto R. Aegean and Bithynian: Proposal for Two New Anisian sub-stages//Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. Schrift. Erdwiss. Komm. Akad. Österr. Wiss., 1974, Bd. 2, s. 23–39.
58. Assereto R., Jacobshagen V., Kauffman G. The Scythian/Anisian boundary in Chios, Greece//Riv. ital. paleontol. 1 stratigr., 1979, vol. 85, N 3–4, p. 715–735.
59. Birkelund T. Ammonoid shell structure.-Ammonoidea: Evol., Classif., Mode Life and Geol. Useful. Major Fossil Group. Sist. Assos. Symp., York, 1979, London e.a., 1981, p. 177–219.
60. Brack P., Rieber H. Stratigraphy and Ammonoids of the lower Buchenstein beds of the Bressian Prealps and Guidicarie and their significance for the Anisian-Ladinian boundary//Eclog. geol. Helv., 1986, vol. 79, N 1, p. 181–225.
61. Dagys A. S. Major Features of the Geographic Differentiation of Triassic Ammonoids.-Cephalopods—Present and Past, Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1988, p. 341–349.
62. Doguzhaeva L., Mutvei H. Functional interpretation of inner shell layers in triassic ceratid ammonites//Lethaia, 1986, vol. 19, N 3, p. 195–209.
63. Enay R. Paleobiogeographic et ammonites jurassiques: "Rhythmes faunistiques" et variations du niveau marin//Livres jub. Soc. geol. France, 1980, mem. H.S. 10, p. 261–281.
64. Fallaw W. C. A test of the Simpson Coefficient and other binary coefficients of faunal similarity//J. Paleont., 1979, vol. 53, N 4, p. 1029–1034.
65. Fantini S. N. Lower Anisian (Aegean) ammonites from Chios Island (Greece)//Riv. ital. paleontol. stratigr., 1981, vol. 87, N 1, p. 41–66.
66. Fantini S. N. Anisian ammonites from Gebze area (Kocaeli Peninsula, Turkey)//Riv. ital. paleontol. stratigr., 1988, vol. 94, N 1, p. 35–80.
67. Flynn J. J. Faunal provinces and the Simpson coefficient//Spec. Pap. Wye. Contr. Geol., 1986, N 3, p. 317–338.
68. Kozur H. Vorläufige Mitteilung zur Parallelisierung der germanische und tethyalen Trias sowie einige Bemerkungen zur Stufen- und Unterstufengliederung der Trias//Mitt. des. Geol. Bergbaustud., Innsbruck (1972), 1973, Bd. 21, s. 361–412.
69. Kozur H. Probleme der Triasgliederung und Parallelisierung der germanischen und tethyalen Trias. Teil. 1. Abgrenzung und Gliederung der Trias//Freiberger Forschungsh., 1974, C-298, s. 139–197.
70. Krystyn L. Das Epidaurus-Präfil (Griechenland)—ein Beitrag zur Conodonten-Standardzonierung der tethyalen Ladin und Unterkarn//Schriften. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss., 1983, Bd. 5, s. 231–258.
71. Kulicki C. Remarks on the embryogeny and postembryonal development of ammonites//Acta palaeontol. pol., 1974, vol. 19, p. 201–224.
72. Kummel B. Middle Triassic ammonites from Peary Land//Medd. om Grönland, 1953, vol. 127, N 1, 21p.
73. Kummel B. Suborder Ceratitina Hyatt.—Treatise on invertebrate paleontology. Pt. L., Geol. Soc. America—Univ. Kansas Press, 1957, p. 130–185.
74. McLearn F. H. Middle Triassic (Anisian) Ammonoids from north-eastern British Columbia and Ellesmere islands//Geol. Surv. Canada, 1969, bull. 170, 90p.
75. Schindewolf O. H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten//Abh. Akad. Wiss. Lit. Math.-naturwiss. Kl., 1968, N 3, s. 43–209.
76. Silberling N. J., Nichols K. M. Middle Triassic molluscan fossils of biostratigraphic significance from the Humboldt Range, Northwestern Nevada//Geol. Surv. Prof. Pap., 1982, N 1207, 150p.
77. Silberling N. J., Tozer E. T. Biostratigraphic Classification of the Marine Triassic in North America//Geol. Soc. America, Special Pap., 1968, N 110, 63p.
78. Spath L. F. Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History). Pt. IV. Ammonoidea of the Trias. London, 1934, 521p.
79. Spath L. F. Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History). Pt. V. Ammonoidea of the Trias. London, 1951, 228p.
80. Summesberger H., Wagner L. Die Stratotypus des Anis (Trias)//Ann. Naturhist. Mus. Wien, 1972, bd. 76, s. 515–538.
81. Tozer E. T. A standard for Triassic time//Geol. Sur. Canada, 1967, bull. 156.
82. Tozer E. T. Triassic Time and Ammonoids: problems and proposals//Canad. J. of Earth Sciences, 1971, vol. 8, N 8, p. 989–1031.
83. Tozer E. T. New genera of Triassic Ammonoids//Pap. Geol. Surv. Canada, 1980, N 1a, p. 107–113.
84. Tozer E. T. Triassic ammonoidea: classification, evolution and relationship with Permian and Jurassic forms.—Ammonoidea: Evol., Classif., Mode Life and Geol. Useful. Major Fossil Group. Syst. Assoc. Symp., York, 1979, London e.a., 1981, p. 65–100.
85. Tozer E. T. Triassic Ammonoidea: geographic and stratigraphic distribution.—Ammonoidea: Evol., Classif., Mode Life and Geol. Useful. Major Fossil Group. Sist. Assoc. Symp., York, 1979, London e.a., 1981, p. 397–431.
86. Ulrichs M. Zur Altersstellung der Pachycardientuffe und der Unteren Cassiner Schichten in den Dolomiten (Italien)//Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläontol. und histor. Geol., 1977, N 17, s. 15–25.
87. Weitschat W., Lehmann U. Stratigraphy and ammonoids from the middle triassic Botneheia formation (Daonella shales) of Spitsbergen//Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg, 1983, N 54, p. 27–54.
88. Wiedmann J. Über den Ursprung der Neoammonoideen. Das Problem einer Typogenese//Eclog. Geol. Helv., 1970, Bd. 63, N 3, s. 923–1020.
89. Wiedmann J. Ammoniten-Nuklei aus Schlammenproben der nordalpinen Obertrias—ihre stammesgeschichtliche und stratigraphische Bedeutung//Mitt. Ges. Geol. und Bergbaustud. Österr., 1973, Bd. 21, s. 561–622.
90. Wiedmann J., Kullmann L. Ammonoid sutures in ontogeny and phylogeny.—Ammonoidea: Evol., Classif., Mode Life and Geol. Useful. Major Group. Sist. Assoc. Symp., York, 1979, London e.a., 1981, p. 215–255.
91. Zakharov Y. D. Geographical differentiation of Permian and lower Triassic invertebrates and the main centres of ammonoid migration//Riv. ital. paleontol. 1 stratigr., 1979, vol. 85, N 3–4, p. 665–682.
92. Zapfe H. Die Stratotypen des Anis, Tuval und Nor und ihre Bedeutung für die Biostratigraphie und Stratonomie der alpinen Trias//Ann. Inst. Geol. Publ., Hungar., 1971, vol. 54, fasc. 2, p. 579–590.
93. Zapfe H. Das Forschungsprojekt "Triassic of the Tethys Realm (IGCP Proj. 2)". Abschlussbericht//Schriften. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss., 1983, Bd. 5, s. 7–16.

ТАБЛИЦА I

Фиг. 1. *Grambergia taimyrensis* Popow, экз. 1/831.

Вид: а—сбоку, б—с устья; Восточный Таймыр, мыс Цветкова, анизийский ярус, зона taimyrensis

Фиг. 2. *Grambergia taimyrensis* Popow, экз. 27/831.

Вид сбоку; местонахождение и возраст те же

Фиг. 3. *Lenotropites boskhoensis* Arkadiev, экз. 81/315, внутренние обороты. Вид: а—сбоку, б—с вентральной стороны; хр. Хараулах, руч. Артист-Агатын-Юреге, анизийский ярус, зона tardus

Фиг. 4. *Lenotropites boskhoensis* Arkadiev, экз. 82/315. Вид: а—с устья, б—сбоку; Побережье Оленекского залива, пос. Станнах-Хочо, анизийский ярус, зона tardus

Фиг. 5. *Lenotropites tardus* McLearn, экз. 16/831. Протоконх и первый оборот фрагмокона ($\times 50$); хр. Хараулах, руч. Артист-Агатын-Юреге, анизийский ярус, зона tardus

Фиг. 6. *Lenotropites tardus* McLearn, экз. 17/831.

Медиальное сечение ($\times 5$); местонахождение и возраст те же

Фиг. 7. *Arctohungarites involutus* (Kipar.), экз. 30/831.

Вид: а—с вентральной стороны, б—сбоку; низовье р. Оленек, г. Карангати, анизийский ярус, зона tardus

Фиг. 8. *Grambergia taimyrensis* Popow, экз. 1/831.

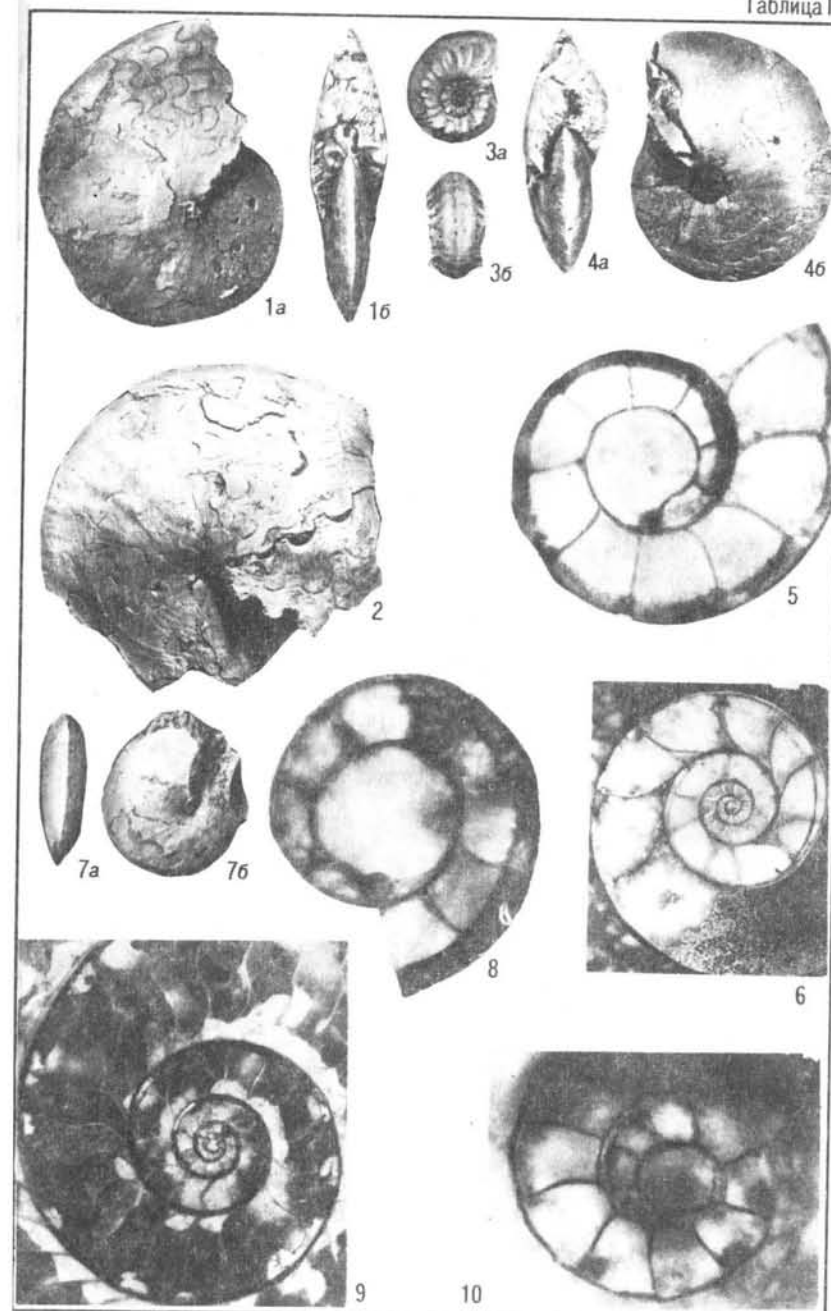
Протоконх, цекум, просифон и первый оборот фрагмокона ($\times 60$); Восточный Таймыр, мыс Цветкова, анизийский ярус, зона taimyrensis

Фиг. 9. *Grambergia taimyrensis* Popow, экз. 1/831.

Медиальное сечение ($\times 5$); местонахождение и возраст те же

Фиг. 10. *Arctohungarites involutus* (Kipar.), экз. 30/831.

Протоконх и первый оборот фрагмокона ($\times 50$); низовье р. Оленек, г. Карангати, анизийский ярус, зона tardus



- Фиг. 1. *Arctohungarites evolutus* Vavilov, экз. 1/820.
Голотип, вид: а—с устья, б—сбоку; хр. Хараулах, р. Кендей, анизийский ярус, зона kharaulakhensis
- Фиг. 2. *Arctohungarites triformis* (Mojs.), экз. 8/831.
Протоконх, цекум, просифон и 1,5 оборота фрагмокона ($\times 60$); хр. Хараулах, р. Даркы, анизийский ярус, зона decipiens
- Фиг. 3. *Arctohungarites kharaulakhensis* Porow, экз. 32/831.
Вид: а—с устья, б—сбоку; Восточный Таймыр, мыс Цветкова, анизийский ярус, зона kharaulakhensis
- Фиг. 4. *Arctohungarites kharaulakhensis* Porow, экз. 39/831.
Вид: а—сбоку, б—с вентральной стороны; побережье Оленекского залива, пос. Станнах-Хочо, анизийский ярус, зона kharaulakhensis
- Фиг. 5. *Arctohungarites kharaulakhensis* Porow, экз. 32/831.
Протоконх, цекум и два оборота фрагмокона ($\times 30$); Восточный Таймыр, мыс Цветкова, анизийский ярус, зона kharaulakhensis
- Фиг. 6. *Stannakhites singularis* Vavilov, экз. 16/820.
Вид: а—с вентральной стороны, б—сбоку; побережье Оленекского залива, пос. Станнах-Хочо, анизийский ярус, зона kharaulakhensis
- Фиг. 7. *Stannakhites singularis* Vavilov, экз. 17/820.
Голотип, вид: а—с вентральной стороны, б—сбоку; местонахождение и возраст те же
- Фиг. 8. *Czekanowskites decipiens* (Mojs.), экз. 40/831.
Вид: а—сбоку, б—с вентральной стороны; р. Ньюомук, левый приток р. Тыгыннья, анизийский ярус, зона decipiens
- Фиг. 9. *Czekanowskites decipiens* (Mojs.), экз. 35/831.
Протоконх, цекум и два оборота фрагмокона ($\times 30$); Восточный Таймыр, мыс Цветкова, анизийский ярус, зона decipiens

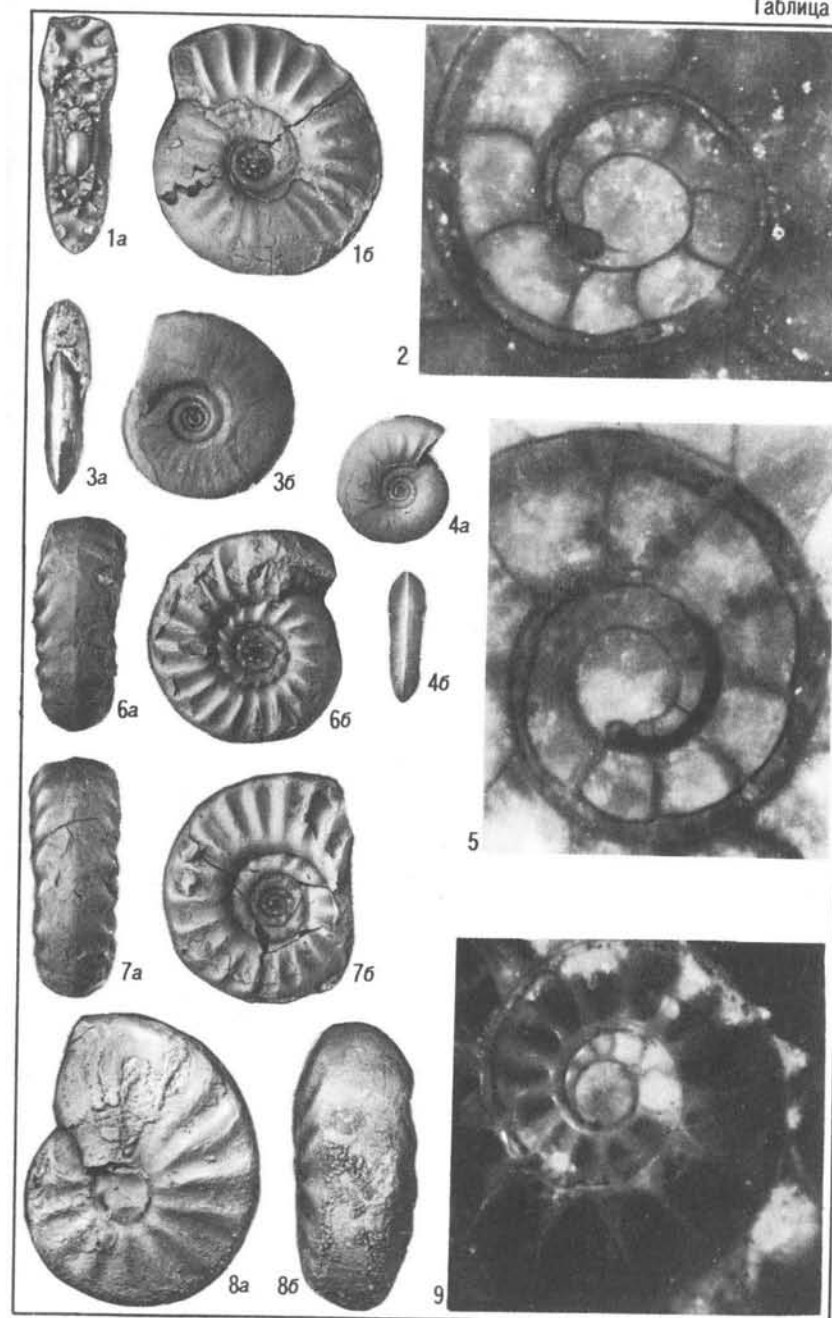


ТАБЛИЦА III

- Фиг. 1. *Anagygnites grandis* Arkadiev et Vavilov, экз. 88/135.
Голотип ($\times 0,6$), вид: *a* – сбоку, *б* – с устья; низовье р. Оленек, анизийский ярус, зона *tardus*
- Фиг. 2. *Taimyrites immutabilis* Vavilov et Arkadiev, экз. 2/135.
Вид: *a* – с вентральной стороны, *б* – сбоку; Восточный Таймыр, мыс Цветкова, анизийский ярус, зона *tardus*
- Фиг. 3. *Taimyrites immutabilis* Vavilov et Arkadiev, экз. 1/135.
Голотип, вид: *a* – сбоку, *б* – с вентральной стороны; местонахождение и возраст те же
- Фиг. 4. *Czekanowskites hayesi* McLearn, экз. 15/831.
Вид: *a* – с устья; *б* – сбоку; Восточный Таймыр, мыс Цветкова, анизийский ярус, зона *kharaulakhensis*
- Фиг. 5. *Czekanowskites hayesi* McLearn, экз. 15/831.
Протоконх и 1,5 оборота фрагмокона ($\times 60$); местонахождение и возраст те же
- Фиг. 6. *Czekanowskites tumefactus* Vavilov, экз. 12/831.
Голотип, вид: *a* – с вентральной стороны, *б* – сбоку; Восточный Таймыр, мыс Цветкова, анизийский ярус, зона *tardus*

Таблица III

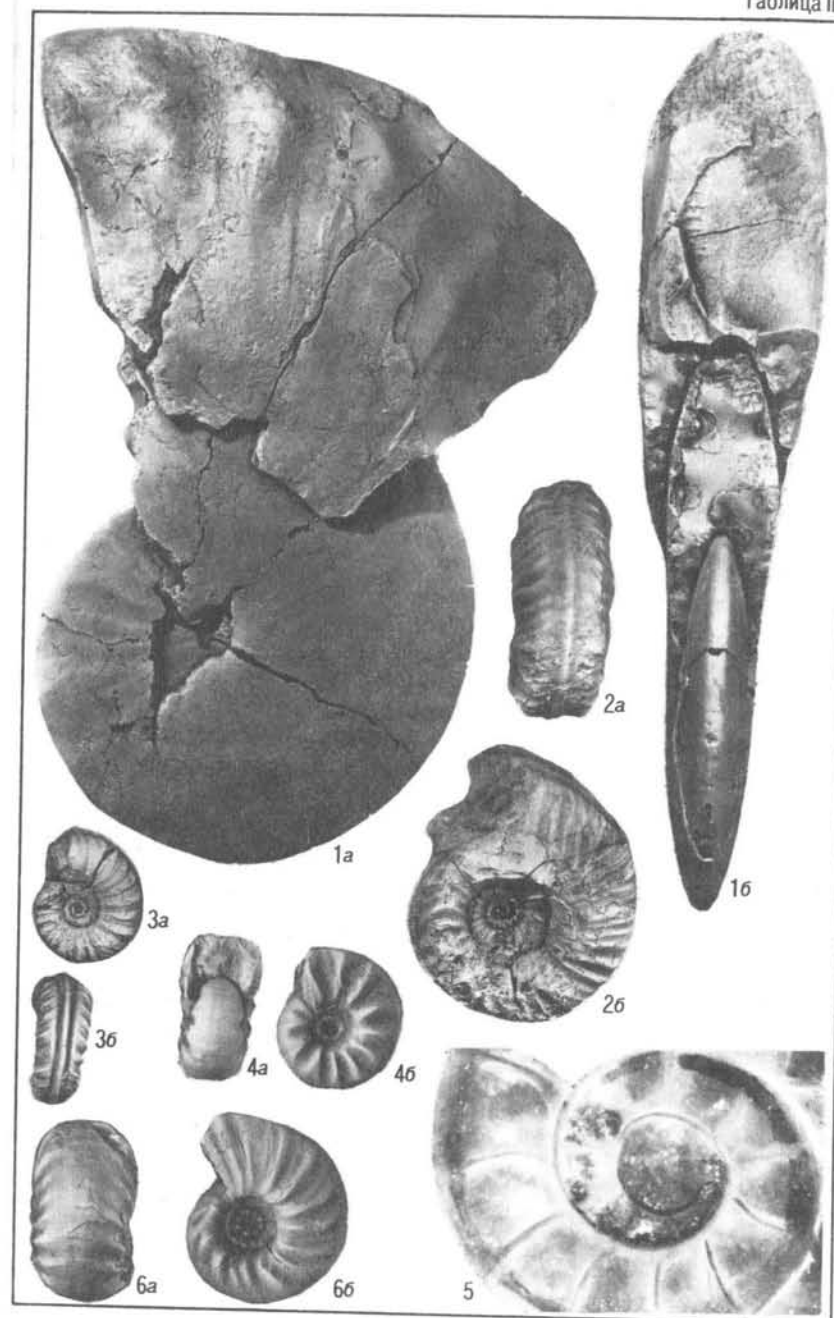


ТАБЛИЦА IV

Фиг. 1. *Longobardites (Intornites) nevadanus* Hyatt et Smith экз. 19/321.

Вид: а – с устья; б – сбоку; хр. Хараулах, р. Някучан, анизийский ярус, зона spectori

Фиг. 2. *Longobardites (Intornites) nevadanus* Hyatt et Smith. экз. 7/321.

Вид: а – сбоку, б – с устья; хр. Хараулах, руч. Артист-Агатын-Юреге, анизийский ярус, зона rotelliforme

Фиг. 3. *Longobardites (Intornites) nevadanus* Hyatt et Smith. экз. 4/831.

Первый оборот фрагмокона: протоконх, цекум и просифон ($\times 60$); хр. Хараулах, руч. Артист-Агатын-Юреге, анизийский ярус, зона nevadanus

Фиг. 4. *Longobardites (Intornites) nevadanus* Hyatt et Smith. экз. 9/321.

Вид: а – с вентральной стороны, б – сбоку; местонахождение и возраст те же

Фиг. 5. *Longobardites (Intornites) nevadanus* Hyatt et Smith. экз. 4/831.

Медиальное сечение ($\times 5$). Местонахождение и возраст те же

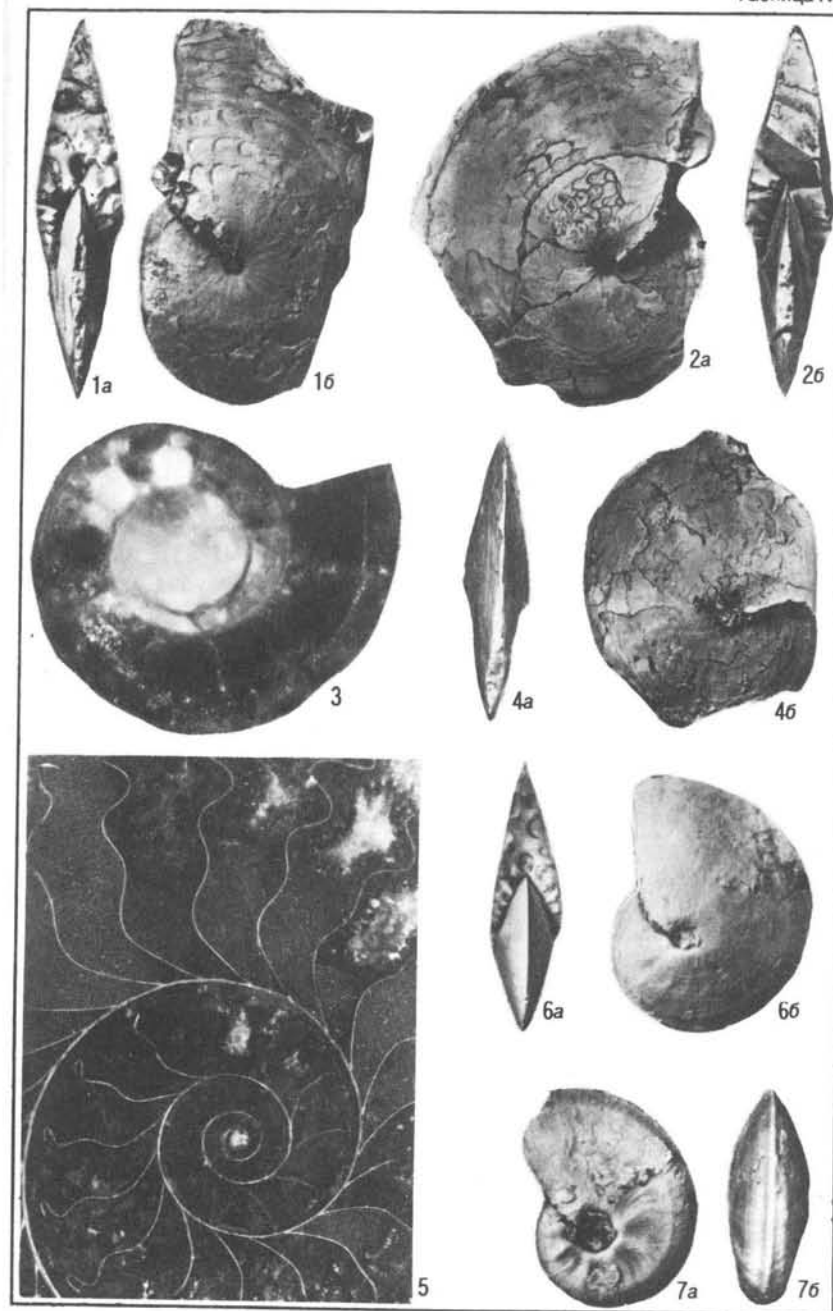
Фиг. 6. *Indigirites constantis* (Archipov), экз. 24/321.

Вид: а – с устья, б – сбоку; хр. Хараулах, р. Някучан, ладинский ярус, зона omolojensis

Фиг. 7. *Indigirites constantis* (Archipov), экз. 28/321.

Внутренние обороты ($\times 2$); Вид: а – сбоку, б – с вентральной стороны; хр. Хараулах, р. Някучан, ладинский ярус, зона omolojensis

Таблица IV



Фиг. 1. *Indigirites krugi* Porow, экз. 24/312.

Вид: а—с устья, б—сбоку; побережье Оленекского залива, мыс Тумул, ладинский ярус, зона *krugi*

Фиг. 2. *Indigirites krugi* Porow, экз. 38/831.

Протоконх, цекум, просифон и два оборота фрагмокона ($\times 50$); хр. Хараулах, р. Даркы, ладинский ярус, зона *krugi*

Фиг. 3. *Indigirites krugi* Porow, экз. 31/321.

Вид: а—сбоку, б—с устья; хр. Хараулах, р. Някучан, ладинский ярус, зона *krugi*

Фиг. 4. *Tsvetkovites dolioliformis* Vavilov et Korch., экз. 7/799 ($\times 1,5$).

Вид: а—с устья, б—сбоку; Восточный Таймыр, мыс Цветкова, ладинский ярус, зона *omoljensis*

Фиг. 5. *Tsvetkovites dolioliformis* Vavilov et Korch., экз. 8/799.

Протоконх и два оборота фрагмокона ($\times 30$); Восточный Таймыр, мыс Цветкова, ладинский ярус, зона *omoljensis*

Фиг. 6. *Nathorstites mcconnelli* (Whiteaves), экз. 24/831.

Вид сбоку; Бассейн р. Омолон, р. Кегали, ладинский ярус, зона *mcconnelli*

Фиг. 7. *Nathorstites mcconnelli* (Whiteaves), экз. 41/831.

Вид: а—сбоку, б—с вентральной стороны; хр. Хараулах, р. Някучан, ладинский ярус, зона *mcconnelli*

Фиг. 8. *Nathorstites mcconnelli* (Whiteaves), экз. 24/831.

Протоконх, цекум и 1,5 оборота фрагмокона ($\times 60$); бассейн р. Омолон, р. Кегали, ладинский ярус, зона *mcconnelli*

Фиг. 9. *Nathorstites gibbosus* Stolley, экз. 25/831.

Протоконх, цекум, просифон и 1,5 оборота фрагмокона ($\times 60$); архипелаг Шпицберген, о-в Эдж, карнийский ярус, зона *tenuis*

Фиг. 10. *Nathorstites gibbosus intermedia* Frebold, экз. 36/831.

Протоконх, цекум и 1,5 оборота фрагмокона ($\times 50$); Восточный Таймыр, мыс Цветкова, ладинский ярус, зона *mcconnelli*

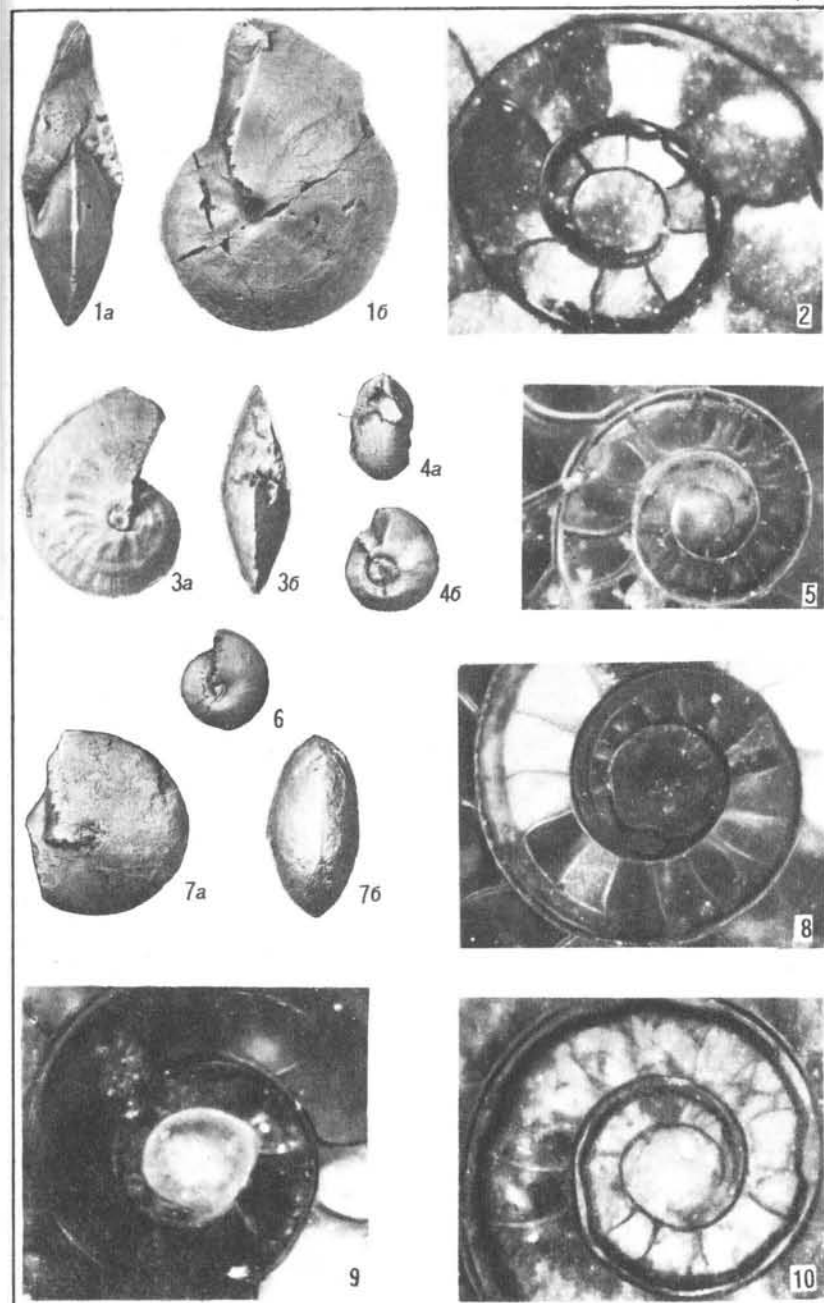


ТАБЛИЦА VI

Фиг. 1, 2. *Pterosirenites nelgechensis* (Archipov). 1—экз. 6/838; 2—экз. 7/838; вид сбоку; Северное Верхоянье, р. Берис, норийский ярус, зона obguschevi, верхняя подзона seimkanense

Фиг. 3. *Pterosirenites nelgechensis* (Archipov), экз. 6/838.

Протоконх и 2,5 оборота фрагмокона ($\times 25$); местонахождение и возраст те же

Фиг. 4. *Wangoceras berissense* Vavilov, экз. 2/838. Голотип, вид: а—сбоку, б—с вентральной стороны; местонахождение и возраст те же

Фиг. 5, 6. *Wangoceras berissense* Vavilov, экз. 1/838.

5—вид сбоку, 6—протоконх и три оборота фрагмокона ($\times 25$); местонахождение и возраст те же

Фиг. 7. *Wangoceras berissense* Vavilov, экз. 4/838.

Протоконх, цекум и два оборота фрагмокона ($\times 25$); местонахождение и возраст те же

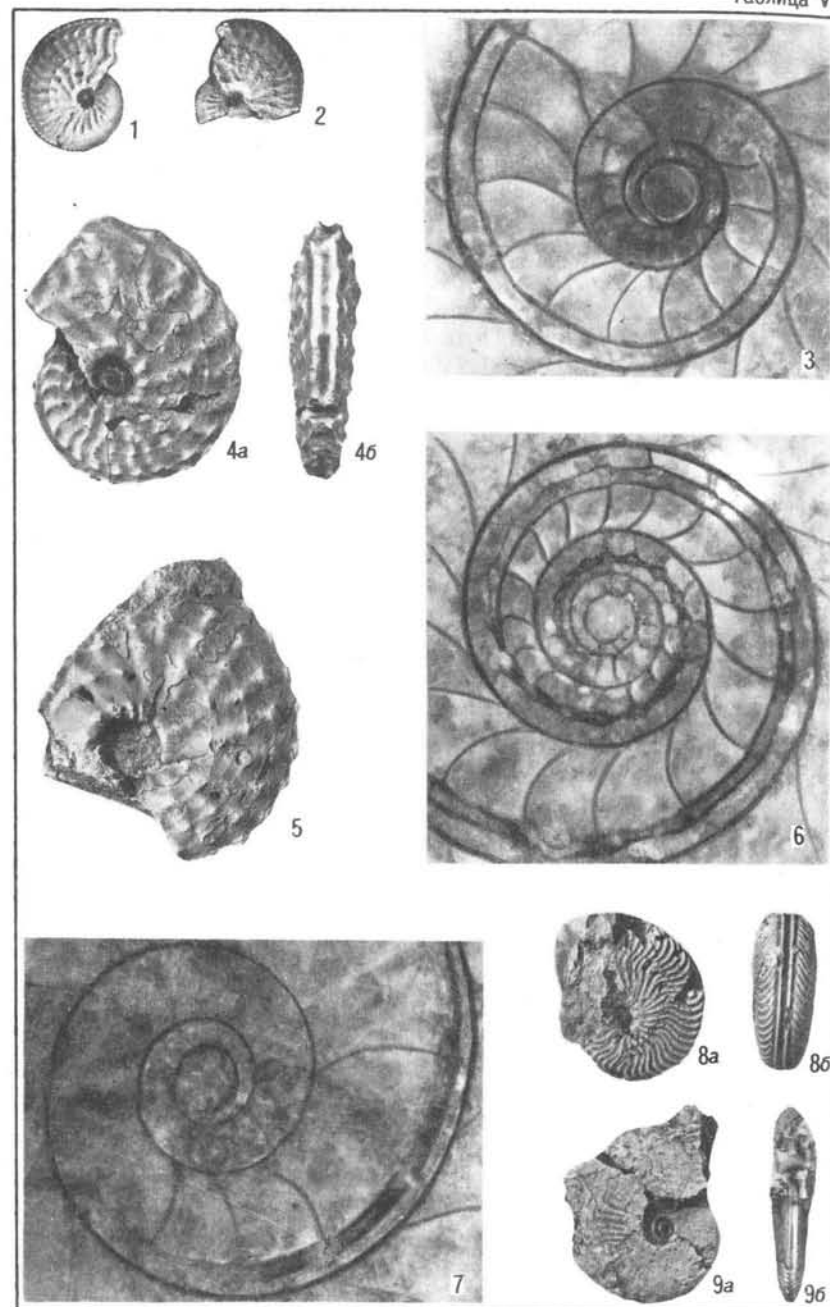
Фиг. 8. *Pleurodistichites guembeli* (Archipov et Vavilov), экз. 14/2-99.

Голотип ($\times 1,5$), вид: а—сбоку, б—с вентральной стороны; хр. Орулган, р. Карадан, норийский ярус, зона scutiformis

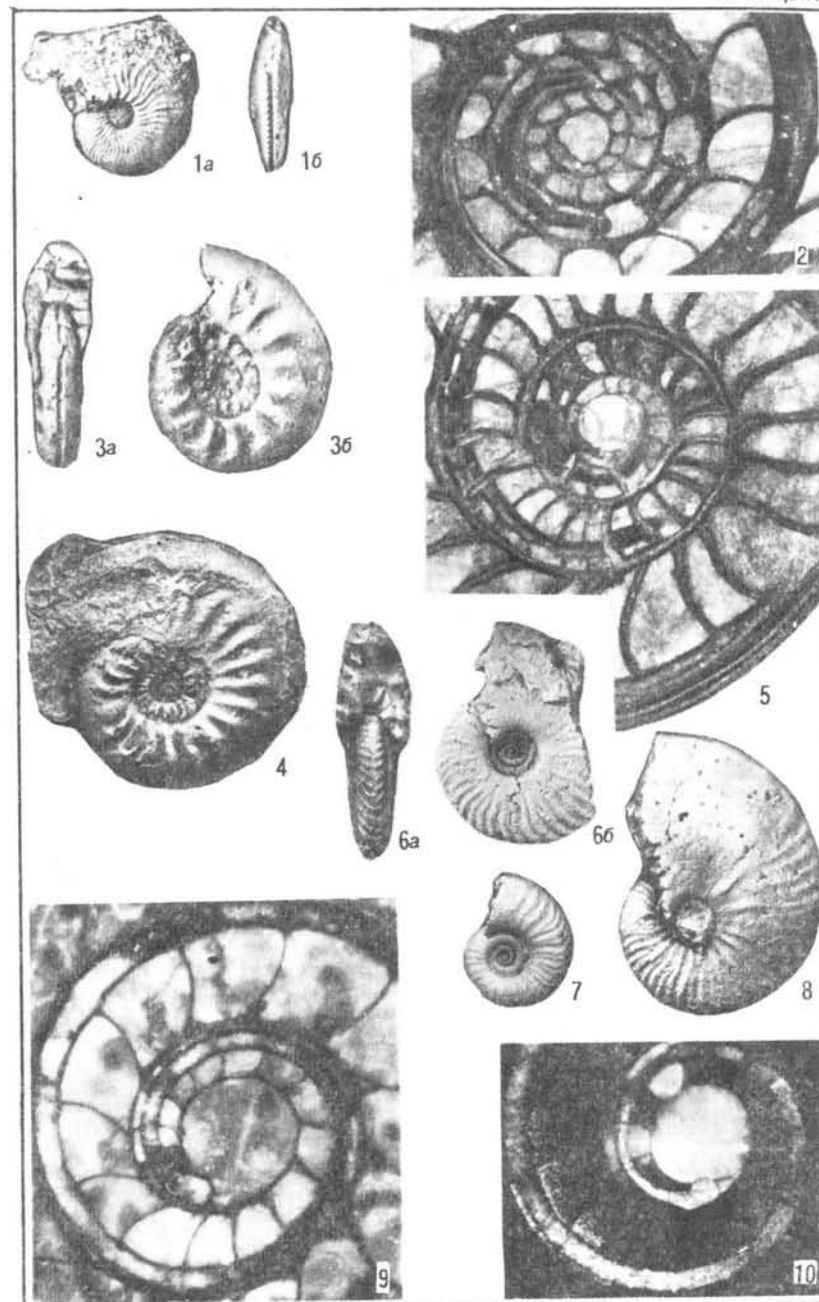
Фиг. 9. *Striatosirenites solonis* (Mojs), экз. 10/838.

Вид: а—сбоку, б—с вентральной стороны; Омuleвское поднятие, р. Агиджа, карнийский ярус, зона yakutensis

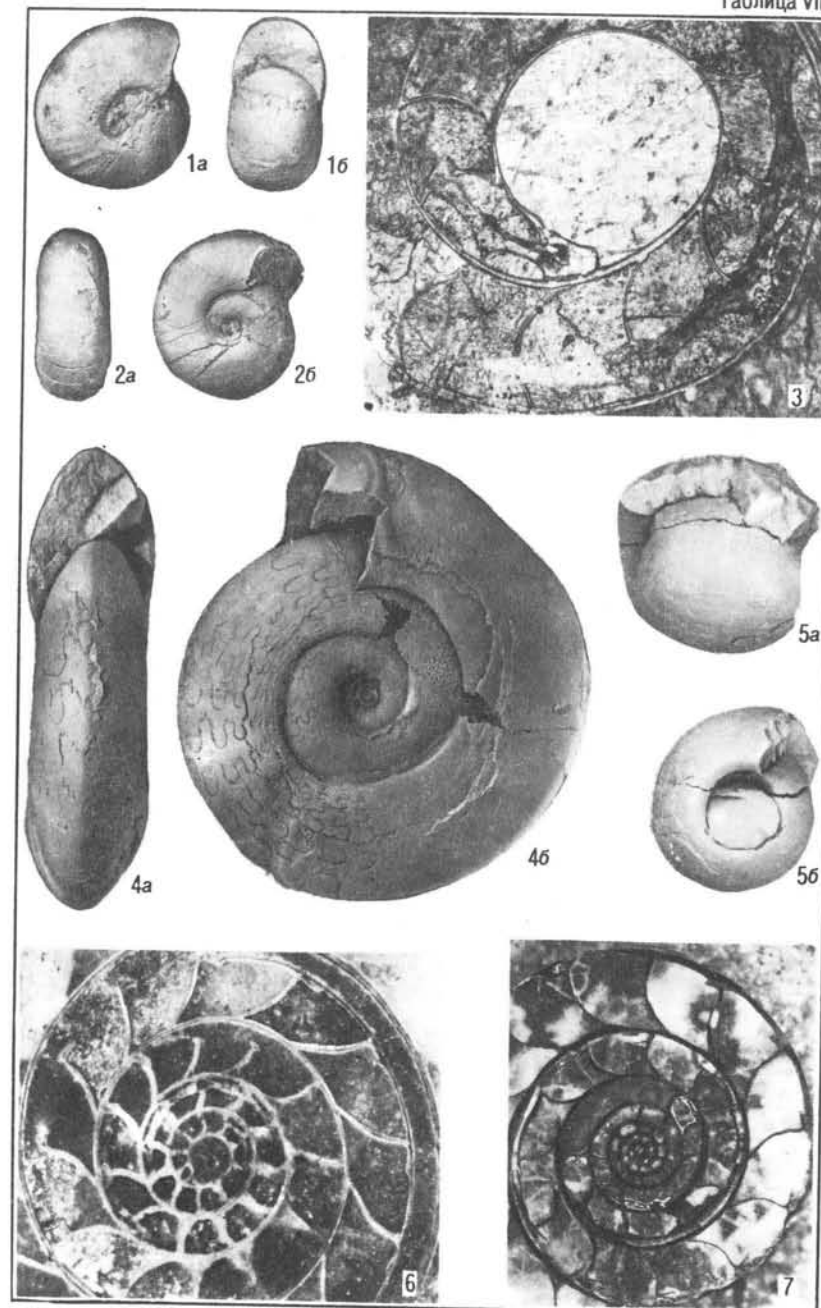
Таблица VI



- Фиг. 1. *Striatosirenites solonis* (Mojs), экз. 9/838.
Вид: *a*—сбоку, *b*—с вентральной стороны; Омутевское поднятие, р. Агиджа, карнийский ярус, зона *yakutensis*
- Фиг. 2. *Striatosirenites solonis* (Mojs), экз. 9/838.
Протоконх, цекум и три оборота фрагмокона ($\times 20$); местонахождение и возраст те же
- Фиг. 3, 4. *Obrutchevites prodigialis* Vavilov.
3—экз. 1/812, голотип, вид: *a*—с вентральной стороны, *b*—сбоку; 4—экз. 2/812, вид сбоку; местонахождение и возраст те же
- Фиг. 5. *Obrutchevites prodigialis* Vavilov, экз. 11/838.
Протоконх, цекум и три оборота фрагмокона ($\times 20$), местонахождение и возраст те же
- Фиг. 6. *Arctogymnites sonini* Popov, экз. 1/830.
Вид: *a*—с устья, *b*—сбоку, р. Аян-Юрях, анизийский ярус, зона *nevadanus*
- Фиг. 7. *Arctogymnites sonini* Popov, экз. 12/830, ($\times 1,5$).
Вид сбоку; хр. Хараулах, руч. Артист-Агатын-Юреге, анизийский ярус, зона *nevadanus*
- Фиг. 8. *Arctogymnites sonini* Popov, экз. 12/830.
Протоконх, цекум и 1,5 оборота фрагмокона ($\times 30$); местонахождение и возраст те же
- Фиг. 9. *Arctogymnites spectori* Archipov, экз. 11/830.
Вид сбоку, хр. Хараулах, р. Някучан, анизийский ярус, зона *spectori*
- Фиг. 10. *Arctogymnites spectori* Archipov, экз. 11/830.
Протоконх, цекум, просифон и 1,5 оборота фрагмокона ($\times 30$); местонахождение и возраст те же



- Фиг. 1. *Pararopanoceras asseretoi* Dagys et Erm. экз. 31/820.
Вид: а—с устья, б—сбоку, хр. Хараулах, руч. Артист-Агатын-Юреге, анизийский ярус, зона rotelliforme
- Фиг. 2. *Pararopanoceras asseretoi* Dagys et Erm. экз. 32/820.
Вид: а—сбоку, б—с устья, местонахождение и возраст те же
- Фиг. 3. *Pararopanoceras asseretoi* Dagys et Erm. экз. 18/312.
Протоконх, цекум, просифон и первый оборот фрагмокона ($\times 100$); местонахождение и возраст те же
- Фиг. 4. *Pararopanoceras medium* McLearn, экз. 19/820.
Вид: а—с устья, б—сбоку; Восточный Таймыр, мыс Цветкова, анизийский ярус, зона taimyrensis
- Фиг. 5. *Pararopanoceras janaense* (Porow), экз. 11/312.
Вид: а—с устья, б—сбоку; хр. Хараулах, р. Даркы, анизийский ярус, зона kharaulakhensis
- Фиг. 6. *Pararopanoceras medium* McLearn, экз. 6/312.
Протоконх и четыре оборота фрагмокона ($\times 20$); низовье р. Оленек, г. Карангати, анизийский ярус, зона taimyrensis
- Фиг. 7. *Pararopanoceras janaense* (Porow), экз. 12/313.
Медиальное сечение, семь оборотов фрагмокона ($\times 3$); верхнее течение р. Колымы, анизийский ярус, зона kharaulakhensis



Фиг. 1. *Gymnotoceras olenekense* Dagys et Konstantinov, экз. 28/820.

Вид: а – сбоку, б – с устья; хр. Хараулах, руч. Артист-Агатын-Юреге, анизийский ярус, зона rotelliforme

Фиг. 2. *Frechitoides migayi* (Kipar.), экз. 29/840.

Вид: а – с вентральной стороны, б – сбоку; Восточный Таймыр, мыс Цветкова, анизийский ярус, зона nevadanus

Фиг. 3. *Gymnotoceras rotelliforme* Meek, экз. 30/820.

Вид: а – с вентральной стороны, б – сбоку, хр. Хараулах, руч. Артист-Агатын-Юреге, анизийский ярус, зона rotelliforme

Фиг. 4. *Gymnotoceras rotelliforme* Meek, экз. 26/820.

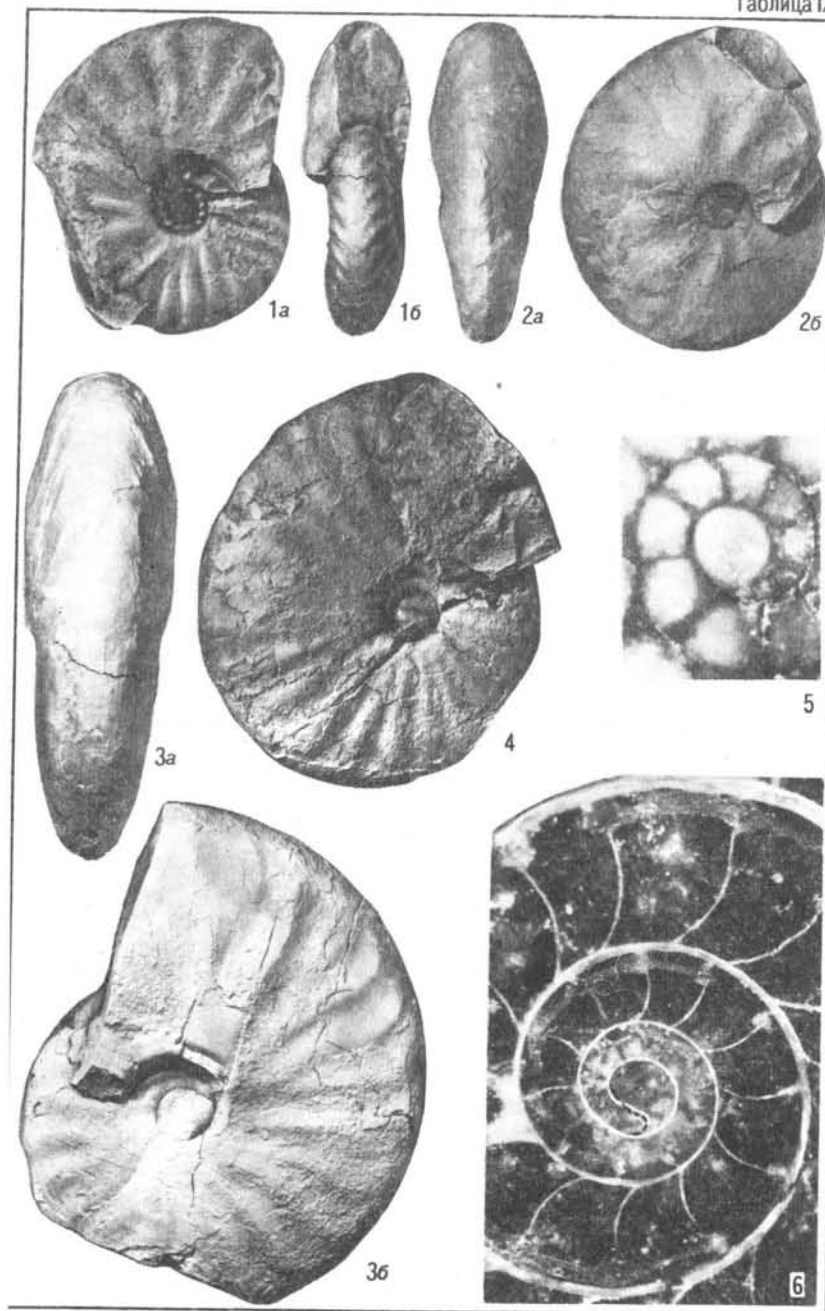
Вид сбоку; хр. Хараулах, р. Даркы, анизийский ярус, зона rotelliforme

Фиг. 5. *Gymnotoceras rotelliforme* Meek, экз. 26/820.

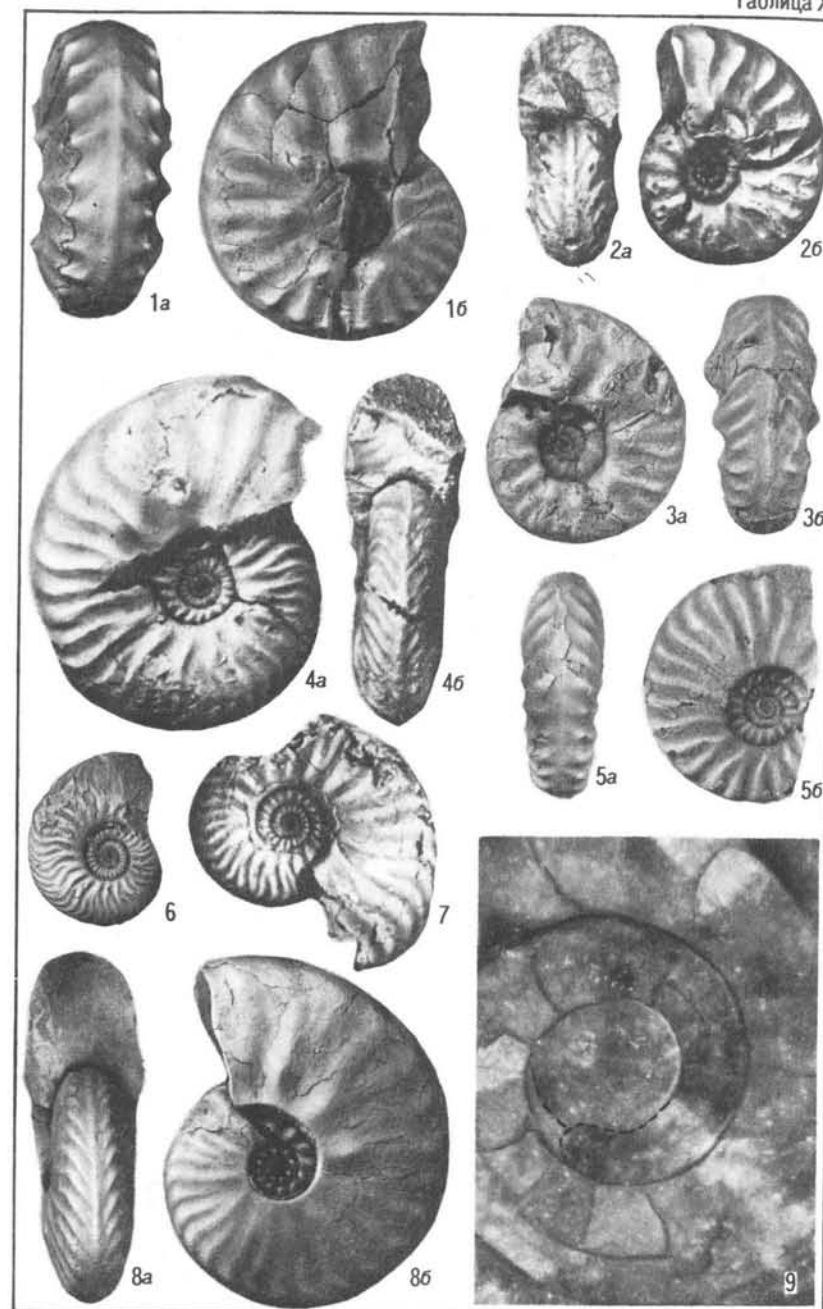
Протоконх и первый оборот фрагмокона с первичным пережимом ($\times 50$); местонахождение и возраст те же

Фиг. 6. *Frechites* sp., экз. 11/310.

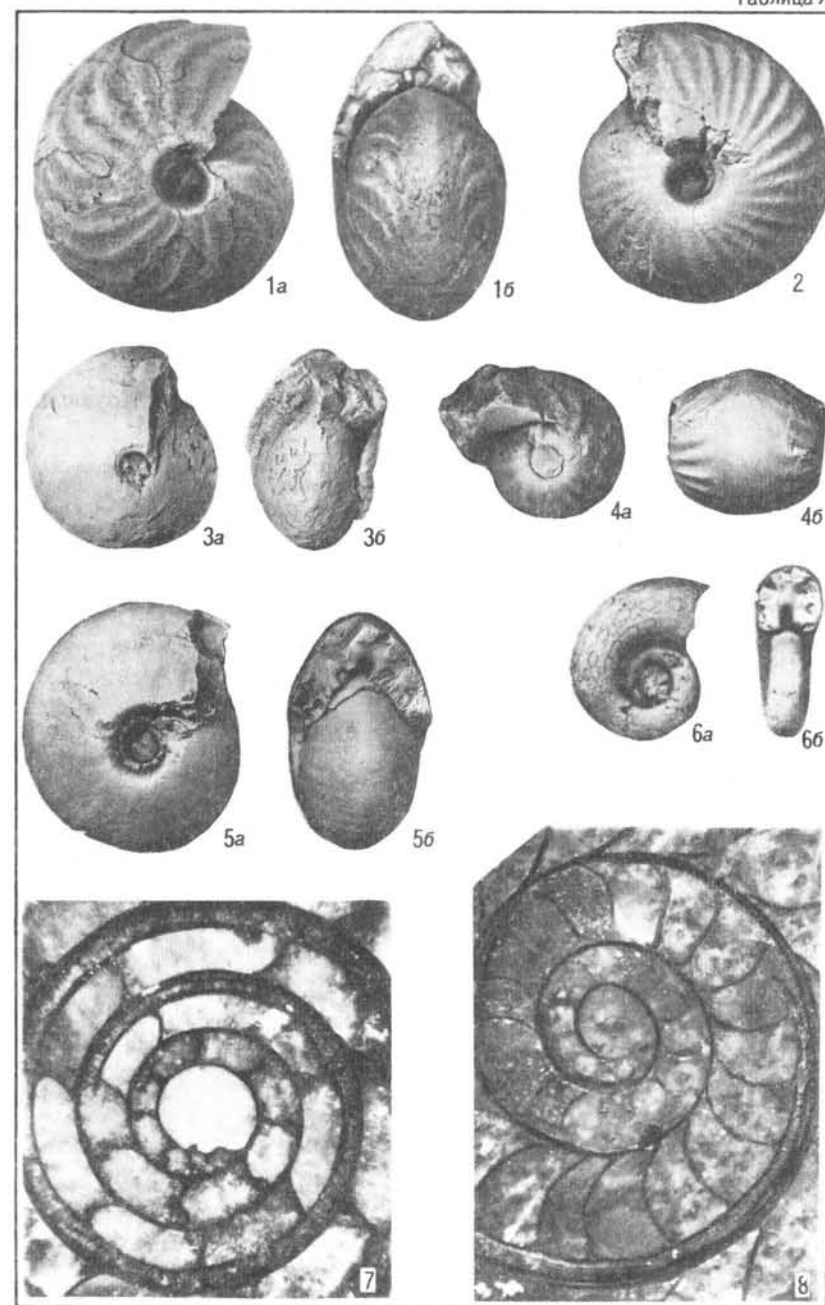
Протоконх, цекум и 2,5 оборота фрагмокона ($\times 50$); хр. Хараулах, руч. Артист-Агатын-Юреге, анизийский ярус, зона nevadanus



- Фиг. 1. *Frechites nevadanus* (Mojs.), экз. 7/310.
Вид: а — с вентральной стороны, б — сбоку; хр. Хараулах, руч. Артист-Агатын-Юреге, анизийский ярус, зона nevadanus
- Фиг. 2. *Frechites nevadanus* (Mojs.), экз. 37/321.
Вид: а — с устья, б — сбоку; местонахождение и возраст те же
- Фиг. 3. *Frechites wemplei* (Smith), экз. 10/310.
Вид: а — сбоку, б — с вентральной стороны; местонахождение и возраст те же
- Фиг. 4. *Frechites darkyensis* Arkadiev et Vavilov, экз. 39/321.
Голотип, вид: а — сбоку; б — с устья, побережье Оленекского залива, пос. Станнах-Хочо; анизийский ярус, зона nevadanus
- Фиг. 5. *Gymnotoceras* sp., экз. 13/310.
Вид: а — с вентральной стороны, б — сбоку; хр. Хараулах, руч. Артист-Агатын-Юреге, анизийский ярус, зона nevadanus
- Фиг. 6. *Parafrechites meeki* (Mojs.), экз. 6/310.
Вид сбоку: побережье Оленекского залива, пос. Станнах-Хочо, анизийский ярус, зона nevadanus
- Фиг. 7. *Frechites darkyensis* Arkadiev et Vavilov, экз. 41/321.
Вид сбоку: местонахождение и возраст те же
- Фиг. 8. *Frechites laqueatum* (Lindstroem), экз. 1/310.
Вид: а — с устья, б — сбоку; хр. Хараулах, руч. Артист-Агатын-Юреге, анизийский ярус, зона nevadanus
- Фиг. 9. *Parafrechites meeki* (Mojs.), экз. 6/310.
Медиальное сечение: протоконх, цекум и 1,5 оборота фрагмокона ($\times 60$); побережье Оленекского залива, пос. Станнах-Хочо, анизийский ярус, зона nevadanus



- Фиг. 1. *Arctoptychites kruzini* Bytschkov, экз. 47/321.
Вид: а—сбоку, б—с устья; хр. Хараулах, руч. Аджирхай, ладинский ярус, зона otolohensis
- Фиг. 2. *Arctoptychites euglyphus* (Mojs.), экз. 49/321.
Вид сбоку; хр. Хараулах, р. Някучан, ладинский ярус, зона otolohensis
- Фиг. 3. *Aristoptychites kolymensis* (Kipar.), экз. 4/799.
Вид: а—сбоку, б—с устья; Восточный Таймыр, мыс Цветкова, ладинский ярус, зона mconnelli
- Фиг. 4. *Arctoptychites euglyphus* (Mojs.), экз. 48/321.
Вид: а—сбоку, б—с вентральной стороны; хр. Хараулах, р. Някучан, ладинский ярус, зона otolohensis
- Фиг. 5. *Aristoptychites kolymensis* (Kipar.), экз. 2/824.
Вид: а—сбоку, б—с устья; Бассейн р. Колымы, р. Олгуя, ладинский ярус, зона mconnelli
- Фиг. 6. *Indigirophyllites bytschkovi* (Vavilov), экз. 44/321.
Вид: а—сбоку, б—с устья; хр. Хараулах, р. Някучан, ладинский ярус, зона otolohensis
- Фиг. 7. *Aristoptychites kolymensis* (Kipar.), экз. 5/824.
Протоконх, цекум и три оборота фрагмокона ($\times 30$); хр. Хараулах, р. Някучан, ладинский ярус, зона mconnelli
- Фиг. 8. *Indigirophyllites bytschkovi* (Vavilov), экз. 43/321.
Протоконх и два оборота фрагмокона ($\times 25$); хр. Хараулах, р. Някучан, ладинский ярус, зона otolohensis



Фиг. 1. *Proarcestes verchojanicus* (Kipar.), экз. 13/841.

Вид: а—сбоку, б—с устья; Омуревское поднятие, р. Агиджа, карнийский ярус, зона yakutensis

Фиг. 2. *Proarcestes korchinskajae* Vavilov, экз. 1/841. Голотип.

Вид: а—сбоку, б—с устья; о-в Котельный, карнийский ярус, зона pentastichus

Фиг. 3. *Proarcestes korchinskajae* Vavilov, экз. 11/841.

Вид: а—сбоку, б—с устья; о-в Котельный, карнийский ярус, зона pentastichus

Фиг. 4. *Paracladiscites* sp. экз. 22/838.

Вид: а—сбоку, б—с устья; Архипелаг Шпицберген, о-в Эдж, карнийский ярус, зона tenuis

Фиг. 5. *Proarcestes korchinskajae* Vavilov, экз. 4/841.

Протоконх, цекум и три оборота фрагмокона ($\times 25$); о-в Котельный, карнийский ярус, зона pentastichus

Фиг. 6. *Proarcestes verchojanicus* (Kipar.), экз. 15/838.

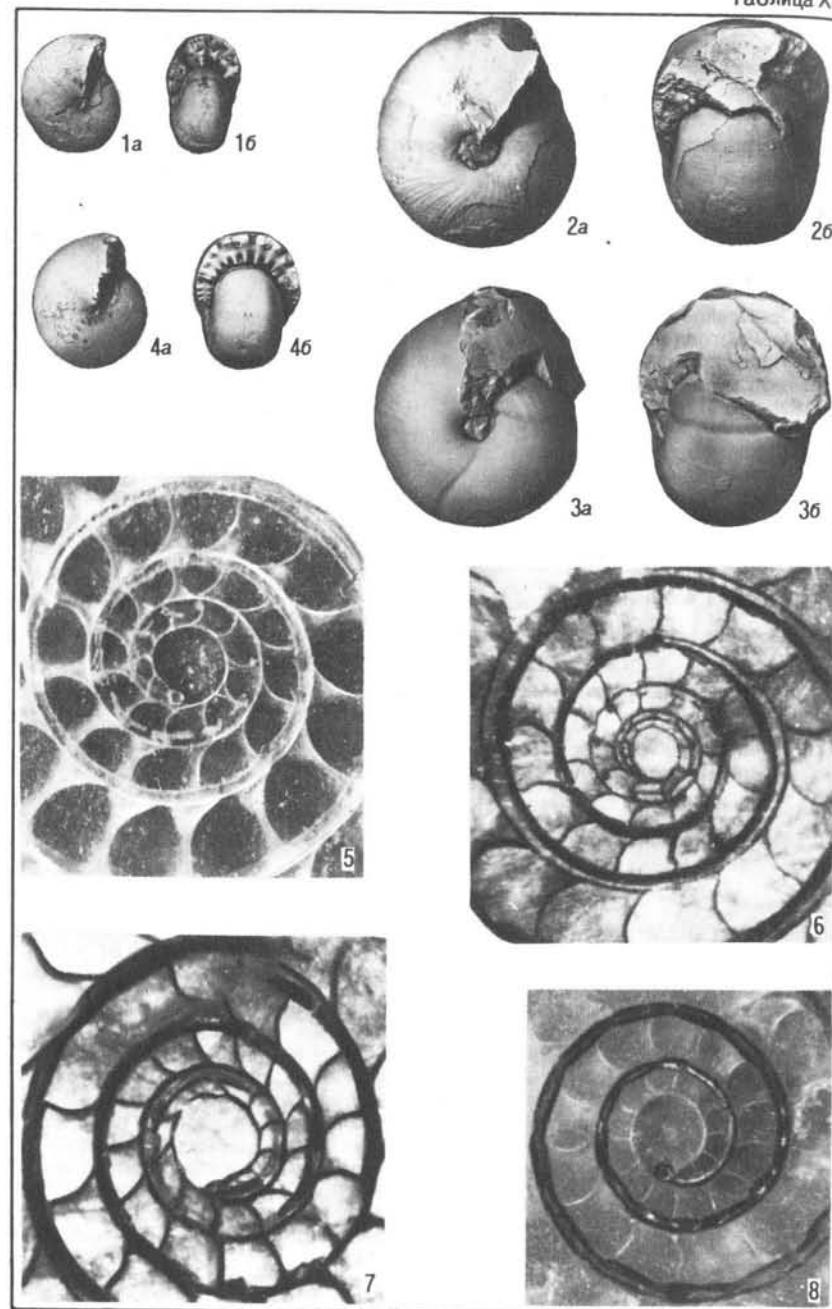
Протоконх, цекум и четыре оборота фрагмокона ($\times 20$); Омуревское поднятие, р. Агиджа, карнийский ярус, зона yakutensis

Фиг. 7. *Proarcestes verchojanicus* (Kipar.), экз. 14/841.

Протоконх, цекум и три оборота фрагмокона ($\times 30$); Омуревское поднятие, карнийский ярус, зона yakutensis

Фиг. 8. *Paracladiscites* sp., экз. 22/838.

Протоконх, цекум и два оборота фрагмокона ($\times 30$); Архипелаг Шпицберген, о-в Эдж, карнийский ярус, зона tenuis



ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
1. Биостратиграфия среднего триаса Борсальной области	5
1.1. Общая шкала среднего триаса	5
1.2. Биостратиграфия среднетриасовых отложений Северо-Восточной Азии	15
1.3. Корреляция среднетриасовых отложений Борсальной области	31
2. Среднетриасовые амmonoидеи Северо-Восточной Азии.	45
2.1. Особенности внутреннего строения среднетриасовых амmonoидеи Северо-Восточной Азии	46
2.1.1. Эволюция гидростатического аппарата среднетриасовых амmonoидеи	66
2.2. Онтогенетическое развитие лопастных линий среднетриасовых амmonoидеи Северо-Восточной Азии	78
2.2.1. Методика исследований	78
2.2.2. Терминология элементов лопастной линии амmonoидеи	80
2.2.3. Особенности развития лопастных линий борсальных среднетриасовых амmonoидеи	85
2.2.4. Типы развития лопастных линий среднетриасовых амmonoидеи	133
2.3. Возрастные стадии развития амmonoидеи	137
3. Эволюция и система среднетриасовых амmonoидеи Борсальной области	144
4. Классификация средне- и познетриасовых амmonoидеи Борсальной области	163
5. Филогения среднетриасовых амmonoидеи и биостратиграфия среднего триаса Северо-Восточной Азии	179
6. Особенности палеозоогеографии и расселения среднетриасовых амmonoидеи Борсальной области	190
Список литературы	206
Палеонтологические таблицы и объяснения к ним	210

Вавилов М. Н.

В 12 Стратиграфия и амmonoидеи среднетриасовых отложений Северо-Восточной Азии / Мин-во геол. СССР, Всесоюз. нефт. науч.-исслед. геол.-развед. ин-т.—М.: Недра, 1992.—234 с., ил.

ISBN 5-247-02559-8

Рассмотрены зональная стратиграфия среднетриасовых отложений Северо-Восточной Азии, строение и палеонтологическая характеристика важнейших разрезов основных структурно-фациальных областей. Проведена корреляция зон среднего триаса в пределах Борсальной области и Восточно-Тихоокеанской провинции Тетиса. Приведены результаты изучения основных черт палеозоогеографии и расселения амmonoидеи в Борсальной области в среднетриасовую эпоху. На основе анализа внутреннего строения раковин, онтогенетического развития лопастной линии, формы и скульптуры среднетриасовых амmonoидеи рассмотрены особенности их эволюции и разработана их систематика.

Для геологов, изучающих стратиграфию мезозоя, и палеонтологов, занимающихся эволюцией головоногих моллюсков.

В 1804060000-122
043(01)-91 ЗАКАЗНОЕ

ББК 26.3

Вниманию специалистов!

**Издательство «Недра»
выпустит в 1993 году книги:**

ПРОГНОЗ НЕФТЕГАЗОНОСНОСТИ ПОДВИЖНЫХ ЛИТОСФЕРНЫХ БЛОКОВ

О. Г. БРАЖНИКОВ

Объем 12 л.

С позиции тектоники плит рассмотрены теоретические и методические аспекты эволюции литосферы Земли как источника полезных ископаемых. Описаны фациально-формационный и геодинамический методы анализа оценки перспектив нефтегазоносности глубоких горизонтов. На примере прогноза перспектив нефтегазоносности Прикаспийской впадины показаны пути практического применения новых теоретических положений и методических приемов.

Книга предназначена для геологов-нефтяников, будет интересна специалистам, занимающимся тектоникой плит, прогнозом нефтегазоносности подвижных литоблоков.

ПРОИЗВОДСТВЕННО-ПРАКТИЧЕСКОЕ ИЗДАНИЕ

Вавилов Михаил Николаевич

**СТРАТИГРАФИЯ И АММОНОИДЕИ СРЕДНЕТРИАСОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ
СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ**

Заведующий редакцией *Н. Е. Игнатьева*

Редактор издательства *Ю. А. Зарринг*

Обложка художника *В. Я. Борнова*

Художественный редактор *В. В. Шутько*

Технические редакторы *Н. В. Панфилова, С. Г. Веселкина*

Корректор *Г. П. Вергун*

Н/К

Сдано в набор 07.06.91. Подписано в печать 26.02.92. Формат 60 × 90¹/₁₆. Бумага офсетная № 2. Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 15,0. Усл. кр.-отт. 15,25. Уч.-изд. л. 15,55. Тираж 500 экз. Заказ 553/12902-3.

Издательство «Недра»
125047 Москва, Тверская застава, 3

Набрано в Можайском полиграфкомбинате
Министерства печати и информации Российской Федерации
143200, г. Можайск, ул. Мира, 93.

Отпечатано в Санкт-Петербургской картографической фабрике ВСЕГЕИ.
199178, Санкт-Петербург, Средний пр., 72 Зак. 239