

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

А.А. ШЕВЫРЕВ

**ТРИАСОВЫЕ
АММОНОИДЕИ**

"НАУКА"

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Т о м 2 1 7

А.А. ШЕВЫРЕВ

ТРИАСОВЫЕ АММОНОИДЕИ

Ответственный редактор
доктор биологических наук
Б.И. БОГОСЛОВСКИЙ



МОСКВА
"НАУКА"
1986

Шевырев А.А. Триасовые аммоноидеи. — М.: Наука, 1986. 184 с.

В историческом аспекте рассмотрена стратиграфическая шкала триасовой системы. За ее эталон принята зональная последовательность цератитов в разрезах Центральных Гималаев, Соляного кряжа и Восточных Альп. Приведена классификация триасовых аммоноидей — от высших таксонов до родов. В ее основу положены особенности развития лопастной линии, которые позволили разделить отряд цератитов — доминирующую группу триасовых аммоноидей — на 10 подотрядов. Проанализировано географическое распределение цератитов по векам триасового периода.

Для палеонтологов, геологов и биологов, интересующихся эволюцией головоногих моллюсков.

Ил. 100, библиогр. 888 назв.

Рецензенты:

Р.В. ГОРЮНОВА, В.Н. ШИМАНСКИЙ

Александр Александрович Шевырев

ТРИАСОВЫЕ АММОНОИДЕИ

Труды Палеонтологического института

Том 217

Утверждено к печати

Палеонтологическим институтом Академии наук СССР

Редактор издательства *Д.В. Петрова*

Технический редактор *И.И. Джиоева*. Корректор *В.П. Крылова*

Набор выполнен в издательстве на электронной фотонаборной системе

ИБ № 31507

Подписано к печати 30.12.85. Т-23424. Формат 70 × 100 1/16
Бумага для глубокой печати. Гарнитура "Таймс". Печать офсетная
Усл.печл. 15,0 + 0,4 вкл. Усл.кр.-отт. 15,6. Уч.-изд.л. 18,0
Тираж 600 экз. Тип.зак. 78. Цена 2р. 80к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12

ВВЕДЕНИЕ

Триасовый период — один из интереснейших этапов истории Земли. Это было время кардинального обновления растительного и животного мира. Ему предшествовал глобальный экологический кризис, особенно сильно затронувший различные группы морских беспозвоночных. Некоторые из них, например фузулиниды, табуляты, ругозы и трилобиты, в конце перми окончательно исчезли, другие, например брахиоподы, претерпев сильное сокращение, уже не смогли достичь былого величия.

Пермский кризис не обошел и амmonoидей. На границе с триасом полностью вымерли гониатиты и сильно пострадали пролеканиты. Лишь одни цератиты, с известными потерями преодолев этот рубеж, смогли возродиться с новой силой, достигнув в триасе такого огромного разнообразия, какого ни одна группа амmonoидей еще не имела в прошлом. С их изучением связан целый ряд животрепещущих проблем, среди которых следует назвать прежде всего вопросы классификации, филогении, экологии и зоогеографии.

Актуальность этих проблем в известной мере определяется тем, что цератиты образуют основу биостратиграфической шкалы триаса. Предложенная в конце XIX в., эта шкала значительно изменилась за прошедшие десятилетия и сейчас активно разрабатывается. История создания триасового стандарта и его современное состояние рассматриваются в данной работе.

По-прежнему острой остается проблема классификации цератитов. Существующие схемы отражают различные взгляды на принципы построения системы амmonoидей. Я попытался подойти к решению этой проблемы с позиций онтофилогенетических исследований, имеющих давние и прочные традиции в отечественной палеонтологии.

Занимаясь классификацией триасовых амmonoидей, я не мог оставить без внимания пути их исторического развития и филогенетические связи. Анализ этого развития вскрывает разнообразные тенденции в эволюции отдельных ветвей и показывает различные скорости их морфологических изменений. Хотя амmonoидеи по праву считаются излюбленным объектом изучения палеонтологов, однако до сих пор нет ясного представления об их экологии. Приблизиться к пониманию образа жизни этих вымерших головоногих можно только на основе комплексного подхода, привлекая данные об экологии современного наутилуса, опыты с моделями, морфофункциональный анализ и тафономические наблюдения.

Представление о триасовых амmonoидеях было бы неполным без зоогеографического анализа, который позволяет взглянуть на эволюцию амmonoидей с иной стороны, а именно с точки зрения их пространственного распределения.

Вот краткий перечень их проблем, которые рассматриваются в данной работе. Удалось ли автору справиться с поставленными задачами, пусть судят читатели.

При разработке системы цератитов основной упор был сделан на онтогенетические исследования, которые, по моему убеждению, позволяют поставить

классификацию аммоноидей на более прочную и четкую основу. С этой целью был изучен морфогенез 16 видов. Кроме того, использованы результаты онтогенетических исследований, проведенных различными палеонтологами как отечественными, так и зарубежными. Некоторые из них получили в данной работе новую интерпретацию. Критический анализ всех имеющихся материалов, впервые проведенный в таком масштабе, позволил разделить отряд цератитов на 10 подотрядов в соответствии с определенными типами изменения лопастной линии. Приведена система триасовых аммоноидей — от высших таксонов до родов. Составлены новые филогенетические схемы, показывающие взаимоотношения всех триасовых аммоноидей на подотрядном и семейственном уровнях, а также их связи с пермскими цератитами. Выявлены характерные особенности эволюции триасовых аммоноидей. Сделана попытка приблизиться к пониманию образа жизни этих вымерших моллюсков путем привлечения всех известных фактов, касающихся не только морфологии и тафономии самих аммоноидей, но и экологии современных головоногих. Составлены карты географического распределения аммоноидей по векам триасового периода.

С учетом исторического приоритета и на основании развития цератитов разработана схема зонального и ярусного расчленения триаса, которая предлагается в качестве международного эталона. Она охватывает 7 ярусов, 12 подъярусов и 35 зон.

При решении отдельных стратиграфических вопросов и разработке классификации триасовых аммоноидей, а также при рассмотрении экологических и зоогеографических проблем использован фактический материал, собранный мною во время экспедиций 1955—1983 гг. или переданный мне на определение большой группой геологов, ведущих полевые исследования на территории СССР и в некоторых зарубежных странах. В моем распоряжении находятся коллекции триасовых аммоноидей Крыма (сборы З.А. Антощенко и В.И. Славина), Северо-Западного Кавказа (сборы автора, Н.В. Безносова, С.Л. Бызовой, А.С. Дагиса, Т.Г. Ильиной и В.И. Славина), Закавказья (сборы автора, Э.Я. Левена и В.Р. Лозовского), Восточного Предкавказья (сборы В.С. Беленковой, Н.А. Ефимовой, П.С. Жабревой, В.Р. Лозовского, Л.М. Савельевой, Н.Ф. Фролова и Ю.Н. Швембергера), Большого Богдо (сборы автора, Б.П. Вьюшкова и В.В. Липатовой), Горного Мангышлака (сборы автора, А.М. Горбатова, В.В. Липатовой, В.Р. Лозовского, Н.В. и С.Е. Петровых), Южного Мангышлака (сборы Л.В. Алексеевой, Т.В. Бабичевой, В.А. Бененсона, С.С. Едренкина, Н.А. Ефимовой и Б.И. Титова), Дарваза (сборы В.С. Лучникова), Юго-Восточного Памира (сборы В.И. Дронова и Г.К. Мельниковой), Малого Хингана (сборы В.В. Бобылева), о-ва Русского (сборы В.Р. Лозовского), различных районов Сибири (сборы Ю.В. Алешко, В.С. Андреева, В.Н. Андрианова, Д.К. Башлавина, Р.А. Биджиева, В.Н. Боброва, В.А. Бурова, С.Ф. Васильевой, Р.О. Галабалы, В.М. Гундобина, А.С. Дагиса, Т.П. Кочеткова, В.В. Масленникова, В.Б. Николаева, Б.Н. Рыбченкова, З.Б. Флоровой, В.С. Шульгиной и автора), а также Монголии (сборы И.Н. Мананкова) и Афганистана (сборы К.Я. Михайлова, В.И. Славина, Н.М. Феруза). В качестве сравнительного материала послужили полученные от Э.Т. Тозера (E.T. Tozer, Канада) и К. Спинозы (C. Spinosa, Бойсе, США) небольшие коллекции цератитов с о-ва Аксель-Хейберг, Британской Колумбии, Айдахо и Невады. Фактический материал в целом охватывает 120 родов — примерно четверть всех известных триасовых аммоноидей. В стратиграфическом разделе, кроме того, использованы результаты личных полевых исследований на Северо-Западном Кавказе, в Закавказье, на горе Большое Богдо, п-ве Мангышлак и в Сибири.

Такую обобщающую работу, как эта монография, было бы невозможно написать без привлечения многочисленных литературных источников. Неоценимую помощь в этом отношении оказали мне зарубежные коллеги. С чувством признательности я должен упомянуть здесь Р. Ассерето (R. Assereto, Милан), Ю. Бандо

(Yu. Bando, университет Кагава, Такамацу), Г. Вестермана (G.E.G. Westermann, Гамильтон, Канада), И. Видмана (J. Wiedmann, Тюбинген), Ж. Ге (J. Guex, Лозанна), Б.Ф. Гленистера (B.F. Glenister, Айова-Сити), К. Захариеву-Ковачеву (София), Т. Ишибаси (T. Ishibashi, университет Кюсю, Фукуока), К. Ичикаву (Ichikawa, университет Осака), Б. Каммела (B. Kummel, Гарвардский университет, Кеимбридж, США), В. Колларову-Андрусову (Kollárová-Andrusovová, Братислава), Х. Коцура (H. Kozur, Будапешт), Л. Кристина (L. Krystyn, Вена), А.Г. Мюллера (A.H. Müller, Фрайберг, ГДР), К. Наказаву (K. Nakazawa, университет Киото), А. Парнеса (A. Parnes, Иерусалим), Дж. Пизу (G. Pisa, Болонья), Б. Руннегара (B. Runnegar, Эрмидейл, Австралия), К. Сеид-Эмами (K. Seyed-Emami, Тегеран), Н. Силберлинга (N.J. Silberling, Менло-Парк, США), Б. Сондерса (B. Saunders, Брин-Мор, США), Э.Т. Тозера (E.T. Tozer, Оттава), Р. Трюмпи (R. Trümpy, Цюрих), В.М. Ферниша (W.M. Furnish, Айова-Сити), Г. Цапфе (H. Zapfe, Вена) и О.Х. Шиндевольфа (O.H. Schindewolf, Тюбинген).

Я хочу поблагодарить всех, кто так или иначе способствовал появлению этой книги.

Работа выполнена в лаборатории цефалопод Палеонтологического института Академии наук СССР. Ее заведующим в течение многих лет был Василий Ермолаевич Руженцев. Методы и стиль его работы оказали значительное влияние на мое научное формирование.

СТРАТИГРАФИЯ ТРИАСА

Стратиграфия триасовых отложений находится ныне на перепутье. После острой полемики, которая велась на рубеже XIX и XX вв., в наши дни вновь поднят вопрос о положении нижней границы триасовой системы. Особенно много разногласий вызывает ярусное деление нижнего триаса (двух-, трех- или четырехчленное), причем с различными названиями и всевозможными зональными комбинациями. Перед напором новых фактов не устояла зональная шкала среднего и верхнего триаса, построенная на последовательности аммоноидей в классических разрезах Восточных Альп. Как выяснилось, эта последовательность в ряде случаев была неверно интерпретирована прежними исследователями из-за сложностей альпийской тектоники, нередкой приуроченности ископаемых к заполнениям трещин, явлений стратиграфической конденсации и просто небрежных палеонтологических сборов, которые часто проводились любителями-коллекционерами, привлеченными красотой триасовых аммонитов. До сих пор остается нерешенной старая проблема рэтского яруса. Наконец, почти все ярусные границы триасовой системы встречают разное толкование.

Чтобы лучше понять и оценить современное состояние стратиграфии триаса, полезно рассмотреть основные этапы ее истории.

РАСЧЛЕНЕНИЕ ТРИАСОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ

В 1762 г. доктор медицины Фюксель выделил в Тюрингии две формации: пестрый песчаник и раковинный известняк. В 1822 г. Бух, изучая отложения Швабии и Франконии, выше раковинного известняка обнаружил толщу пестрых глин с прослоями гипса, которую он назвал кейпером. В 1831 г. бельгийский геолог Омалиус д'Аллау объединил эти три формации в единую систему, названную им кейперской (Леонов, 1973). Однако его название не привилось, поскольку оно уже было использовано Бухом для верхней части этой системы и в таком узком понимании успело прочно войти в немецкую литературу. Успех выпал на долю немецкого геолога Альберти, который в 1834 г. предложил назвать данную систему триасовой (Alberti, 1834). Это название быстро получило всеобщее признание, а в геологической литературе глубоко укоренилось убеждение, что Альберти не только является автором удачного наименования новой системы, но ему принадлежит и заслуга ее выделения.

ТРИАСОВЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ ГЕРМАНСКОГО ТИПА

Пестрый песчаник, раковинный известняк и кейпер представляют так называемый германский тип триасовых отложений. Они отражают три крупных геосторических этапа осадконакопления на территории Центральной Европы. Пестрый песчаник и кейпер образованы преимущественно континентально-лагунными отложениями, а раковинный известняк — осадками эпиконтиненталь-

Таблица 1

Расчленение триасовых отложений германского типа

Кейпер	Верхний (рэтский)		
	Средний (гипсовый)	Мергельный кейпер	
		Верхний гипсовый кейпер	
		Тростниковый песчаник	
		Нижний гипсовый кейпер	
Нижний (углистый, буроугольный, глинистый)			
Раковинный известняк	Верхний (главный)	Верхний (тригонодусовый доломит, верхние цератитовые слои) <i>semipartitus dorsoplanus bivolutus nodosus similis</i>	
		Средний (плитчатый известняк, средние цератитовые слои) <i>enodis-laevigatus spinosus evolutus compressus</i>	
		Нижний (криноидные слои, нижние цератитовые слои) <i>pulcher-robustus atavus</i>	
	Средний (ангидритовая группа)		
	Нижний (волкнистый известняк)	Пористый известняк	
		Теребратуловая зона	
		Оолитовая зона	
	Пестрый песчаник	Верхний (рет)	Верхний рет (миофориевые слои)
			Нижний рет
		Средний	
Нижний			

ного моря. Такой характер имеют триасовые отложения ФРГ, ГДР, Польши, Испании, Северной Африки, Сардинии и Ближнего Востока. В Англии германский тип триаса претерпевает некоторые изменения: здесь исчезает раковинный известняк.

В процессе длительного изучения триасовые отложения германского бассейна подверглись детальному расчленению (Kozur, 1974a—d). В данной работе ограничимся рассмотрением лишь общей схемы их стратиграфии (табл. 1), обратив особое внимание на те подразделения, в которых встречаются амmonoидеи.

Пестрый песчаник представляет собой толщу разноцветных песчаников, алевролитов и глин общей мощностью до 1200 м. По выражению Неймайра (1904, с. 199), "однообразие составляющих его пород и бедность органическими остатками способны привести геолога в отчаяние". Лишь в верхнем пестром песчанике, иначе называемом рётом, среди красных глин появляются прослои доломитов и известняков с морской фауной. В нижнем рёте известны двусторонки *Costatoria costata* и аммониты *Beneckeia tenuis* (Seebach), в верхнем рёте (миофориевые слои) — *Myophoria vulgaris*, *Beneckeia buchi* (Alberti), *B. wogauana* (Meyer).

Раковинный известняк сложен серыми известняками и доломитами мощностью 300 м. Он делится на нижний (волнистый известняк), средний (ангидритовая группа) и верхний (главный) раковинный известняк.

Волнистый известняк состоит из тонкослоистых глинистых известняков с неровной поверхностью (100 м). Он включает оолитовую зону с *Beneckia buchi* (Alberti), *Noetlingites strombecki* (Griepenkerl) и "*Ceratites*" *antecedens* Beyrich, теребратуловую зону с *Terebratula vulgaris* и пористый известняк с *Beyrichites cognatus* (Wagner), *Balatonites beyrichi* Frech, *B. spinosus* Picard, *Ceratites sondershusanus* Picard, *C. fritschi* Schmidt, *Judicarites schmerbitzi* (Fritsch), *J. stautei* (Fritsch), *Ptychites dux* (Giebel), *P. beyrichi* Fritsch (Claus, 1955; Morgenroth, 1972).

Ангидритовая группа сложена известняками и доломитами с включениями ангидрита и гипса (30—100 м). Она начинается слоями с *Neoschizodus orbicularis* и заканчивается верхними доломитами.

Главный раковинный известняк (40—120 м) представлен серыми глинистыми известняками с массой окаменелостей: брахиопод, гастропод, двустворок, аммоноидей и морских лилий. Аммоноидеи многочисленны в количественном отношении, но довольно бедны таксономически. Главный раковинный известняк делится на три части: нижний (криноидные, или нижние цератитовые слои), средний (плитчатый известняк, или средние цератитовые слои) и верхний (тригонодусовый доломит, или верхние цератитовые слои) (Claus, 1955; Wenger, 1957). В нем различаются до 12 цератитовых зон (Kozur, 1975). В нижнем главном раковинном известняке выделяются зоны *Progonoceratites atavus*, *P. pulcher* и *P. robustus*, в среднем — *Acanthoceratites compressus*, *A. evolutus*, *A. spinosus* и *Gymnoceratites enodis* — *G. laevigatus*, в верхнем — *Ceratites similis*, *C. nodosus*, *Discoceratites bivolutus*, *D. dorsoplanus* и *D. semipartitus*. Анализ стратиграфического распределения цератитов в нижнем главном раковинном известняке показывает целесообразность объединения зон *pulcher* и *robustus* (Ulrichs, Mundlos, 1980).

Кейпер состоит из пестрых глин и песчаников с остатками наземных растений и позвоночных. Изредка встречаются прослои с морской фауной. Обычно кейпер расчленяют на три части. Нижний, или углистый (буроугольный, глинистый), кейпер (50 м) сложен доломитами с бедной морской фауной, а также песчаниками и глинами с растительными остатками. В его кровле залегает пограничный доломит с очень редкими аммоноидеями. За все время изучения триасовых отложений Тюрингии в этом горизонте было найдено только четыре цератита. Они относятся к *Allocceratites schmidi* и *Neoclypites? peregrinus* (Müller, 1969, 1970, 1973). Средний, или гипсовый (пестрый), кейпер сложен, главным образом, пестроцветными песчаниками и глинами с прослоями гипса и ангидрита. Он включает нижний гипсовый кейпер, тростниковый песчаник, верхний гипсовый кейпер и мергельный кейпер. В восточной части германского бассейна в верхах мергельного кейпера появляются доломиты и известняки с норийскими фораминиферами (Kozur, 1975). Верхний, или рэтский, кейпер сложен песчаниками и глинами (50 м), которые содержат либо растительные остатки, либо раковины морских моллюсков (слои с *Rhaetavicula contorta*).

ТРИАСОВЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ ОТКРЫТОГО МОРЯ

Легко заметить, что в основе стратиграфии триасовых отложений германского типа лежит литологический принцип расчленения, в значительной мере обусловленный палеонтологической бедностью пестрого песчаника и кейпера. Среди аммоноидей раковинного известняка господствуют эндемичные формы, которые нельзя использовать для широких корреляций. Естественно, что схема расчленения триасовых отложений германского типа не могла служить в качестве универсального эталона. Первые же попытки ее применения за пределами Центральной Европы, предпринимавшиеся в середине прошлого века, встретили такие

Отдел	Серия	Ярус	Подъярус	Зона
Верхний	Баварская	Рэтский		<i>Avicula contorta</i>
		Ювацкий	Севатский	<i>Sirenites argonautae</i>
			Алаунский	<i>Pinacoceras metternichi</i>
			Лацийский	<i>Cyrtopleurites bicrenatus</i>
				<i>Cladiscites ruber</i>
			<i>Sagenites giebelsi</i>	
	Тирольская	Карнийский	Тувальский	<i>Tropites subbullatus</i>
			Юлийский	<i>Trachyceras aonoides</i>
			Кордевольский	<i>Trachyceras aon</i>
		Норийский	Лонгобардский	<i>Protrachyceras archelaus</i>
Фассанский			<i>Dinarites avisianus</i>	
			<i>Protrachyceras curionii</i>	
Нижний	Динарская	Анизийский	Боснийский	<i>Ceratites trinodosus</i>
			Балатонский	<i>Ceratites binodosus</i>
		Гидаспский		<i>Stephanites superbus</i>
	Скифская	Якутский		<i>Flemingites flemingianus</i>
				<i>Flemingites radiatus</i>
				<i>Ceratites normalis</i>
		Брахманский	Гандарский	<i>Proptychites trilobatus</i>
				<i>Proptychites lawrencianus</i>
				<i>Gyronites frequens</i>
			Гангетский	<i>Otoceras woodwardi</i>

непреодолимые трудности, что вскоре были оставлены. Поэтому стратиграфия морского триаса стала разрабатываться независимо.

Первая схема детального расчленения морских триасовых отложений была опубликована в конце прошлого века. Ее составили крупнейшие палеонтологи того времени — венские ученые Мойсисович, Вааген и Динер (Mojsisovics et al., 1895). Они разделили триасовую систему на 2 отдела, 4 серии, 8 ярусов, 12 подъярусов и 22 зоны (табл. 2). Из этих зон только самая верхняя (зона *Avicula contorta*) была основана на двустворках, а остальные — на аммоноидеях. Все ярусы от анизийского до ювавского с их подъярусами и зонами были выделены в Восточных Альпах. Что же касается нижележащих триасовых слоев, то они оказались здесь непригодными для зонального расчленения. В Северных Альпах, около Верфена, они представлены кварцитами, песчаниками, глинистыми сланцами, известняками и мергелями мощностью до 230 м (Tichy, Schramm, 1979). Лаппаран (Lapparent, 1900) выделил эти отложения в верфенский ярус. Рихтгофен (Richtofen, 1860) предложил разделить их на сейские и кампильские слои. Нижние из них охарактеризованы двустворками, а верхние — редкими аммоноидеями зоны *Tirolites cassianus*. Сейские и кампильские слои в ранге ярусов довольно широко используются современными альпийскими геологами. Несмотря на отдельные попытки сохранить их в качестве международных стратоэталонных со ссылками на исторический приоритет (Ефимова, Кургалимова, 1978), следует

признать, что сейские и кампильские слои Восточных Альп практически не годятся для этой роли в силу своей палеонтологической бедности (особенно аммоноидеями). Учитывая это, Динер и Вааген (Mojsisovics et al., 1895) предложили зональную схему нижнего триаса, основанную на разрезах Гималаев и Соляного кряжа, которые содержат наиболее полную последовательность раннетриасовых аммоноидей.

НИЖНИЙ ТРИАС

Нижнюю серию триасовой системы они назвали скифской. В качестве типовой местности ее развития Динер и Вааген, по-видимому, рассматривали район горы Большое Богдо, где еще в XVIII в. Паллас (Pallas, 1776) нашел аммоноидей, которые позже дали основание Буху (Buch, 1831) сопоставить заключающие их отложения с раковинным известняком Германии, а Мойсисовичу (Mojsisovics, 1882a,b) — с зоной *Tirolites cassianus* Восточных Альп.

Скифскую серию Динер и Вааген разделили на два яруса: брахманский и якутский. Брахманский ярус в свою очередь был расчленен на два подъяруса: гангетский и гандарский.

Типовой областью гангета они выбрали Центральные Гималаи, где в 1879 г. Грисбах впервые обнаружил в скале Шалшал, около перевала Нити (Паинкханда), выше пермских продуктусовых сланцев (сланцев Кулинг) слои со своеобразными аммоноидеями. Он отнес этих аммоноидей к новым родам *Otoceras* и *Ophiceras*, а заключающие их отложения назвал отоцеровыми слоями (Griesbach, 1880). В 1892 г. экспедиция под руководством Миддлмисса и Грисбаха открыла еще ряд местонахождений с отоцеровой фауной в Спити и Паинкханде. Ее сборы были обработаны Динером, принимавшим непосредственное участие в полевых исследованиях экспедиции (Diener, 1895, 1897). Динер считал, что по своему фаунистическому содержанию отоцеровые слои представляют единую зону, которую сначала он называл зоной *Otoceras woodwardi* (Mojsisovics et al., 1895; Diener, 1897), а позже предпочитал называть по наиболее характерным ее представителям зоной *Otoceras woodwardi* и *Ophiceras sakuntala* (Krafft, Diener, 1909; Diener, 1912a). В наши дни эта точка зрения получила поддержку Каммела (Kummel, 1970a, 1972, 1973a), который провел ревизию гималайских цератитов из отоцеровых слоев. Базальную часть триасовой системы он предложил называть зоной *Otoceras—Ophiceras*.

Иного мнения на этот счет придерживались другие исследователи гималайского триаса. Так, Краффт и Нётлинг в 1901—1902 гг. разделили отоцеровые слои на две зоны: *Otoceras woodwardi* и *Ophiceras sakuntala* (Frech, 1902). Позже в отоцеровых слоях Паинкханды Нётлинг различал уже три зоны: *Otoceras woodwardi*, *Episagoceras dalailamae* и *Ophiceras tibeticum* (Frech, 1903—1908; Noetling, 1904a). Этот взгляд на возможность зонального расчленения отоцеровых слоев Гималаев подвергся критике со стороны Динера (Diener, 1905, 1912a; Krafft, Diener, 1909), который считал такое разделение искусственным и рассматривал зоны Нётлинга как подразделения только локального значения, не имеющие ничего общего с настоящими зонами Оппеля и Неймайра в юре.

За основу зонального расчленения вышележащих отложений скифской и низов динарской серий Динер и Вааген взяли последовательность аммоноидей в триасовых разрезах Соляного кряжа (Пакистан). Здесь Вааген (Waagen, 1895; Mojsisovics et al., 1895) выделил выше пермского продуктусового известняка нижний цератитовый известняк (зона *Gyronites frequens*), цератитовые мергели (зоны *Proptychites lawrencianus* и *P. trilobatus*), цератитовый песчаник (зоны *Ceratites normalis*, *Flemingites radiatus*, *F. Flemingianus*) и верхний цератитовый известняк (зона *Stephanites superbus*). Нижний цератитовый известняк и цератитовые мергели Динер и Вааген включили в свой гандарский подъярус. Цератитовый песчаник

они сопоставили с оленекскими слоями Сибири и на его основе выделили якутский ярус. Верхний цератитовый известняк послужил стратотипом гидаспского яруса, названного по р. Гидаспес (Джелам) в восточной части Соляного края (табл. 3).

Иначе подошел к зональному расчленению нижнетриасовых отложений Соляного края Нётлинг, проводивший по поручению Геологической службы Индии в 1893—1900 гг. полевые исследования в этом районе. Он отнес все отложения от нижнего до верхнего цератитового известняка включительно к скифскому ярусу (Noetling, 1901a, в, 1905). В нижнем цератитовом известняке он различал зону *Celtites radiosus*, в цератитовых мергелях — зоны *Prionolobus rotundatus*, *Celtites fallax* и *Koninckites volutus*, в цератитовом песчанике — зону *Flemingites flemingianus*, а в верхнем цератитовом известняке — зону *Stephanites superbus* (см. табл. 3).

До начала 30-х годов среди специалистов прочно держалось убеждение, что известные в то время фаунистически охарактеризованные отложения Соляного края от нижнего до верхнего цератитового известняка представляют весь нижний триас, кроме его базальной зоны *Otoceras woodwardi*. Свое последнее отражение этот взгляд нашел в стратиграфической схеме Спата (Spath, 1930), в которой зона *superbus* была сопоставлена со всем верхним зотриасом.

В 1932 г. американский палеонтолог Смит (Smith, 1932) разделил нижний триас на пять зон: *Otoceras*, *Genodiscus*, *Meekoceras*, *Tirolites* и *Columbites*, а зону *Meekoceras* — на три подзоны: *Pseudosageceras multilobatum*, *Owenites* и *Anasibirites*. Верхние три зоны он выделил в триасовых отложениях Айдахо. Он правильно коррелировал верхний цератитовый известняк Соляного края с подзоной *Anasibirites* и тем самым впервые показал, что цератитовые слои Ваагена составляют только часть нижнего триаса (см. табл. 3, см. вкл.). Подзону *multilobatum* Смит сопоставил с цератитовым песчаником. Аналогов подзоны *Owenites* он не увидел в отложениях Соляного края. Эквивалентами колумбитовой зоны Смит считал субколумбитовые слои Албании и кейзерлингитовые слои Сибири.

Заметную роль в развитии стратиграфии триасовых отложений сыграл английский палеонтолог Спат (Spath, 1934, 1935). Он разделил нижний триас, или зотриас, на две части, каждая из которых включала три подразделения, названные по наиболее характерным для них родам аммоноидей. Нижний зотриас охватывал отоцеровое (*Otoceratan*), гиронитовое (*Gyronitan*) и флемингитовое (*Flemingitan*) подразделения, а верхний — овенитовое (*Owenitan*), колумбитовое (*Columbitan*) и прохунгаритовое (*Prohungaritan*). Для нижнего зотриаса Спат использовал с небольшими дополнениями схему Нётлинга. Опираясь на последовательность аммоноидей в отложениях Восточной Гренландии, он поместил между зонами *Ophiceras tibeticum* и "*Celtites*" *radiosus* офицеровые, вишнунитовые и проптихитовые слои. Офицеровые слои Спат включил в отоцеровое подразделение, а остальные присоединил к зоне *radiosus* гиронитового подразделения. Для овенитового и колумбитового подразделений Спат взял зоны и подзоны Смита, придав последним зональный ранг. Зону *Pseudosageceras* в отличие от Смита он поставил выше цератитового песчаника (зона *flemingianus*). К самому верхнему прохунгаритовому подразделению Спат отнес слои с *Prohungarites middlemissi* Кашмира, оленекские слои Сибири и верхние слои с *Arctoceras* Шпицбергена. Между колумбитовым и прохунгаритовым подразделениями он поместил субколумбитовые слои Албании и Тимора (см. табл. 3).

В течение 30 лет схема Спата служила общепризнанным эталоном стратиграфии нижнетриасовых отложений. Изменения, которые вносились в нее, не затрагивали ее основ.

Л.Д. Кипарисова и Ю.Н. Попов (1956) предприняли первую после Динера и Ваагена попытку разделить нижний триас на ярусы. Нижний зотриас Спата они назвали индским ярусом, а верхний — оленекским. В качестве стратотипического района индского яруса они указали Гималаи (отоцеровая зона) и Соляной край (гиронитовая и флемингитовая зоны). При этом зона *Pseudosageceras* Спата

рассматривалась ими как эквивалент флемингитовой зоны. Верхний зотриас Спата получил название оленекского яруса со стратотипической местностью в низовьях р. Оленек. В этом ярусе они различали овенитовую и колумбитовую зоны (см. табл. 3).

Позже Кипарисова и Попов (1964) в качестве типового района инда указывали только Соляной кряж, полагая, что обнаруженные здесь слои с *Ophiceras connectens* соответствуют зоне *Otoceras* Гималаев. Они внесли в свою первоначальную схему ряд существенных изменений. Прежде всего они пересмотрели вопрос о положении границы между индским и оленекским ярусами. Сопоставив комплексы аммоноидей из зон *flemingianus* Соляного кряжа и *gracilitatis* США, они пришли к выводу об одновозрастности этих зон и почти полном соответствии флемингитовой родовой зоны низам овенитовой. В результате граница ярусов оказалась между цератитовыми мергелями и цератитовым песчаником, а инд стал синонимом брахманского яруса Динера и Ваагена. В верхах оленекского яруса Кипарисова и Попов вновь выделили родовую зону *Prohungarites*. Они, на мой взгляд, совершенно справедливо отказались от названия "якутский" Динера и Ваагена, поскольку объем оленекского яруса оказался значительно больше якутского: он включает еще гисапский ярус, а также колумбитовую и прохунгаритовую зоны.

Каммел (Kummel, 1957a) рассматривал нижний триас в объеме единого скифского яруса, состоящего из 13 видовых зон. В схеме Спата он поменял зоны *woodwardi*, *dalailamae* и *tibeticum* на единую зону *Otoceras woodwardi*, офицеровые слои — на зону *Ophiceras commune*, а зону *radiosus* на зоны *Vishnuites decipiens* и *Proptychites rosenkrantzi*, которые в качестве слоев были выделены Спатом (Spath, 1935) в Восточной Гренландии. Кроме того, Каммел объединил зоны *Pseudosagaceras* и *Owenites* Спата в одну зону *Meekoceras gracilitatis*, а всем вышележащим родовым зонам и прохунгаритовому подразделению придал ранг видовых зон (см. табл. 3). 15 лет спустя он пришел к выводу, что видовые зоны нижнего триаса имеют сугубо локальное значение и не могут использоваться как единицы международной шкалы. Каммел предложил разделить скифский ярус на четыре родовые зоны: *Otoceras—Ophiceras*, *Gyronites—Prionolobus*, *Owenites—Anasibirites* и *Subcolumbites—Prohungarites* (Kummel, 1973a).

Новый этап в истории расчленения нижнетриасовых отложений начался в середине 60-х годов. Он связан с именем канадского палеонтолога Тозера (Tozer, 1965a, 1967). Этот исследователь вскрыл слабые стороны стратиграфической схемы Спата. Они обусловлены ее пестрым, лоскутным характером, поскольку схема Спата включала зоны таких географически отдаленных районов, как Гималаи и Гренландия, Соляной кряж и запад США. Спат отнес к гиронитовому подразделению вишнуитовые и проптихитовые слои Гренландии, в которых нет гиронитид. Границу между гиронитовым и флемингитовым подразделениями он провел в верхней части цератитовых мергелей (между зонами *fallax* и *volutus*), где нет каких-либо существенных фаунистических изменений. Неясен характер взаимоотношений флемингитового и овенитового подразделений. Некоторые зоны в схеме Спата слишком мелки, чтобы их можно было использовать в качестве стандартных единиц.

Тозер предложил новую схему расчленения нижнего триаса, построенную на последовательности аммоноидей в отложениях Арктической Канады. Он выделил здесь 4 яруса и 10 зон (см. табл. 3). Свои названия ярусы получили по наименованиям рек и на островах Аксель-Хейберг (грисбахский) и Элсмир (динерский, смитский и спатский). Грисбахский ярус, в свою очередь, был расчленен на зоны *Otoceras concavum* и *O. boreale* (нижний грисбах), *Ophiceras commune* и *Proptychites strigatus* (верхний грисбах), динерский ярус — на зоны *Proptychites candidus* и *Vavilovites sverdrupi*, смитский ярус — на зоны *Euflemingites romunderi* и *Wasatchites tardus*, спатский ярус — на зоны *Kazakhstanites pilaticus* и *Keyserlingites subrobustus*. Для спатского яруса, кроме стратотипа на о-ве Элсмир, был исполь-

зован контрольный разрез на о-ве Аксель-Хейберг, в котором находится стратотип зоны *pilaticus*.

Грисбахский ярус этой схемы соответствует отоцеровым слоям Гималаев, т.е. гангетскому подъярису Динера и Ваагена, динерский ярус — гиронитовому и низам флемингитового, смитский ярус — большей части флемингитового и овени-товому, а спатский ярус — колумбитовому и прохунгаритовому подразделениям.

Позже в своей совместной работе с Силберлингом Тозер поместил между зонами *pilaticus* и *subrobustus* Арктической Канады прохунгаритовые слои Айдахо и субколумбитовые слои Невады, а зону *subrobustus* коррелировал с зоной *Neopropapoceras haugi* Невады, традиционно считавшейся анизийской (Silberling, Tozer, 1968).

Самую большую трудность в стратиграфии нижнего триаса представляет сопоставление пограничных отложений динерского и смитского ярусов. Хотя Кипарисова и Попов считали зоны *flemingianus* и *gracilitatis* одновозрастными, многих других исследователей никогда не оставляло сомнение в правильности такого решения, поскольку эти зоны сильно отличаются по своему фаунистическому составу. Последние исследования в Соляном кряже показали, что эти сомнения были не напрасными. Выяснилось, что слои с *Meekoceras gracilitatis* лежат здесь выше зоны *flemingianus*. Ввиду неясности рассматриваемой границы, Тозер (Tozer, 1974) впервые высказался в пользу объединения динерского и смитского ярусов. Позже, проанализировав развитие раннетриасовых аммоноидей, он еще больше укрепился в этом мнении, разделив нижний триас на три яруса: грисбахский, средний и спатский (Tozer, 1978). Недавно Ге (Guex, 1978) предложил для среднего яруса название "наммальский" и в качестве его стратотипа указал разрез Соляного кряжа около перевала Наммал. Тозер (Tozer, 1981b) принял это название.

Иной вариант трехчленного деления нижнего триаса разработали М.Н. Вавилов и В.Р. Лозовский (1970). Сохранив индский ярус и считая его синонимом брахманского (браминского), они разделили оленекский ярус Кипарисовой и Попова на верхоянский и оленекский. При этом верхоянский ярус оказался эквивалентом смитского, а оленекский — спатского (см. табл. 3). Следует заметить также, что название "верхоянский" уже было использовано в 1957 г. А.С. Каширцевым для одного из ярусов нижней перми Якутии (Миклухо-Маклай, 1963). Кроме того, "Стратиграфический кодекс СССР" (1977) и "Международный стратиграфический справочник" (1978) не рекомендуют при делении прежнего яруса применять первоначальное название для какой-либо его части. В какой-то мере пытаюсь спасти положение, Е.В. Мовшович (1977) предложил заменить оленекский ярус Вавилова и Лозовского устьоленекским.

Идею трехчленного деления нижнего триаса подхватил Ю.Д. Захаров. Полагая, что стандарт триасовой системы должен опираться в первую очередь на разрезы Тетиса, он разделил нижний триас на индский, уссурийский и русский ярусы (Захаров, 1973), а в качестве стратотипов своих новых ярусов предложил разрезы о-ва Русского в Южном Приморье. Обнаружив вскоре, что название "уссурийский" уже было употреблено в 1926 г. М.К. Елиашевичем для серии ниже- и средне-триасовых отложений Приморья, Захаров (1978) переименовал свой ярус с этим названием в аякский. Подобно ярусам Вавилова и Лозовского, новые ярусы Захарова представляют хроностратиграфические эквиваленты смитского и спатского ярусов Тозера (см. табл. 3).

Разновидностью варианта Вавилова и Лозовского явилась схема ярусного расчленения, опубликованная Коцуром (Kozur, 1973a—d, 1974b, 1975). Этот исследователь попытался возродить старые названия Динера и Ваагена, предложив брахманский ярус вместо индского и якутский вместо верхоянского. При этом он исключил из брахманского яруса гангет и перенес его в джультфинский ярус перми. Брахманский ярус в новом объеме он расчленил на два подъяруса: элсмирский, соответствующий верхнему грисбаху Тозера, и гандарский. Якутскому ярусу

Коцур придал новое содержание. Он включил в него не только одноименный ярус Динера и Ваагена, но еще и гидаспский ярус (см. табл. 3). Как уже отмечалось, подобная процедура не поощряется стратиграфическими кодексами.

Таким образом, в последние два десятилетия наметилась тенденция к ярусному делению нижнего триаса. Сам по себе этот процесс вполне закономерен и отражает прогресс наших знаний. Но в данном случае, как мне кажется, он принял нездоровую форму повального увлечения. Каждый автор с пристрастием ищет и, как правило, всегда находит изъяны в ярусных стратотипах предшественников и неумеренно преувеличивает достоинства предлагаемых им стратотипов. В результате этого процесса число ярусных и подъярусных названий продолжает неудержимо расти. Уже в настоящее время их список насчитывает 30 наименований. Привожу эти названия в алфавитном порядке: аякский (Захаров, 1978), баскунчакский (Мазарович, 1939), брахманский (Mojsisovics et al., 1895), верхний грисбахский (Tozer, 1967), верхоянский (Вавилов, Лозовский, 1970), верфенский (Lapparent, 1900), ветлужский (Мазарович, 1934), гангетский (Mojsisovics et al., 1895), гандарский (Mojsisovics et al., 1895), гидаспский (Mojsisovics et al., 1895), грисбахский (Tozer, 1965a), динерский (Tozer, 1965a), индский (Кипарисова, Попов, 1956), кампильский (Richthofen, 1860), малаковский (Mutch, Waterhouse, 1966), наммальский (Gueh, 1978), нижний грисбахский (Tozer, 1967), оленекский (Кипарисова, Попов, 1956), русский (Захаров, 1973), сейсский (Richthofen, 1860), скифский (Noetling, 1901a), смитский (Tozer, 1965a), спатский (Tozer, 1965a), татейский (Ichikawa, 1950), цуйский (Ichikawa, 1950), уонасийский (Ichikawa, 1950), уссурийский (Захаров, 1973), устьоленекский (Мовшович, 1977), элсмирский (Kozur, 1973a), якутский (Mojsisovics et al., 1895). Баскунчакский, верфенский, ветлужский, кампильский, сейсский, скифский и татейский ярусы практически не содержат аммоноидей, что исключает возможность их зонального деления и корреляции. Малаковский, уонасийский и цуйский ярусы по своему объему соответствуют видовым зонам. Остальные ярусы и подъярусы в большинстве своем представляют синонимы и стратиграфические эквиваленты нескольких ранее выделенных подразделений.

Выход из создавшегося положения я вижу не в дальнейших поисках идеальных стратотипов (вероятно, это недостижимая цель) и не в бесконечном умножении числа новых ярусных названий, а в разумном следовании принципу исторического приоритета. В данном случае это означает, что в основу зонального и ярусного деления нижнего триаса следует положить схему, разработанную Динером и Ваагеном в конце прошлого века на разрезах Гималаев и Соляного кряжа.

По этой схеме триасовая система начинается отоцеровыми слоями. В свое время вопрос о их стратиграфическом положении вызвал горячие споры. Грисбах, открывший эти слои, отнес их вначале к самым низам триаса (Griesbach, 1880). Однако позже он отказался от этого мнения и стал рассматривать отоцеровые слои как переходные отложения от перми к триасу (Griesbach, 1891). Поводом к такому заключению послужило открытие академиком Абигом (Abich, 1878) в пермских отложениях Закавказья аммоноидей, близких к гималайским представителям рода *Otoceras*. Аналогичную позицию в данном вопросе занял сначала и Вааген (Waagen, 1891), который, признавая переходный характер отоцеровых слоев Гималаев, все же был склонен относить их к верхам перми.

Другого мнения придерживался Мойсисович (Mojsisovics, 1892a). В соответствии с первоначальной точкой зрения Грисбаха он сразу признал триасовый возраст гималайских видов рода *Otoceras*, поскольку они по своей морфологии занимают более высокий эволюционный уровень, чем закавказские аммоноидеи. Это заключение встретило активную поддержку со стороны Динера (Diener, 1897), который показал, что у гималайских видов рода *Otoceras* более сложная лопастная линия с отчетливо дифференцированными приумбональными элементами. К тому же в отличие от закавказских форм им сопутствуют, кроме редкого рода *Episagoceras*, аммоноидеи мезозойского типа.

В начале XX в. на страницах немецких геологических журналов развернулась оживленная дискуссия о возрасте слоев с *Otoceras*. Ее начал Нётлинг (Noetling, 1900, 1901a,b, 1904a—c), которого поддержали Фрех (Frech, 1901) и Краффт (Krafft, 1901a). Ошибочно отождествив *Episageceras dalailamae* (Diener) из отоцеро-вых слоев Гималаев с *E. wupnei* (Waagen) из верхнего продуктусового известняка Соляного кряжа, эти исследователи пришли к выводу об одновозрастности указанных отложений и принадлежности слоев с *Otoceras* к пермской системе.

Против этого мнения решительно и убедительно выступил Динер (Diener, 1900a, 1901a,b, 1905, 1912a, 1913; Krafft, Diener, 1909). Ему удалось доказать справедливость первоначальной точки зрения Грисбаха на принадлежность отоцеро-вых слоев к самым низам триасовой системы на основании следующих фактов: во-первых, отоцеро-вые слои литологически тесно связаны с вышележащими "микоцеро-выми" слоями; во-вторых, представители рода *Otoceras* встречаются в комплексе с настоящими триасовыми цератитами и двустворками; в-третьих, в отоцеро-вых слоях Гималаев отсутствуют палеозойские брахиоподы, столь характерные для перми. К мнению Динера позже присоединился такой крупный специалист по стратиграфии триасовых отложений, как Спат (Spath, 1930, 1934, 1935). До последнего времени факт принадлежности отоцеро-вых слоев к триасовой системе был общепризнанным.

В наши дни некоторые исследователи пытаются ревизовать нижнюю границу триасовой системы. Так, Коцур (Kozur, 1973a—d, 1974c, 1977, 1980a,b) настойчиво предлагает отнести отоцеро-вые слои (зона woodwardi) к перми. Он мотивирует свое предложение следующими доводами. Род *Otoceras* является представителем перм-ских отоцератаей. Отоцеро-вые слои содержат те же виды конодонтов, которые характерны для дорашамского яруса перми. Офицератиды, встречающиеся в отоцеро-вых слоях, не могут более рассматриваться как исключительно триасовое семейство, поскольку Уотерхаус нашел их в перми. Целый ряд фактов не позволяет принять это предложение. Между аммонитовыми комплексами отоцеро-вых слоев и дорашамского яруса нет ничего общего. Японские исследователи в отличие от Коцура не обнаружили дорашамских конодонтов в отоцеро-вых слоях (Nakazawa et al., 1980). Это разновозрастные отложения. Вместе с представителями рода *Otoceras* в ряде разрезов встречаются кашмиритиды и офицератиды, образующие исходные группы всех триасовых аммоноидей. *Durvilleoceras*, описанный Уотерхаусом (Waterhouse, 1973) из средней перми Новой Зеландии как новый род офицератид, вероятнее всего, является представителем флемингитид из средней части нижнего триаса (Furnish et al., 1976). Повсеместно отоцеро-вые слои отделены скрытым или явным перерывом от подстилающих отложений (Tozer, 1972a). Их подошва образует поэтому отчетливый рубеж в осадконакоплении. Наконец, отоцеро-вые слои принадлежат к триасу в силу исторического приоритета.

По этим же соображениям нельзя согласиться и с другими вариантами проведения триасовой границы: в кровле офицеро-вых слоев (Newell, 1973), подошве зоны *gracilitatis* (Waterhouse, 1973, 1976a,b, 1978) или в основании дорашамского яруса (Сократов, 1982). Принять какое-либо из этих предложений значит неоправданно нарушить стабильность нижней границы триасовой системы.

Мощность отоцеро-вых-офицеро-вых слоев в Центральных Гималаях невелика и составляет всего лишь около 1 м. Повсеместно эти слои залегают на пермских продуктусовых сланцах Кулинг. Одно из лучших обнажений находится около Лиланга (Лалунга) в Спити. По данным Динера (Krafft, Diener, 1909; Diener, 1912a), отоцеро-вые—офицеро-вые слои начинаются здесь ожелезненными известняками (0,13 м) с *Otoceras woodwardi*, *Anotoceras nala*, *Ophiceras sakuntala* и *Episageceras dalailamae*. Выше они сменяются немymi песчанистыми известняками (0,5 м), а венчаются серыми известняками (0,4 м) с *Ophiceras tibeticum*, *O. demissun*, *O. sakuntala*. Недавно индийские геологи внесли в эту схему некоторые уточнения (Bhatt, Joshi, 1981). Они разделили отоцеро-вые—офицеро-вые слои Лиланга на

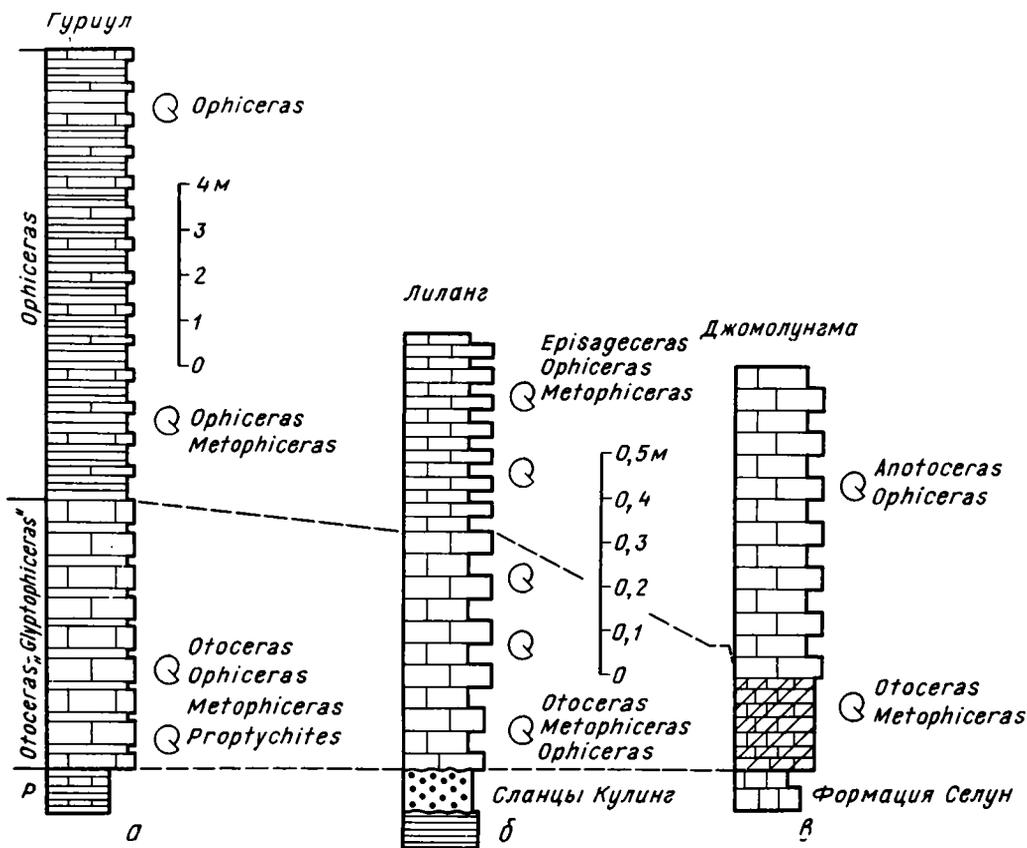


Рис. 1. Разрезы отоцеровых и офицеровых слоев гангетского яруса Гималаев: а — Гуриул (парастратотип), б — Лиланг (стратотип), в — Джомолунгма (парастратотип) (по данным Krafft, Diener, 1909; Diener, 1912; Mu et al., 1973; Nakazawa et al., 1975, 1980, Bhatt, Joshi, 1981)

плотные массивные известняки (0,54 м) и плитчатые известняки (0,44 м). В плотных известняках найдены *Otoceras woodwardi*, *Metophiceras himalayanum*, *Ophiceras* spp., а в плитчатых — *Ophiceras* spp., *M. himalayanum*, *Episageceras dalailamae*, "Meekoceras" spp. и *Flemingites* sp. (рис. 1,б). Послойные сборы показали, что *Otoceras* поднимается в этом разрезе на 0,44 м от основания. Таким образом, отоцеровые—офицеровые слои Спити естественно расчленяются на два биостратиграфических уровня: нижний — отоцеровые слои и верхний — офицеровые слои. Их отделяет от продуктусовых сланцев лимонитизированный галечниковый горизонт (0,10—0,12 м), который указывает на перерыв в осадконакоплении.

Несколько иначе выглядит разрез отоцеровых—офицеровых слоев в скале Шалшал (Паинкханда), где они включают черные известняки (0,3 м) с *Otoceras woodwardi*, *Ophiceras tibeticum* и *Episageceras dalailamae* (основной слой с *O. woodwardi*), глинистые сланцы (0,45 м) с *Episageceras dalailamae* и *Proptychites sheibleri*, черные известняки (0,15 м) с *Otoceras woodwardi* и *Ophiceras tibeticum*. В этом разрезе представители рода *Otoceras* встречаются как в нижней, так и в верхней части, что, возможно, является результатом стратиграфической конденсации.

Интересный разрез нижнетриасовых отложений описали недавно участники китайской экспедиции на северном склоне Джомолунгмы (Mu et al., 1973; Yin et al., 1974; Wang, He, 1976; 1980; Wang et al., 1979; Yang, Li, 1980). Выше пермских известняков формации Селун здесь обнажаются доломитизированные известняки (0,2—0,7 м) с *Otoceras latilobatum*, *Metophiceras* cf. *lissarense* и тонкослоистые

известняки (0,7 м) с *Anotoceras nala*, *Ophiceras demissum*, *O. serpentinum*, *O. sakuntala* (рис. 1, в). В этом разрезе слон с *Otoceras* и *Ophiceras* стратиграфически четко разделены, что позволило выделить зоны *Otoceras latilobatum* и *Ophiceras sakuntala*.

Более мощные, чем в Центральных Гималаях и Джомолунгме, нижние горизонты триаса обнажаются в Кашмире. В 1969—1973 гг. их всесторонним изучением занималась группа японских палеонтологов, которые детально описали разрез пограничных отложений палеозоя и мезозоя юго-восточнее Сринагара, в ущелье Гуриул (Nakazawa et al., 1970, 1975, 1980; Bando, 1981). Низы триаса представлены здесь толщей чередующихся глинистых сланцев и известняков мощностью 16 м. Эта толща расчленяется на две пачки (рис. 1, а). Нижняя из них (6 м) содержит *Otoceras woodwardi*, *Ophiceras sakuntala*, *Metophiceras himalayanum*, *Proptychites* sp. Она выделяется как зона *Otoceras*—“*Glyptophiceras*” (= *Metophiceras*). В верхней пачке (10 м) встречены *Ophiceras tibeticum*, *O. serpentinum*, *O. demissum*, *Metophiceras subdemissum*. Она относится к зоне *Ophiceras*. Японские исследователи сочли возможным разделить эту зону на две подзоны: *O. tibeticum* и *Ophiceras* sp.

Из приведенного обзора видно, что отоцеровые слои Гималаев, которые Динер в свое время считал единой зоной *woodwardi* или *woodwardi*—*sakuntala*, в действительности повсюду (за исключением скалы Шалшал) отчетливо делятся на две зоны: *Otoceras woodwardi* и *Ophiceras tibeticum*. В этом отношении правыми оказались Нётлинг и его сторонники.

Как уже указывалось, Динер и Вааген выделили отоцеровые слои (включая и офицеровые слои) Центральных Гималаев в гангетский подъярус. Учитывая большое эволюционное и стратиграфическое значение начального этапа в истории триасовых аммоноидей, предлагается повысить в ранге гангет до полного яруса. В качестве его стратотипа можно рассматривать описанный выше разрез в Лиланге, а в качестве парастратотипов — разрезы горы Джомолунгма и ущелья Гуриул. Гангет включает две зоны: *Otoceras woodwardi* и *Ophiceras tibeticum*. Их стратотипы тоже находятся в Лиланге. Следует заметить, что в фаунистическом комплексе зоны *woodwardi* *Otoceras* может встречаться вместе с родом *Ophiceras*. В зону *tibeticum* представители рода *Otoceras* не поднимаются. В качестве эквивалентов гангета следует рассматривать грисбахский ярус Тозера, гангетский и элсмирский подъярусы Коцура.

Стратотипическим районом вышележащих подразделений нижнего триаса Динер и Вааген, как известно, выбрали Соляной кряж в Пакистане. Вааген (Waagen, 1895) различал здесь выше продуктусового известняка цератитовые слои, известняки с двустворками и доломитовую группу. Цератитовые слои он расчленил на нижний цератитовый известняк, цератитовые мергели и цератитовый песчаник, который включал нижние песчаниковые слои, стахелловые слои и слои с *Flemingites flemingianus*. Известняки с двустворками Вааген делил на верхний цератитовый известняк и слои с двустворками, а доломитовую группу — на доломитовые слои и самый верхний известняк (табл. 4). В коллективной работе (Mojsisovics et al., 1895) Динер и Вааген присвоили подразделениям цератитовых слоев и верхнему цератитовому известняку ярусные и зональные названия. Нижний цератитовый известняк (зона *Gygonites frequens*) и цератитовые мергели (зоны *Proptychites lawrencianus* и *P. trilobatus*) они отнесли к гандарскому подъярису брахманского яруса, цератитовый песчаник (зоны *Ceratites normalis*, *Flemingites radiatus* и *F. flemingianus*) — к якутскому, а верхний цератитовый известняк (зона *Stephanites superbus*) — к гидаспскому ярису. Нётлинг (Noetling, 1901b, 1905) эту часть триасового разреза Соляного кряжа включил в скифский ярус и предложил для нее свое зональное деление.

Серьезное уточнение в стратиграфию нижнетриасовых отложений Соляного кряжа внес Шиндевольф. Посетив в 1952 г. этот район с целью изучения фаунистического комплекса

Таблица 4

Расчленение нижнетриасовых отложений Соляного кряжа

Waagen, 1895		Mojsisovics et al., 1895		Noetling, 1901 b, 1905		Kummel, Teichert, 1966, 1970		Guex, 1978		Принятое здесь			
Доломитовая группа	Самый верхний известняк					Пачка Нармья	Слат	Средний	pakistanum	Слат	Tozericeras pakistanum		
	Доломитовые слои							Нижний	Tirolites – Columbites		Tirolites – Columbites		
Известняки с двустворками	Слои с двустворками	Гидаспский	superbus		superbus	Формация Миянвали	Слат				Anasibirites pluriformis		
	Верхний цератитовый известняк											gracilitatis	Meekoceras gracilitatis
Цератитовые слои	Цератитовый песчаник	Якутский	flemingianus	Скифский	flemingianus	Пачка Миттивали	Намнал	Смит	flemingianus	Намнал	Джелам	Flemingites flemingianus	
			Слои с F. flemingianus										
			Стахелловые слои		radiatus								
	Цератитовые мергели	Гандарский	trilobatus		volutus				Динер		rotundatus – volutus	rotundatus – volutus	Koninckites volutus
			lawrencianus		fallax								"Geltites" fallax
			frequens		rotundatus								Prionolobus rotundatus
Нижний цератитовый известняк			radiosus			frequens	frequens	Gyronites frequens					
Верхний продуктусовый известняк					Пачка Катхвай	Грисбах	Верхний	connectens	Гангет	Ophiceras connectens			
						Формация Чидру							

ческих изменений на рубеже перми и триаса, он привел послыное описание пограничных отложений около Чидру (Schindewolf, 1954a). Одним из результатов его исследований было открытие в Соляном кряже представителей рода *Ophiceras* в слоях, лежащих под нижним цератитовым известняком и прежде относившихся к продуктусовому известняку. Эта находка позволяет коррелировать нижние горизонты триасовых отложений Соляного кряжа с офицеровыми слоями Гималаев.

Следующий важный этап в изучении пограничных отложений перми и триаса Пакистана связан с именами американских исследователей Каммела и Тейхерта (Kummel, 1966b, 1970a; Kummel, Teichert, 1966, 1970). В 1961—1964 гг. они посетили Соляной кряж, а также соседние хребты Сургхар и Хисор. На этой территории Каммел и Тейхерт детально описали 13 разрезов. Прежде всего в соответствии с требованиями современной стратиграфической номенклатуры они присвоили прежним литологическим подразделениям Ваагена географические названия. Верхний продуктусовый известняк они назвали формацией Чидру, а триасовые отложения от нижнего цератитового до самого верхнего известняка объединили в формацию Миянвали, включив в нее также верхи продуктусового известняка с *Ophiceras connectens* (см. табл. 4). Верхнепермская формация Чидру начинается сланцами (до 14 м) с брахиоподами и остракодами. Сланцы перекрываются толщей чередующихся песчаников и известняков мощностью до 100 м. Отсюда известны многочисленные брахиоподы, а также редкие аммоноидеи *Stacheoceras*, *Cyclolobus*, *Eumedlicottia*, *Episageceras*, *Xenodiscus*. Заканчивается формация Чидру белыми песчаниками мощностью до 5 м. В них местами встречаются брахиоподы, мшанки, двустворки, членики морских линий и конодонты.

Нижнетриасовая формация Миянвали наиболее полно развита в хр. Сургхар и западной части Соляного кряжа, где она достигает мощности в 200 м. Эта формация делится на три пачки (рис. 2). Ее основание образует пачка Катхвай (1,8—5,3 м), которая состоит из доломитов в нижней части и известняков в верхней. В самых низах ее обнаружены пермские брахиоподы. По всей пачке распространены двустворки, членики морских лилий, иглы морских ежей и конодонты. Из аммоноидей в доломитах и известняках встречаются редкие *Ophiceras connectens*. В доломитах типового разреза пачки к юго-востоку от Катхвая (Соляной кряж) в нижнем слое мощностью 0,9 м обнаружен *Metophiceras* sp., близкий к *M. himalaeanum* (Kummel, 1970a).

Следующая пачка Миттивали включает отложения, которые Вааген различал как нижний цератитовый известняк, цератитовые мергели, цератитовый песчаник и верхний цератитовый известняк. Ее типовая местность находится около Чидру в Соляном кряже, где мощность пачки достигает 88 м. Ее максимальная мощность 163 м отмечается в хр. Сургхар.

Самое нижнее подразделение пачки (нижний цератитовый известняк) представляет собой ракушечник (2—8 м), состоящий из обломков аммоноидей, более редких двустворок и гастропод. С этого уровня известны *Pseudosageceras*, *Gyronites*, *Prionolobus*, *Proptychites*, *Koninckites*, *Bernhardites*, *Clypeoceras*.

Вышележащая толща пачки Миттивали может быть разделена на цератитовые мергели, цератитовый песчаник и верхний цератитовый известняк только в центральной части Соляного кряжа. К западу от ущелья Наммал она представляет собой однообразные глинистые сланцы с тонкими прослоями песчаников и известняков. Цератитовые мергели — это аргиллиты (до 40 м) с линзовидными прослоями глинистых известняков, в которых собраны многочисленные аммониты (*Gyronites*, *Prionolobus*, *Koninckites*, *Kymatites*, *Paranorites*, *Collignonites*, *Xenodiscoides*, *Xenoceltites*, *Paraspidites*, *Clypites*, *Proptychites*).

Цератитовые мергели сменяются цератитовым песчаником. Это слоистые или массивные песчаники (15—30 м), примечательные крупными (до 65 см) раковинами флемингитов и беллерофонтидами рода *Stachella*. Вааген (Waagen, 1895) в свое время выделял стахелловые слои в средней части цератитового песчаника

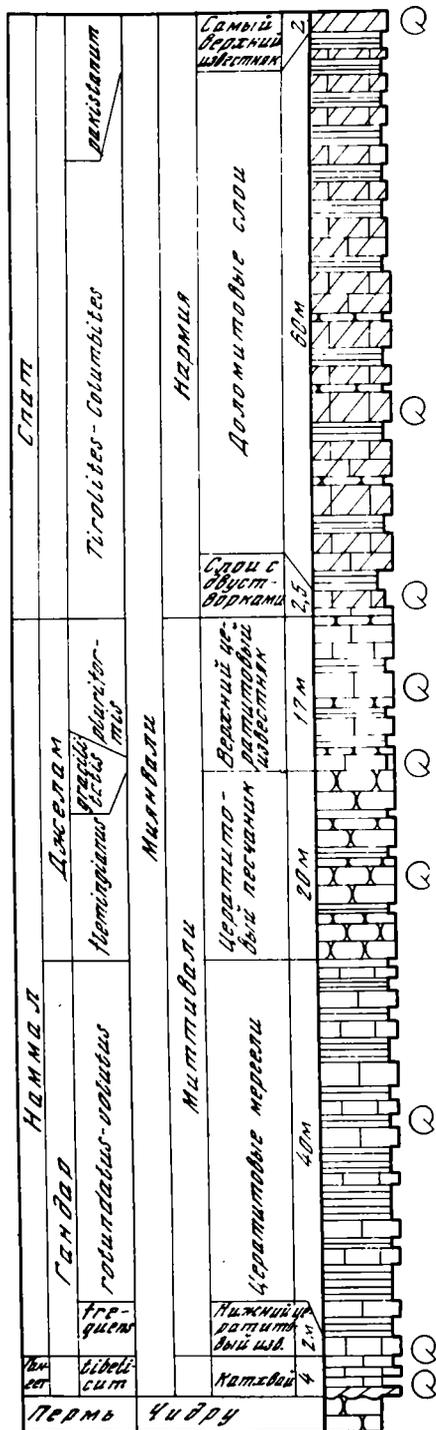


Рис. 2. Разрез нижнетриасовых отложений (стратотип наммального яруса) в ущелье Наммал (по данным Kummel, 1966b; Kummel, Teichert, 1970; Guex, 1978)

и на этом основании делил его на три части. Из нижней части он описал представителей Pseudoceltites, Kumatites, Paronorites, Gyrophicerias, Preflorianites, Xenodiscoides, Koninckites, из стахелловых слоев — Flemingites, Clypeoceras, Paraspidites, Eoptychites, Koninckites, Paronorites, Parakumatites, Parastephanites, Pseudoceltites, Xenodiscoides, Preflorianites, Pseudohedenstroemia (Waagen, 1895; Kummel, Steele, 1962). Каммел (Kummel, 1966b) нашел только один разрез около Чидру, где стахеллы занимают срединное положение. В остальных обнажениях цератитового песчаника они не обнаружены и вряд ли могут иметь стратиграфическое значение. Здесь преобладают аммоноидеи.

Цератитовый песчаник переходит в верхний цератитовый известняк (17—50 м). Это подразделение примерно наполовину состоит из известняков, а остальная его часть представлена аргиллитами и песчаниками. В нем встречаются многочисленные аммоноидеи плохой сохранности Anasibirites, Stephanites, Prionites, Hemiprionites и др. (Kummel, 1966b).

К отложениям пачки Митттивали приурочена основная часть аммоноидей (134 вида из 138), описанных в конце прошлого века Ваагеном (Waagen, 1895). В последние годы их ревизией занимался Каммел (Kummel, 1966), который ознакомился с типовыми материалами Ваагена и собрал дополнительно большую коллекцию аммоноидей в Соляном кряже. Он пришел к выводу, что зоны, различавшиеся Нётлингом и принятые многими последующими исследователями, не отражают действительного вертикального распределения родов и видов. К сожалению, тяжелая болезнь и преждевременная смерть в 1980 г. помешали Каммелу довести до конца начатую работу.

Верхняя пачка Нармия охватывает ту часть разреза, в которой Вааген выделял слои с двустворками, доломитовые слои и самый верхний известняк. Типовая местность ее находится в хр. Сургхар, около Нармии, где мощность пачки достигает 47 м. Базальные слои пачки Нармия мощностью до 3 м образуют известняки, местами ракушечники, с плохо сохранившимися брахиоподами, двустворками, гастроподами, наутилоидеями и аммоноидеями. Выше следуют сланцы и доломитизированные известняки с прослоями песчаников (30—60 м). Отсюда Каммел

описал *Pseudosageceras*, *Subvishnuites*, *Xenoceltites*, *Procarnites*, *Isculitoides*, *Anakashmirites*, *Svalbardiceras*, *Dagnoceras*, *Stacheites*, *Nordophiceras*, *Arctomeekoceras*, *Tirolites*, *Prohungarites* (Kummel, 1966b). Основная часть этого комплекса была найдена в нижней трети сланцевоизвестняковой толщи около Нармии и Ланды (хр. Сургхар). Дополнительные сборы были сделаны в Чидру и ущелье Наммал (Соляной кряж). Пачку Нармия венчают в хр. Сургхар пизолитовые известняки (1,5—2,3 м) с брахиоподами и иглами морских ежей, а в Соляном кряже — массивные доломиты (0,8—3 м). Возможно, с этого уровня происходит описанный Ваагеном *Pseudharoceras spiniger*. Но поскольку его точное положение в разрезе не известно, а голотип утрачен, Спат (Spath, 1951) признал этот вид сомнительным и предложил его отвергнуть.

Таким образом, заслуга Каммела состоит прежде всего в том, что он значительно расширил палеонтологическую характеристику пачки Нармия и показал, что формация Миянвали практически включает весь нижний триас, кроме его базальной зоны. Пачка Нармия перекрывается сланцами и песчаниками формации Тредан (вероятно, среднего триаса) с растительными остатками.

Существенные уточнения в зональную стратиграфию нижнетриасовых отложений Соляного кряжа внес недавно швейцарский геолог Ге (Guex, 1978). Он выделил открытые Шиндевольфом в Чидру слои с *Ophiceras connectens* в зону *connectens*, которая охватывает пачку Катхвай и базальную часть нижнего цератитового известняка с *Metophiceras* и *Ophiceras*. Остальную часть нижнего цератитового известняка с *Gyronites frequens*, *Metophiceras* и *Proptychites* он рассматривает как зону *frequens*. Для цератитовых мергелей и цератитового песчаника Ге сохранил зональное расчленение Динера и Ваагена. Верхний цератитовый известняк он разделил по комплексам аммоноидей на две части. Нижнюю часть с *Meekoceras gracilitatis*, *Pseudosageceras*, *Pseudoceltites*, *Parakymatites* и *Arctoceras* Ге отнес к зоне *gracilitatis*, а верхнюю часть с *Anasibirites pluriformis*, *Meekoceras*, *Pseudoceltites*, *Xenoceltites*, *Wasatchites*, *Hemiprionites*, "*Nordophiceras*", *Juvenites*, *Kazakhstanites*, *Stephanites* выделил в зону *pluriformis*. Эти данные показывают, что комплексы зон *flemingianus* и *gracilitatis*, которые обычно считаются одно-возрастными, в действительности занимают разное стратиграфическое положение. Вышележащие слои с двустворками и доломитовые слои пачки Нармия Ге рассматривает как промежуточные отложения с *Tirolites*, *Columbites*, *Paranoritoides*, *Pseudosageceras* (зона *Tirolites—Columbites*). Наконец, самый верхний известняк с *Tozericeras pakistanum*, *Prohungarites*, *Epiceltitoides*, *Pseudosageceras*, *Palaeophyllites* и *Xenoceltites*? он выделил в зону *pakistanum* и сопоставил ее с субколумбитовыми слоями Невады. Интервал от зоны *frequens* (нижний цератитовый известняк) до зоны *pluriformis* (верхний цератитовый известняк) включительно Ге выделил в новый наммальский ярус, названный по ущелью Наммал в западной части Соляного кряжа. Этот ярус по своему объему отвечает динерскому и смитскому ярусам Тозера, которые предлагается рассматривать как подъярусы наммала. Зону *connectens* Ге отнес к верхнему грисбаху, а зоны *Tirolites—Columbites* и *pakistanum* — к спатскому ярусу.

Таким образом, Соляной кряж включает наиболее полные в Тетической области фаунистически охарактеризованные разрезы нижнего триаса. Вполне естественно, что выдающиеся венские палеонтологи в конце прошлого века именно их использовали для разработки международного стандарта. Позже открытые здесь офицеровые слои позволили перекинуть мост между разрезами Соляного кряжа и Гималаев. Нижняя зона *Ophiceras connectens* легко коррелируется с зоной *tibeticum* Гималаев, поскольку обе они содержат представителей рода *Ophiceras* и залегают непосредственно под слоями с *Gyronites* и *Prionolobus*. Следовательно, зона *connectens* представляет верхнюю часть гангета.

Нижний цератитовый известняк, цератитовые мергели, цератитовый песчаник и верхний цератитовый известняк Соляного кряжа образуют наммальский ярус.

Таблица 5

Соотношение ярусных подразделений южного триаса

Брахманский		Якутский	Гидас-пский	Mojisovics et al., 1895	
Гангет	Гандар			1956	Кипарисова, Попов
Индский			Оленекский	1964	
Индский			Оленекский		
Грисбах	Средний (нампал)		Спат		Tozer, 1965 a, 1978, 1981 b
Нижний	Динер		Смит		
Индский (браминский)			Верхоянский		Вавилов, Лозовский, 1970
Индский			Алякский (Уссурийский)		Захаров, 1973, 1978
Брахманский		Якутский	Оленекский		
Джюльфинский					Козур, 1973 a, 1974 c, 1975
Гагет	Гандар				
Элсмир					
Грисбахский		Наммальский	Спатский		Guex, 1978
Верхний	Динер	Смит			
Гангетский		Наммальский	Спатский		
		Гандар	Джелам		Принятое здесь
					Prohungarites mckelvei
					Columbites parisianus
					Tirolites harti
					Anasibirites pluriformis
					Meekoceras gracilitatis
					Flemingites flemingianus
					Koninckites volutus
					"Celtites" fallax
					Prionolobus rotundatus
					Gyronites frequens
					Ophiceras tibeticum
					Otoceras woodwardi

Стратотип его находится в ущелье Наммал, где мощность яруса составляет около 80 м. По своему объему он соответствует пачке Миттивали.

Наммал можно разделить на два подъяруса, граница между которыми проходит в основании цератитового песчаника.

Нижний подъярус охватывает нижний цератитовый известняк и цератитовые мергели. В свое время Динер и Вааген назвали его гандарским (по-видимому, от древней области Гандхара или Гандара на северо-западе Пакистана и племени гандхари). Поскольку это название имеет приоритет, то его и следует сохранить для данного подразделения. Полным эквивалентом этого подъяруса является динерский ярус Тозера. В гандаре отчетливо выделяется нижняя зона *Gyronites frequens*, в которой появляются *Pseudosagceras*, *Gyronites*, *Koninckites*, *Prionolobus*, *Pseudoceltites*, *Clypeoceras*. В цератитовых мергелях Динер и Вааген различали зоны *Proptychites lawrencianus* и *P. trilobatus*, а Нётлинг — зоны *Prionolobus rotundatus*, *Celtites fallax* и *Koninckites volutus*. Эта часть разреза требует тщательной ревизии, которую начал и не успел завершить Каммел. Временно я сохраняю зональное деление Нётлинга.

Верхний подъярус включает цератитовый песчаник и верхний цератитовый известняк. Эти литологические единицы Динер и Вааген положили в основу якутского и гидаского ярусов. Указанные исследователи выделяли здесь четыре зоны, а Нётлинг — только две. По последним данным, в этом подъярусе намечаются три зоны (Gueh, 1978): *Flemingites flemingianus* (цератитовый песчаник), *Meekoceras gracilitatis* и *Anasibirites pluriformis* (верхний цератитовый известняк). Важно отметить, что в Соляном кряже впервые удалось наблюдать взаимоотношение зон *flemingianus* и *gracilitatis*, которые почти всеми авторами, начиная с Кипарисовой и Попова (1964), рассматривались как одновозрастные. Вероятно, аналоги зоны *flemingianus* в большинстве стран мира отсутствуют. Поэтому смитский, верхоянский и аякский (уссурийский) ярусы, основанные на разрезах о-ва Элсмир, Верхоянья и о-ва Русского, представляют собой эквиваленты одного гидаского яруса (табл. 5). Среди ранее предложенных ярусовых и подъярусных названий я не нашел таких, которые бы соответствовали полностью верхнему подъярусу наммала. Ему отвечает, пожалуй, лишь один якутский ярус Коцура (Kozur, 1973a). Однако немецкий автор произвольно изменил первоначальный смысл этого названия, которое Динер и Вааген использовали только для цератитового песчаника (зона *flemingianus* Нётлинга). Поэтому его нельзя считать подходящим. Я предложил назвать верхний подъярус наммала джеламским (сокращенно джелам) по р. Джелам (Jhelum) в Пакистане (Шевырев, 1984). Стратотип подъяруса расположен в ущелье Наммал. Его описание можно найти в работах Каммела и Тейхерта (Kummel, 1966b; Kummel, Teichert, 1970), а также в статье Ге (Gueh, 1978).

Пачка Нармия, венчающая разрез нижнетриасовых отложений Соляного кряжа, коррелируется со спатским ярусом. В ней выделяются два небольших комплекса аммоноидей, характеризующих зоны *Tirolites*—*Columbites* и *Tozericeras pakistanum*. По богатству своего палеонтологического содержания эта пачка уступает разрезам одновозрастных отложений во многих других частях света и вряд ли может быть использована в качестве стратоталона верхнего яруса нижнего триаса. Но зато она дает ясное представление о взаимоотношении наммала и спата в едином разрезе.

Стратотип спатского яруса находится в Арктической Канаде, на берегу р. Спат (о-в Элсмир). Он образован чередованием сланцев, алевролитов и песчаников, входящих в нижнюю сланцевую пачку формации Блаа-Маунтин (рис. 3,а). Здесь выделяется только одна верхняя зона этого яруса — зона *Keyserlingites subrobustus*. Она представлена аммоноидеями *K. subrobustus* (Mojsisovics), *Olenikites*, *Popovites*, *Zenoites*, *Svalbardiceras* и двустворками *Posidonia aranea*, которые найдены в 75 м выше основания пачки (Tozer, 1965a, 1967). В 60 м выше слоев с указанной фауной обнаружены *Grambergia*, *Lenotropites*, *Gymnites* и *Leiophyllites*, характерные для самых низов анизия (зона *Lenotropites saurus*). Таким образом, в стратотипе

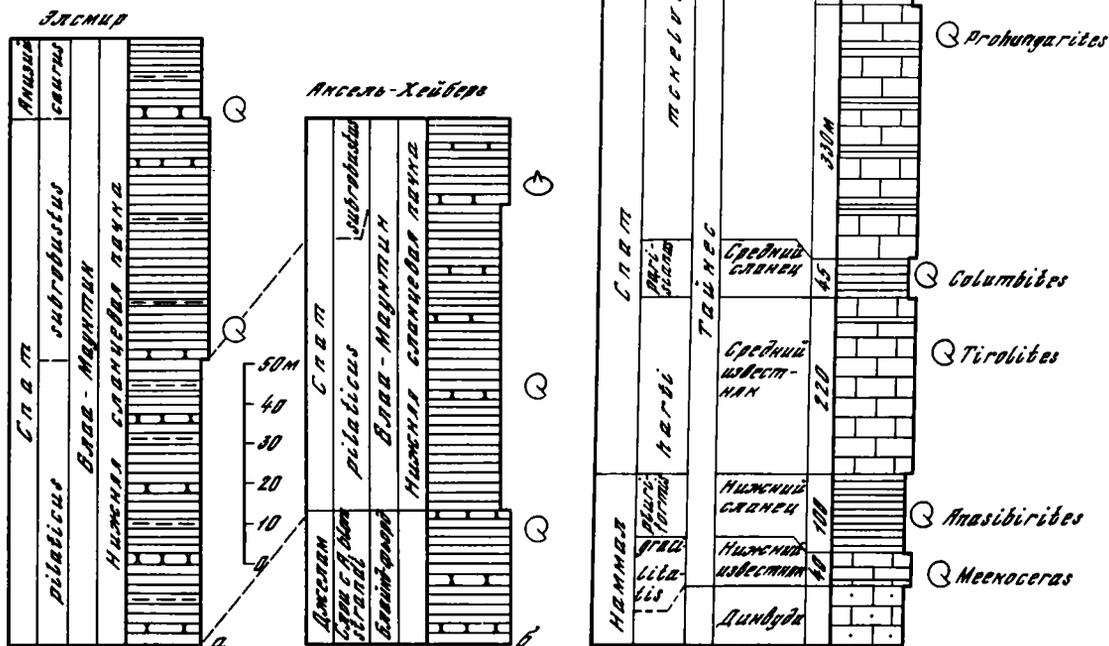


Рис. 3. Разрезы спатского яруса Арктической Канады
 а — стратотип на о-ве Элсмир, б — парастратотип на о-ве Аксель-Хейберг (по данным Tozer, 1967)

Рис. 4. Обобщенный разрез спатского яруса около оз. Бэр в Айдахо (по данным Kummel, 1954, 1969)

спата можно наметить верхнюю границу этого яруса и нельзя определить положение его нижней границы. Помочь в этом, по замыслу Тозера, призван парастратотип спата на о-ве Аксель-Хейберг (рис. 3, б). Здесь в 27 м от основания нижней сланцевой пачки формации Блаа-Маунтин и в 33 м выше слоев с *Arctoceras blomstrandii* (джелам) найдены *Kazakhstanites pilaticus* (Tozer) и *Columbites* sp. (Tozer 1965, 1967), определяющие нижнюю зону спата — зону *pilaticus*, отсутствующую в стратотипе. Верхняя зона *subglobustus* представлена здесь слоями с *P. aganea*, которые считаются ее эквивалентом. Одним из недостатков канадских разрезов спата, кроме их трудной доступности, является чрезвычайно бедная палеонтологическая характеристика зоны *pilaticus*, в которой известны только зональный вид и сомнительные колумбиты.

Более выразительные разрезы спатского яруса известны на юго-востоке штата Айдахо, около озера Бэр (рис. 4). Здесь обнажается толща известняков, алевролитов и сланцев мощностью 1000 м, образующая формацию Тайнес. К западу от озера, в каньоне Парис, еще в 1932 г. Смит смог различить в этой формации выше своей зоны *Meenoceras* известняки с *Tirolites harti* и сланцы с *Columbites parisianus*, послужившие ему основой для выделения зон *Tirolites* и *Columbites*. Позже над колумбитовыми сланцами в том же разрезе Каммел открыл слои с *Prohungarites*, *Isculitoides*, *Epiceltites*, *Svalbardiceras*, *Czekanowskites*, *Stacheites*,

Keyserlingites, Olenikites (Kummel, 1954, 1969). Такая последовательность аммоноидей была признана за международный эталон (Kummel, 1957a), в соответствии с которым различались стандартные зоны *Tirolites cassianus* (Далмация), *Columbites parisianus* (Айдахо) и *Prohungarites similis* (о-в Тимор).

В последующие годы эта зональная схема подверглась серьезной ревизии. Сначала Каммел в результате анализа аммонитовых комплексов из верхов нижнего триаса сократил число зон до двух — *Columbites* и *Prohungarites*, выразив при этом убеждение, что зона *Tirolites* Айдахо имеет лишь локальное значение (Kummel, 1969). Позже он смог различить только одну глобальную зону *Subcolumbites-Prohungarites* (Kummel, 1973a). Это одна из самых крайних точек зрения на возможность зонального деления верхнего интервала нижнего триаса.

Американский исследователь Силберлинг (Silberling, Tozer, 1968; Silberling, Wallace, 1969) различает в спатском ярусе США три биостратиграфических уровня: тиролитовые и колумбитовые слои, прохунгаритовые (или субколумбитовые) слои и зону *Neoropanoceras haugi*. Особого внимания заслуживает верхняя зона *haugi*, которая до сих пор всеми без исключения авторами, начиная с Хайэтта и Смита (Hyatt, Smith, 1905), относилась к основанию анизия. Силберлинг считает эту зону эквивалентом зоны *Keyserlingites subrobustus* Канады, поскольку она залегает в хр. Гумбольдт (штат Невада) над субколумбитовыми слоями и перекрывается отложениями анизийской зоны *Lenotropites saurus*. Отмечается, что в горах Иньо (штат Калифорния) выше слоев с *N. haugi* найдены плохо сохранившиеся аммониты, вероятно, рода *Keyserlingites* (Silberling, Wallace, 1969). Фаунистический состав зоны *haugi* носит смешанный характер. Наряду с раннетриасовыми (*Metadagnoceras*, *Isculitoides*, *Prohungarites*) в ней обнаружены и средне-триасовые формы (*Acrochordiceras*, *Neoropanoceras*, "*Hungarites*" *yatesi*). Для окончательного решения вопроса о возрасте зоны *haugi* необходимы дополнительные исследования. Пока ее следует оставить в анизии.

Опираясь на последовательность аммоноидей в триасовых отложениях Айдахо и рассматривая разрез в каньоне Парис как гипостратотип спатского яруса, я предлагаю разделить этот ярус на три стандартные зоны: *Tirolites harti*, *Columbites parisianus* и *Prohungarites mckelvei*. Аналогами последней являются субколумбитовые слои Невады и зона *subrobustus* Канады.

Таким образом, шкала нижнего триаса состоит из трех ярусов и 12 зон (см. табл. 5). Наммальский ярус делится на два подяруса. Продолжительность раннетриасовой эпохи в абсолютном исчислении составляет около 5—6 млн. лет (Webb, 1981; Найдин, 1982; Odin, Kennedy, 1982), т.е. на каждый век приходится 1,7—2 млн. лет, а на зональное время — в среднем 0,4—0,5 млн. лет.

СРЕДНИЙ ТРИАС

Классической областью развития морских средне- и верхнетриасовых отложений являются Восточные Альпы, где они состоят преимущественно из массивных рифовых известняков и доломитов. В Северных Альпах выше кампильских слоев обычно различают гутенштайнский, райфлингский, партнахский и веттерштайнский известняки, райбльские и кардитовые слои, главный доломит, дахштайнский известняк и кёссенские слои (Zapfe, 1974), а в Южных Альпах — известняки Анголо и Преццо, бухенштайнские, венгенские, кассианские и райбльские слои, главный доломит и дахштайнский известняк (Pisa, 1974). Среди рифов веттерштайнского и дахштайнского известняков в Зальцкаммергуте (Австрия) встречаются небольшие участки красных, желтоватых или серых мраморовидных известняков с обильными окаменелостями. Мощность их не более 200 м. Это халльштаттский тип триасовых отложений, выделенный Хауэром в середине прошлого века (Hauert, 1846, 1853, 1855). Теперь халльштаттские известняки известны также в Югославии, Румынии, Албании, Греции, Тибете и на о-ве Тимор. Ископаемые, в том

числе и аммониты, образуют в них линзовидные скопления, которые, как выяснилось в последние годы, представляют собой заполнения синседиментационных трещин. В одной из таких линз в Фойеркогеле было обнаружено более 50 родов аммоноидей.

Сложная тектоника и своеобразная форма залегания аммоноидей в халльштаттских известняках сильно затрудняют биостратиграфическое расчленение триасовых отложений Восточных Альп. Тем не менее Мойсисовичу во второй половине прошлого века удалось наметить здесь ряд последовательных аммонитовых зон от верхов нижнего до конца верхнего триаса.

Анизийский ярус

В своих ранних работах Мойсисович по аналогии с раковинным известняком Германского бассейна выделял выше верфенских слоев с *Tirolites cassianus* альпийский раковинный известняк, в верхней части которого различал две аммонитовые зоны. Сначала он назвал их *T. balatonicum* и *A. studeri* (Mojsisovics, 1874), а позже — *Ceratites binodosus* и *C. trinodosus* (Mojsisovics, 1882). В 1895 г. для этой фаунистической охарактеризованной части альпийского раковинного известняка Динер и Вааген предложили название анизийского яруса (от латинского названия *p. Энс* — Анизюс), разделив его на два подъяруса — балатонский (зона *binodosus*) и боснийский (зона *trinodosus*). Вместе с гидаспским ярусом они объединили анизий в динарскую серию (Mojsisovics et al., 1895).

Артгабер (Arthaber, 1906) расширил первоначальное содержание анизия за счет включения в него той части альпийского раковинного известняка, которая заключена между зонами *cassianus* и *binodosus*. Эта часть разреза в Альпах лишена аммонитов.

Пиа (Pia, 1930) принял анизий в толковании Артгабера и разделил его на две части (табл. 6). Для нижней части он взял название "гидасп", которое ранее Динер и Вааген использовали в ином смысле. Они называли гидаспским ярусом верхний цератитовый известняк Соляного кряжа, который занимает прочное положение в нижнем триасе (см. табл. 4, 5). Хотя на это обстоятельство обращал внимание еще Спат (Spath, 1934), вплоть до 70-х годов нашего столетия альпийские геологи продолжали широко использовать гидасп как нижний подъярус анизия. Верхний анизий Пиа соответствовал анизю в его первоначальном значении. Названия "балатонский" и "боснийский", предложенные Мойсисовичем для подъярусов анизия, Пиа заменил соответствующими эквивалентами — пельсон (от Пельсо — латинского названия озера Балатон) и иллирий (от Иллирии — древнеримской провинции в Югославии); которые получили всеобщее признание среди альпийских геологов. Иллирий он разделил на две части: нижний иллирий, отвечающий зоне *trinodosus*, и верхний иллирий, представленный пограничной битуминозной зоной Тессинских Альп Швейцарии.

Спат (Spath, 1934) расчленил анизий (нижний мезотриас) на бейрихитовое (*Beurichitan*) и парацератитовое (*Paraceratitan*) подразделения. В качестве эквивалентов бейрихитового подразделения он рассматривал парапопаноцеровые слои Калифорнии, "сибиритовые" и дургаитовые слои Гималаев, никомедитовые слои Измита. Позже Каммел (Kummel, 1957a) выделил в этом интервале зоны *Neoropano-ceras haugi* и *Nicomedites osmani*. Для парацератитового подразделения Спат сохранил традиционные зоны *binodosus* и *trinodosus*.

Тозер и Силберлинг в основу зонального деления анизия положили последовательность аммоноидей в разрезах Северной Америки (Tozer, 1967, 1971a, 1974, 1981b; Silberling, Tozer, 1969; Silberling, Nichols, 1982). Нижний анизий они выделяют в объеме единственной зоны *Lenotropites saurus*. Для нее характерны *Lenotropites*, *Longobardites*, *Paracrochordiceras*, *Gymnites*, *Anagymnites*, *Sturia*, *Isculites*, *Parapopanoceras*, *Stenopopanoceras*, *Groenlandites*, *Pearylandites*, *Grambergia*, *Arctohungarites*, *Leiphyllites*, *Ussurites*.

В среднем анизии Невады различаются зоны *Acrochordiceras hyatti* и *Balatonites shoshonensis*, которым в Британской Колумбии соответствует зона *Anagymnotoceras varium* с подзонами *Parapinacoceras hegei*, *Czekanowskites hayesi* и *Intornites nevadanus*. В среднем анизии появляются первые бейрихитиды — *Anagymnotoceras*, *Nicomedites* и *Hollandites*. Здесь встречаются *Acrochordiceras*, *Balatonites*, *Alanites*, *Czekanowskites*, *Parapopanoceras*, *Amphipopanoceras*, *Intornites*, *Ismidites*, *Japonites*, *Gymnites*, *Isculites*, *Parapinacoceras*, *Anagymnites*, *Pseudodanubites*, *Unionvillites*, *Ussurites*. Зона *hyatti* коррелируется со стандартными зонами *osmani* и *ismidicum*, а зона *shoshonensis* — с зоной *balatonicus* Альп.

Верхний анизий Невады включает зоны *Gymnotoceras rotelliforme*, *Parafrechites meeki* и *Frechites occidentalis*. В Британской Колумбии им соответствуют зоны *Frechites deeleni* и *F. chischa*. На этом стратиграфическом уровне встречаются *Gymnotoceras*, *Frechites*, *Parafrechites*, *Eutomoceras*, *Longobardites*, *Metadinarites*, *Aplococeras*, *Anagymnites*, *Tropigymnites*, *Tropigastrites*, *Proarcestes*, *Gymnites*, *Sageceras*, *Tozerites*, *Epigymnites*, *Humboldtites*, *Thanamites*, *Ptychites*. Указанные зоны верхнего анизия Невады рассматриваются как эквиваленты зон *trinodosus*, *avanium* и *reitzii* Альп (*Silberling, Nichols, 1982*).

Заметную роль в разработке детальной стратиграфии анизийских отложений сыграл итальянский геолог и палеонтолог Ассерето (*Assereto, 1969, 1971, 1972, 1974; Assereto et al., 1980*). Опираясь на разрезы альпийско-средиземноморского триаса, он предложил разделить анизий на нижний (анатолий) и верхний (собственно анизий). В нижнем анизии он выделил два новых подъяруса: эгейский (от Эгейского моря) и вифинийский (от Вифинии — латинского названия полуострова Коджаэли в Турции).

В качестве типовой местности эгея рассматривается гора Марафовуно в восточной части о-ва Хиос. Здесь на массивных доломитах нижнего триаса залегает толща красных известняков халльштатского типа (известняки Мармаротрапеца) мощностью 14,5 м (рис. 5). Нижние 12 м этой толщи охарактеризованы субколумбитовой фауной спатского яруса (*Renz, Renz, 1948; Bender, 1970; Assereto, 1972; 1974; Jacobshagen, Tietze, 1974*). В верхней части (2,5 м) найдены *Paracrochordiceras*, *Paradanubites*, *Megaphyllites*, *Procladiscites*, *Sturia*, *Ziyunites*, *Japonites*, *Aegeiceras*, *Leiophyllites* и *Ussurites*, характерные для анизия (*Fantini Sestini, 1981*). Эту часть разреза Ассерето (*Assereto, 1974*) выделил как слои с *Paracrochordiceras-Japonites* (эгейский подъярус) и коррелировал с зоной *saugus* Северной Америки. Граница между спатом и анизием проводится на о-ва Хиос в подошве маломощного слоя (0,1 м), содержащего как спатских (*Preflorianites*, *Procarnites*, *Eophyllites*), так и анизийских аммоноидей (*Procladiscites* и новый неописанный род кладисцитид). Эта смешанная фауна является результатом стратиграфической конденсации, обычной для халльштатских известняков (*Assereto et al., 1980*).

Типовая местность вифиния расположена на п-ове Коджаэли, около г. Гебзе. Здесь на серые известняки и доломиты согласно ложится толща комковатых известняков (115 м), которая делится на три пачки (рис. 6). Нижняя пачка (33 м) палеонтологически немая. Средняя пачка (32 м) в своей нижней части (10 м) содержит *Nicomedites*, "Hungarites" (= ?*Grambergia*), *Procladiscites*, *Hollandites*, *Sturia*, *Leiophyllites*, *Eparacrochordiceras* и др. (зона *Nicomedites osmani*), а в верхней (10 м) — *Anagymnotoceras*, *Acrochordiceras*, *Ismidites*, *Beyrichites*, *Isculites*, *Cuccoceras*, *Sturia*, *Gymnites* (зона *Anagymnotoceras ismidicum*). Обе зоны разделены немой толщей чередующихся известняков и сланцев (12 м). Эти зоны коррелируются с нижней частью зоны *varium* Британской Колумбии и зоной *Acrochordiceras hyatti* Невады. В верхней пачке, состоящей из комковатых известняков и сланцев (50 м), последовательно выделяются слои с *Acrochordiceras*, *Ptychites* и *Cuccoceras*; *Balatonites*; *Paraceratites* и *Ptychites*; *Proarcestes* и *Flexoptychites*. Эти слои относятся уже к пельсону и иллирию.

Зоны *binodosus* и *trinodosus*, выделенные 100 лет назад в альпийском раковинном

Т а б л и ц а 6
Эволюция взглядов на объем и расчленение анжизийского яруса

Альпийский раковинный известняк										1874	Mojsisovics
		balatonicum		studerii							
		binodosus		trinodosus							
Динарская серия										Pa, 1930	
Гидасп		Анизий									
		Балатон		Босний							
superbus		binodosus		trinodosus							
Анизий										Spath, 1934; Kummel, 1957 a	
Нижний			Верхний								
Гидасп			Пельсон		Иллирий						
Нижний	Верхний				Нижний	Верхний					
Beyrichitan			Paraceratitan								
haugi	osmani		binodosus		trinodosus						
Нижний	Средний				Верхний					Tozer, 1967, 1971 а, 1974, 1981 b; Siberling, Tozer, 1968	
capus	hyatti		shoshonensis		rotel- liforme	meekei	occident- talis				
	varium				deleeni	chischa					
	hagei	hayesi	nevadanus								
Анизий										Assereto, 1969, 1971, 1972, 1974	
Нижний (анатолий)			Верхний				Ладин				
Эгей	Вифиний		Пельсон		Иллирий		Фассан				
Эпон с Paraceras- ridites- Larionites	osmani	ismidicum	binodosus		trinodosus	avisianum	reizi				
Анизий										Kozur, 1973 а, 1974 с, 1975	
Эгей	Вифиний		Пельсон		Иллирий		Фассан				
anodosum	osmani	ismidicum	sho- shonen- sis	bala- toni- cus	trino- do- sus	avisi- anum	reizi				
Анизий											
Нижний (эгей)	Средний (пельсон)				Верхний (иллирий)						
Aegiceras ugra		Nicomedites osmani		Aparumotoceras ismidicum		Balatonites balatoncus		Paracerasites trinodosus	Aplococeras avisianum	Xenoproductoceras reizi	

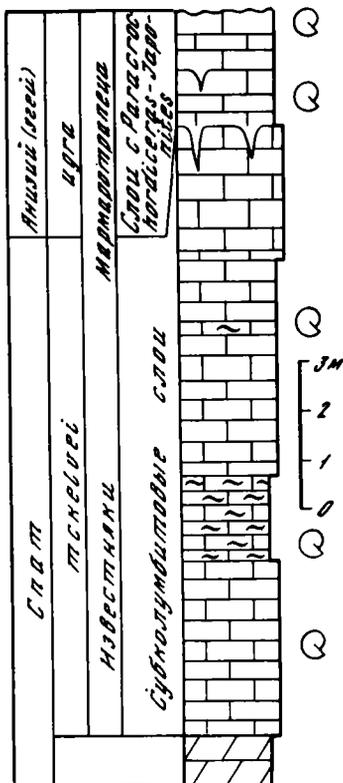


Рис. 5. Обобщенный разрез пограничных отложений нижнего и среднего триаса на о-ве Хиос (по данным Assereto et al., 1980)

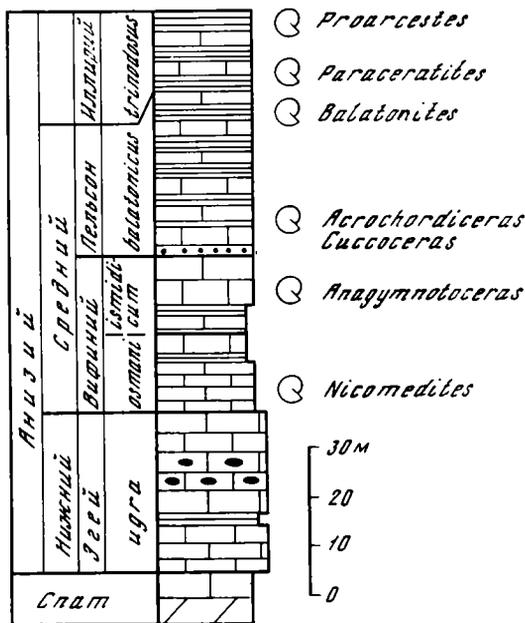


Рис. 6. Обобщенный разрез анизийских отложений на п-ове Коджаэли, около г. Гебзе (по данным Assereto, 1974)

известняке Мойсисовичем (Mojsisovics, 1882), до последнего времени вызывали много споров. Многие исследователи считали невозможным их разграничение. Исследования Ассерето (Assereto, 1971) в Доломитовых Альпах показали, что комплекс аммонитов в окрестностях Донта (типовой местности руководящего вида зоны binodosus) занимает более низкое стратиграфическое положение, чем аммониты у Доссо-дей-Морти (типовой местности руководящего вида зоны trinodosus). Таким образом, Ассерето подтвердил правоту Мойсисовича.

Кроме того, ему удалось выяснить, что аммониты зоны binodosus Мойсисовича приурочены в Альпах к трем стратиграфическим уровням. Нижний уровень, представленный гутенштайским известняком Ранбауэркогеля в Австрии и рядом местонахождений около Балатона в Венгрии, содержит Balatonites (из группы balatonicus), Acrochordiceras, Norites и Beyrichites. Средний уровень образуют известняки горы Рите (около Донта) в Италии с Acrochordiceras, Balatonites, Bulogites, Beyrichites, Gymnites и Ptychites. Следует заметить, что взаимоотношения этих двух уровней стратиграфически не документированы. Они очень близки по своему фаунистическому содержанию и отличаются только присутствием Bulogites на среднем уровне. Наконец, верхний уровень наблюдается около Донта, где он охарактеризован такими аммоноидеями, как P. binodosus, Balatonites, Acrochordiceras, Bulogites, Proavites, Philippites, Beyrichites, Norites, Gymnites, Ptychites, Discoptychites и Judicagites. Аналогами этого уровня являются известняки Чимего и Италии и гутенштайнский известняк Тифенграбена в Австрии. При этом Ассерето

указывал, что *P. binodosus* приурочен только к верхней части этого уровня, где его сопровождает *Judicarites*, а ниже доминируют *Balatonites*, *Bulogites*, *Beyrichites* и *Acrochordiceras*.

Для зоны *trinodosus* характерны *Paraceratites*, *Semiornites*, *Flexoptychites*, *Ptychites*, *Proarcestes*, *Monophyllites*, *Beyrichites*. Ее присутствие установлено в известняках Преццо у Доссо-дей-Морти, в Валь-Инферне около Донта, в нижнем райфлингском известняке Гамсштайна и Зальцабрюкке около Гросрайфлинга, в Фельшеэрше около Балатона, в партнахских известняках около Шпиттала в Каринтии, Рёйтте в Тироле и Зальфельдене в Зальцбурге. Исследования Ассерето помогли понять, что многие комплексы североальпийских аммоноидей, прежде относившиеся к зоне *trinodosus*, представляют собой смешанные фауны, состоящие из элементов пельсона и иллирия (включая зоны *avisianum* и *reitzii*). Их местонахождения приурочены, как правило, к красным известнякам (Шрайерские Альпы около Халльштатта, Хан-Булог и Халилуци в Боснии).

Ассерето (Assereto, 1969) проанализировал стратиграфическое положение зоны *Aplococeras avisianum* в Альпах. Все исследователи, начиная с Мойсисовича (Mojsisovics et al., 1895), относили ее к ладину, помещая между зонами *curionii* и *archelaus*. Опираясь на разрезы в Форно и на горе Мармолада (Доломиты), Тре-Фонтане (Тессинские Альпы) и около Балатона, Ассерето показал, что эта зона находится выше зоны *trinodosus* и ниже зоны *reitzii*. По его мнению, зону *avisianum* следует включить в анизий. Для этой зоны типичны *Aplococeras*, *Hungarites*, *Proarcestes*, *Celtites*, *Flexoptychites*, *Longobardites*, *Kellnerites*, *Gymnites*, "Ceratites" из группы *subnodosus*. Слои с фауной зоны *avisianum* обнаружены в пограничной битуминозной толще горы Сан-Джорджо в Тессинских Альпах (Rieber, 1973 a,b, 1974). Они выделяются здесь как зона *Ticinites polymorphus*.

Выше следует зона "*Protrachyceras*" *reitzii*, которую все европейские геологи относят к ладину. На этом уровне наряду с *Aplococeras*, *Hungarites*, *Kellnerites* и другими формами, характерными для анизия, появляются первые сомнительные представители рода *Protrachyceras* с цератитовой лопастной линией. Ассерето коррелировал данную зону с зоной *occidentalis* Невады, которая в американском стандарте завершает анизий.

Исследования Ассерето помогли пролить свет на последовательность аммоноидей в окрестностях Гросрайфлинга (Штирия) — типовой местности анизийского яруса. Важнейшими местонахождениями здесь являются Ранбауэркогел, Тифенграбен, Гамсштайн, Шайблингграбен и Зальцабрюкке (Zapfe, 1971, 1973, 1974; Summesberger, Wagner, 1972a, b). Их изучение, проведенное Зуммесбергером и Вагнером, показало, что эти местонахождения можно разделить на четыре уровня: 1) нижняя зона *binodosus* с *Balatonites*, *Norites*, *Acrochordiceras*, *Beyrichites* и *Ptychites* в Ранбауэркогеле, 2) верхняя зона *binodosus* с *Paraceratites binodosus*, *Balatonites*, *Acrochordiceras*, *Discoptychites* и *Ptychites* в Тифенграбене, Гамсштайне и Шайблингграбене, 3) зона *trinodosus* с *Paraceratites trinodosus* около Зальцабрюкке, 4) зона *avisianum* с *Flexoptychites*, *Kellnerites* и "Ceratites" *lenis* у плотины Гросрайфлинга. Первые две зоны размещаются в кровле гутенштайнского известняка, а остальные — в верхней части нижнего райфлингского известняка (рис. 7). Выше залегает верхний райфлингский известняк ладина с туффитами и прослоями роговиков.

Определенный интерес представляет схема расчленения анизия, которую предложил Коцур (Kozur, 1973a, 1974c, 1975). Вначале он проводил нижнюю границу этого яруса в основании зоны *Paracrochordiceras anodosum*, но в последние годы изменил свою точку зрения и включил в анизий зону *subrobustus*, поскольку на этом рубеже отмечаются крупные изменения в эволюции конодонтов (Kozur, 1980b). Верхнюю границу анизия Коцур проводит между зонами *trinodosus* и *avisianum* (см. табл. 6), считая, что такое понимание наиболее полно согласуется с принципом исторического приоритета. Коцур принял подъярусное деление, которое разработал

Рис. 7. Обобщенный разрез среднего триаса около Гросрайфлинга в Штирии (по данным Summesberger, Wagner, 1972a, b)

Ассерето, и некоторые изменения внес лишь в его зональную схему. В пельсоне он различает две зоны, полагая, что зона *balatonicus* Альп занимает более высокое стратиграфическое положение, чем зона *shoshonensis* Невады, поскольку в ней нет представителей рода *Hollandites*. Коцур несколько расширил зону *trinodosus*, включив в нее слои с *P. binodosus*.

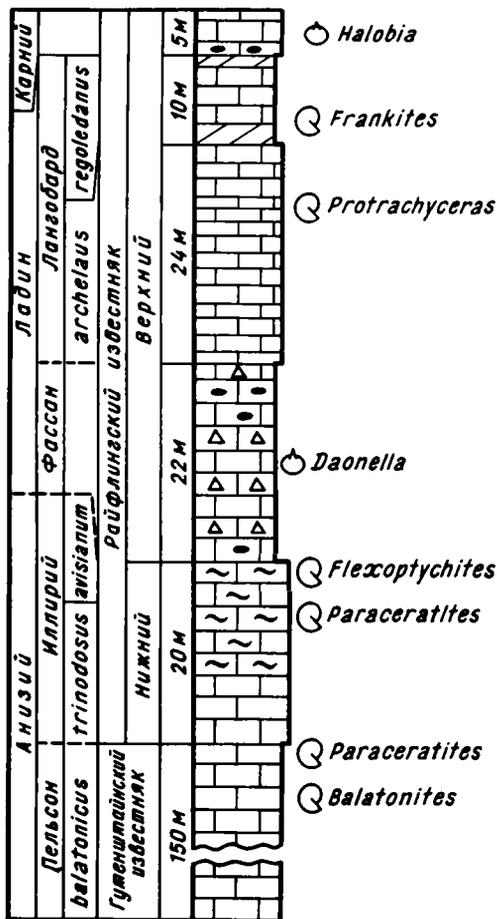
Некоторые номенклатурные изменения для анизия предлагает венгерский геолог Детре (Detre, 1975, 1976). Пельсон он выделяет в объеме зоны *balatonicus* со стратотипом в Фельшеэрше (около Балатона). Зону *binodosus* s. str. он называет тифенграбенским подъярусом со стратотипом в Тифенграбене, а зону *trinodosus* — зальцабрюкским подъярусом со стратотипом в Зальцабрюкке (Detre, 1975). В другом варианте он объединяет зоны *binodosus* и *trinodosus* в гросрайфлингский подъярус (Detre, 1976).

Анализ рассмотренных стратиграфических схем с учетом особенностей вертикального распределения аммоноидей приводит к выводу о целесообразности деления анизия на три подъяруса (см. табл. 6).

Нижний подъярус, или эгей, в своей стратотипической местности на о-ве Хиос включает слои с *Paracrochordiceras*—*Jaronites*. Предполагается, что после обработки аммоноидей, которую проводят в настоящее время Фантини Сестини и Якобсхаген, станет возможным выделение в этих слоях одной или двух зон (Assereto, 1974; Assereto et al., 1980). На совещании в Вене по проекту "Триас Тетической области" (5—8 июля 1982 г.) Кристин предложил для данного уровня зональное название *Aegeiceras ugra*.

Средний подъярус, или пельсон, характеризуется появлением бейрихитид (*Nicomedites*, *Hollandites*, *Beyrichites*), а также *Anagymnotoceras*, *Cuccoceras*, *Gymnites*, *Balatonites* и других родов. Он делится на три зоны: *Nicomedites osmani*, *Anagymnotoceras ismidicum* и *Balatonites balatonicus*. К последней зоне я отношу три нижних уровня, которые различал в анизии Восточных Альп Ассерето, т.е. включаю в нее и слои с *P. binodosus*, поскольку в них присутствуют балатониты и акрохордицерасы, характерные для среднего анизия.

Верхний подъярус, или иллирий, начинается с отложений, в которых появляются многочисленные цератитиды (*Paraceratites*, *Semiornites*, *Kellnerites*). Для него обычны также *Judicarites*, *Flexoptychites*, *Aplococeras*, *Proarcestes*, *Hungarites*, *Gymnotoceras*, *Frechites*. В самых верхах альпийско-средиземноморского анизия отмечаются сомнительные протрахицерасы. Речь в частности идет о руководящем зональном виде *Protrachyceras reitzi*, который, по мнению некоторых авторов (Assereto, 1969), может быть отнесен к роду *Nevadites*. Ван (Wang, 1983) включил его



в свой новый род *Xenoprotrachyceras*. Верхнеанизийский подъярус охватывает зоны *Paraceratites trinodosus*, *Aplococeras avisianum* и *Xenoprotrachycetas reitzi*.

Верхняя граница анизия остается спорной. Возможны три варианта ее проведения: между зонами *trinodosus* и *avisianum* (Kozur, 1974c, 1975), между зонами *avisianum* и *reitzi* (Assereto, 1969; Zapfe, 1971, 1974) и в кровле зоны *reitzi* (Tozer, 1974, 1981b), которая сопоставляется с зоной *occidentalis* Невады. Я принимаю последний вариант, поскольку в зоне *reitzi* еще отсутствуют бесспорные трахицератиды. Кроме того, на этом уровне в Тессинских Альпах (Rieber, 1974) и Эпидавросе (Krystyn, Mariolakos, 1975) встречаются виды рода *Nevadites*, типичного для верхнего анизия Невады. Наконец, этот вариант наиболее удобен для глобальной корреляции.

Ладинский ярус

Ладинский ярус в своей типовой местности (Доломитовые Альпы Италии) включает бухенштайские, венгенские и нижние кассианские слои (Urlich, 1974, 1977). Бухенштайские слои представлены здесь известняками (до 130 м) с *Eoprotrachyceras curionii*, *E. recubaniense*, *Longobardites*, *Flexorptychites*, *Proarcestes*, *Joannites*, венгенские и нижние кассианские слои — туфопесчаниками, мергелями и известняками (до 550 м) с *Protrachyceras archelaus*, *P. ladinum*, *Anolcites doleriticus*, *Proarcestes*, *Monophyllites*, *Joannites*, *Parapinacoceras*, *Arpadites*, *Daxatina*, *Lobites*, *Frankites*, *Klipsteinea*, *Maclearnoceras* (рис. 8).

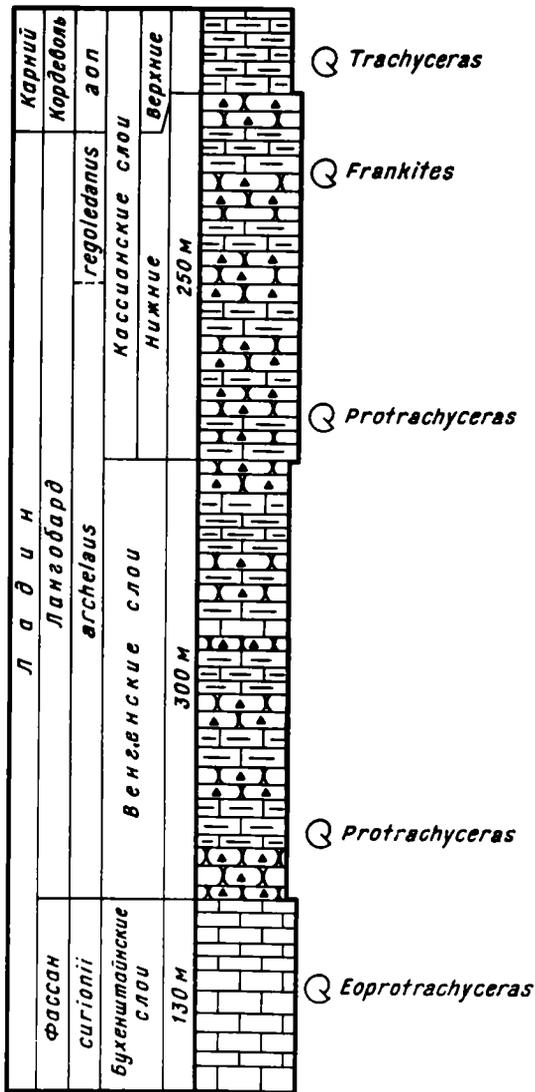
Вначале эти слои Южных Альп Мойсисович (Mojsisovics, 1869) ошибочно коррелировал с норийскими халльштаттскими известняками Северных Альп. После того как была доказана их разновозрастность, Мойсисович (Mojsisovics, 1892b) объединил халльштаттские известняки в новый ювавский ярус, а за бухенштайскими и венгенскими слоями, куда он включал и нижние кассианские слои, пожелал закрепить название норийского яруса. Против такого решения выступил Биттнер (Bittner, 1892a), справедливо указав, что изначально норийский ярус был выделен Мойсисовичем в объеме верхнетриасовых халльштаттских известняков и в таком понимании должен быть сохранен. Среднетриасовые бухенштайские и венгенские слои Биттнер предложил объединить в новый ладинский ярус, название которого происходит от ладинцев — народа, живущего на севере Италии. Два года спустя он увеличил объем этого яруса, включив в него по литологическому сходству верхние кассианские слои (Bittner, 1894b), которые Мойсисович (Mojsisovics, 1869, 1892b, 1893) относил к своему карнийскому ярусу, поскольку они имели мало общих видов аммоноидей с венгенскими слоями и, напротив, были более тесно связаны в этом отношении с перекрывающимися отложениями.

Таким образом, с самого начала наметились расхождения во взглядах геологов на верхнюю границу ладинского яруса. Точка зрения Биттнера, включавшего в ладин все кассианские слои, получила широкое признание среди австрийских, немецких и чехословацких геологов (Arthaber, 1906; Pia, 1930; Rosenberg, 1959; Kollárová-Andrusovová, 1961). Исследователи из остальных стран мира присоединились к мнению Мойсисовича, относившего верхние кассианские слои к карнию. В 1961 г. Якобсхаген (Jacobshagen, 1961), опираясь на распределение аммоноидей, показал, что граница ладина в подошве верхних кассианских слоев стратиграфически более обоснована. К тому же она имеет исторический приоритет, поскольку верхние кассианские слои с самого начала были включены Мойсисовичем в карнийский ярус. К такому же заключению позже пришел Отт (Ott, 1972), доказав, что именно на этом рубеже, вопреки представлениям Пиа (Pia, 1930), наблюдается и наиболее резкое изменение в составе дазикладацей. Указанные работы сыграли положительную роль. В настоящее время все исследователи относят верхние кассианские слои к карнию. Расхождения между ними проявляются только в оценке возраста нижних кассианских слоев.

Рис. 8. Разрез ладинских отложений в Доломитовых Альпах (по данным Ulrichs, 1974, 1977)

Первые схемы зонального расчленения ладина принадлежат Мойсисовичу (табл. 7). Сначала он различал в этом ярусе зоны *Trachyceras reitzi* и *T. archelaus* (Mojsisovics, 1882b), а позже заменил нижнюю из них зоной *Protrachyceras curionii* (Mojsisovics, 1892b, 1893). В последнем из своих вариантов он поместил между ними третью зону *Dinarites avisianus* (Mojsisovics et al., 1895). В этой же работе Мойсисович разделил ладинский ярус, который он называл норийским, на два подъяруса: фассанский (зоны *curionii* и *avisianus*) и лангобардский (зона *archelaus*). Позже написание верхнего подъяруса было изменено на лангобардский, поскольку его название происходит от германского племени лангобардов ("длиннобородых"). Артагер (Arthaber, 1906) заменил три зоны Мойсисовича двумя — *Protrachyceras reitzi* и *Daonella lommeli*. Пиа (Pia, 1930) различал в фассане (от г. Фасса в Итальянском Тироле) зоны *P. reitzi* и *P. recubariense*, а в лангобарде — зону *P. archelaus*. Спат (Spath, 1934) отнес к ладину свое цератитовое подразделение (Ceratitan) с зонами *reitzi* и *archelaus*. До пяти зон различает в фассане и лангобарде Колларова-Андрусова (Kollárová-Andrusovová, 1961).

Непрерывные отложения ладина с удивительно полной последовательностью аммоноидей обнажаются в северо-восточной части Британской Колумбии. На их основе Тозер разработал детальную схему (Tozer, 1967, 1971a, 1974, 1981b; Silberling, Tozer, 1968). Нижняя граница ладина определяется в Северной Америке по появлению трахицератид с цератитовой лопастной линией, для которых недавно Тозер (Tozer, 1980b) предложил новое родовое название *Eoprotrachyceras*. В нижней ладине различаются зоны *Eoprotrachyceras subasperum* и "*Progonoceratites*" *poseidon*. Типовой местностью зоны *subasperum* является хр. Гумбольдт в Неваде. Для нее характерны *Eoprotrachyceras*, *Ptychites* и *Longobardites*. Все остальные зоны ладина имеют типовую местность в Британской Колумбии, где они выделены в формации Лиард. В зоне *poseidon* наряду с прогонocerатитами появляются первые представители рода *Nathorstites*, а также виды *Protrachyceras* с аммонитовой лопастной линией. Верхний ладин включает зоны *Meginoceras meginiae*, *Maclearnoceras maclearni* и *Frankites sutherlandi*. Для зоны *meginiae* типичны *Meginoceras*, *Silenticeras*, *Thanamites*, *Arpadites*, для зоны *maclearni* — *Maclearnoceras*, *Liardites*, *Hungarites*, *Anolcites*, *Clionitites*, *Asklepioceras*, для зоны *sutherlandi* — *Frankites*, *Daxatina*, *Muensterites*, *Hannaoceras*, *Maclearnoceras*, *Joannites*. Во всех



трех зонах встречаются *Nathorstites*, *Protrachyceras*, *Megaphyllites*, *Paratrachyceras*, *Lobites*, а также даонеллы.

Иначе подошел к определению границ и зональному расчленению ладина Коцур (Kozur, 1973a, 1974c, 1975, 1976). Он считает, что этот ярус следует начинать с зоны *Aplococeras avisianum*, поскольку она лежит над зоной *trinodosus*, которую Мойсисович рассматривал как самый верхний уровень анизия (см. табл. 6). Вместе с зоной *avisianum* Коцур включает в нижний ладин (фассан) зоны *Protrachyceras reitzi* и *P. curionii* (см. табл. 7). В качестве стандартных зон верхнего ладина (лангобарда) он предлагает использовать три зоны Британской Колумбии: *poseidon*, *meginae* и *maclearni*. Две верхние из них он сопоставляет с зоной *archelaus* Восточных Альп. Верхнюю границу ладина Коцур предлагает проводить в основании зоны *F. sutherlandi*. Выделенная Тозером в Британской Колумбии, эта зона четко просматривается и в области Тетиса. По мнению Коцура (Kozur, 1976), зону *sutherlandi* можно разделить на две: собственно зону *sutherlandi* (с *Frankites*, *Muensterites*) и верхнюю зону (с *Daхatina*), которую он коррелирует с зоной *aop* Восточных Альп. Для подобного сопоставления я не вижу достаточно веских оснований. В зоне *sutherlandi* Канады нет представителей рода *Trachyceras*, характерных для зоны *aop*. Кроме того, детальные исследования Урлихса (Urlichs, 1974, 1977) показали, что в Доломитовых Альпах аналоги зоны *sutherlandi* лежит под слоями с *l. aop*. Эти аналоги представлены слоями с *Frankites regoledanus*, *Protrachyceras*, *Klipsteinia* и *Lobites* около Сан-Кассиана. Перечисленные аммонидеи найдены здесь в нижних кассианских слоях в 55 м от их кровли и в 70 м ниже слоев с *T.cf.aop* (см. рис. 8). Слой с *F. regoledanus* Мойсисович (Mojsisovics, 1882b) включал в свою зону *archelaus*.

Я рассматриваю ладинский ярус в том объеме, который определил для него Тозер (см. табл. 7), т.е. провожу нижнюю границу по появлению рода *Eoprotrachyceras*, а верхнюю — по массовому появлению представителей рода *Trachyceras*, а точнее — в основании слоев с *T. aop*. Последняя оговорка необходима в связи с тем, что один из видов рода *Trachyceras* — *T. rescoulense* был описан Мойсисовичем (Mojsisovics, 1882b, 1893) из верхов венгенских слоев Доломитовых Альп. Этот уровень, по мнению Урлихса (Urlichs, 1977), отвечает зоне *sutherlandi*. Думаю, что такое понимание ладинского яруса находится в полном соответствии с представлениями Мойсисовича. В нижнем ладине (фассане) выделяется единственная зона *Eoprotrachyceras curionii* — эквивалент зоны *subaspreum* Северной Америки. В верхнем ладине (лангобарде) различаются две зоны: *Protrachyceras archelaus* и *Frankites regoledanus*. Зона *archelaus* охватывает эквиваленты канадских зон *poseidon*, *meginae* и *maclearni*. Зону *poseidon* я отношу вслед за Коцуром к верхнему ладину, поскольку в ней появляются трахицератиды с аммонитовой лопастной линией, характерные для вышележащих зон. Аналоги верхней зоны *regoledanus* легко прослеживаются во многих районах мира.

* *
*

Таким образом, средний триас включает 2 яруса, 5 подъярусов и 10 зон (см. табл. 6, 7). Абсолютная продолжительность среднетриасовой эпохи составляет 10—15 млн. лет, из которых 5—6 млн. лет приходится на анизий, а от 4 до 10 млн. лет — на ладин (Webb, 1981, Найдин, 1982; Odin, Kennedy, 1982). При этом зональное время определяется для анизия в 0,7—0,8 млн. лет, а для ладина — в 1,3—3,3 млн. лет.

Этот ярус, название которого, как полагают, происходит от Карнийских Альп, предложил Мойсисович для слоев с *Trachyceras aonoides*, которые он выделил в халльштаттских известняках Зальцкаммергута (Mojsisovics, 1869). Позже он придал этим слоям зональный ранг и добавил к ним снизу зону *Vucерhalus subbullatus* (Mojsisovics, 1874). Как вскоре выяснилось, эта зональная последовательность оказалась перевернутой. Исправив свою ошибку, Мойсисович дополнил схему карния зоной *Trachyceras aon*, установленной в кассианских слоях около аббатства Сан-Кассиан в Доломитовых Альпах (Mojsisovics, 1882b). В 1893 г. он разделил карний на три подъяруса: нижний, средний и верхний (Mojsisovics, 1893), которым вскоре присвоил собственные названия (Mojsisovics et al., 1895): кордеволь (от р. Кордеволе в Северо-Восточной Италии), юлий (от Юлийских Альп) и туваль (от гор Тулль — латинского названия горной области между Берхтесгаденом в Баварии и Халльайном в Верхней Австрии). В каждом подъярусе он различал по одной зоне, а именно: *Trachyceras aon* в кордеволе, *T. aonoides* в юлии и *Tropites subbullatus* в тувале.

Типовое местонахождение кордеволя расположено в районе Сан-Кассиана. Обнажающиеся здесь слои получили название кассианских (Münster, Wissmann, 1841). Они славятся своей исключительно разнообразной фауной, характерную особенность которой наряду с прекрасной сохранностью ископаемых составляют их карликовые размеры. В последнее время детальным изучением кассианских слоев занимался Урлихс (Urlichs, 1974, 1977). Как и Огильви-Гордон (Ogilvie—Gordon, 1929), он делит их на две части. Нижние кассианские слои, которые в свое время Мойсисович (Mojsisovics, 1874) называл венгенскими, относятся к верхнему ладину (лангобарду). Они уже были рассмотрены мною.

Верхние кассианские слои сложены мергелями с прослоями известняков. Их мощность достигает 250 м. В этих слоях Урлихс выделил 23 фаунистических горизонта, которые содержат *Sageceras*, *Trachyceras*, *Protrachyceras*, *Daxatina*, *Paratrachyceras*, *Clionites*, *Klipsteinia*, *Dittmarites*, *Asklepioceras*, *Lecanites*, *Proarcestes*, *Joannites*, *Hypocladiscites*, *Megaphyllites*, *Nannites*, *Pompeckjites*. От 1-го до 21-го горизонта встречается *Trachyceras aon* — руководящий вид кордеволя. Только в самых верхах кассианских слоев (горизонт 23) появляется *Trachyceras subaon*, который считается характерным видом для зоны *aonoides*. На этом уровне условно проводится граница кордеволя и юлия. В качестве стратотипа кордеволя Урлихс предлагает разрез кассианских слоев в верховьях Стуоресбаха, к югу от Сан-Кассиана (рис. 9). Слабым местом этого стратотипа является неясное положение в нем верхней границы кордеволя.

Кристин (Krystyn, 1978) поставил под сомнение правильность определения Урлихсом родовой принадлежности ряда аммонитов из низов верхних кассианских слоев. От считает виды *Daxatina* и *Paratrachyceras* Урлихса настоящими представителями рода *Trachyceras*. С его точки зрения, маловероятно присутствие в кордеволе и рода *Asklepioceras*.

В качестве типовой местности юлия Мойсисович выбрал окрестности Райбля в Юлийских Альпах Италии. В 1882 г. он описал отсюда два комплекса аммоноидей (Mojsisovics, 1882b). Нижний комплекс из черных известковистых сланцев с растительными и рыбными остатками содержит *Trachyceras aon*, *T. basileus* (зона *aon*). Верхний комплекс из глинистых отложений с двустворками включает *Trachyceras oenatum*, *T. baconicum*, *T. austriacum*, *Proarcestes gaytani* и др. Этот комплекс Мойсисович отнес к зоне *aonoides*. В настоящее время карнийские отложения Райбля (Каве-дель-Предилиа) выделяются в райбльскую группу. Они залегают на шлернских доломитах и перекрываются главными доломитами. Райбльская группа образована толщей мергелей, мергельных сланцев, доломитов и

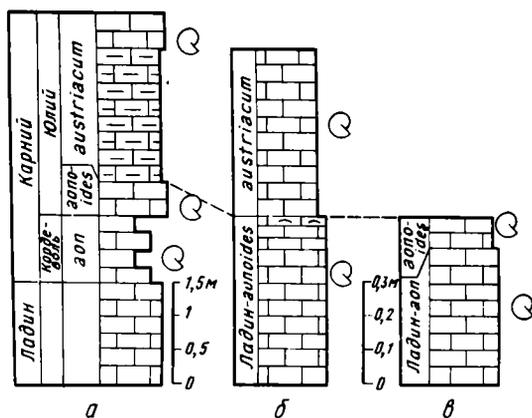
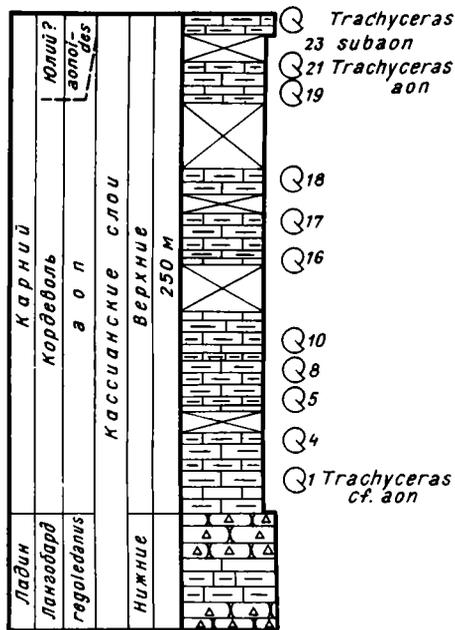


Рис. 9. Стратотип кордеволя около Сан-Кассиана в Долмитовых Альпах (по данным Urlichs, 1974, 1977)

Рис. 10. Разрезы нижнего карния в Зальцкаммергуте:
а — Рашберг, б, в — Фойеркогель (по данным Krystyn, 1978)

известняков мощностью около 1000 м. Она делится на пять формаций: Предиль, Рио-дель-Лаго, Концен, Тор и Карнитца. Эти отложения недавно детально изучил Либерман (Lieberman, 1979, 1980), который собрал здесь много двустворок и остракод, а также несколько аммоноидей. В 70 м от подошвы райбльской группы он нашел *T. aon*, а около ее кровли — *Proarcestes gautani* и *Joannites cf. styriacus*. Последние два вида не известны за верхними пределами юлия. Граница юлия и тувала проводится условно по появлению ветвистых конодонтов в самых верхах формации Тор. По мнению Либермана, разрез около Райбля настолько беден аммоноидеями, что не может служить серьезным эталоном зонального и подъярусного деления карния. *T. aon* — единственный вид, найденный здесь, который определенно говорит о своей зональной принадлежности. Он свидетельствует о том, что нижняя часть райбльских слоев относится к кордеволю. Здесь не обнаружены достоверные юлийские аммоноидеи зоны *aonoides*, о которых в свое время писал Мойсисович. Условная граница кордеволя и юлия намечается между формациями Рио-дель-Лаго и Концен.

На практике юлий обычно связывают не с райбльскими слоями Италии, а с зоной *aonoides* халльштатских известняков Зальцкаммергута, которые содержат особенно много карнийских аммоноидей. К сожалению, выяснение их последовательности в значительной мере осложняется нередко явлениями стратиграфической конденсации (Krystyn et al., 1971b; Wendt, 1971). Пониманию палеонтологического содержания зоны *aonoides* и ее взаимоотношений с зоной *aon* содействовали работы Кристина и его коллег (Krystyn, Schöllnberger, 1972; Krystyn, 1973, 1974b, c, 1978).

Одним из наиболее значительных является разрез около Рашберга в Зальцкаммергуте (рис. 10, а). Здесь обнажаются красные известняки мощностью 30 м. Выше слоев с *Daonella lommeli* и конодонтами верхнего ладина различаются три аммонитовых горизонта карния: с *Trachyceras fontanesi* (зона *aon*), с *T. aonoides*

Таблица 8

Эволюция взглядов на объем и расчленение карнийского яруса

1869		Mojsisovics		Mojsisovics et al., 1895	Frech, 1911	Spath, 1934	Kollarova – Andru – sovova, 1961	Tozer, 1967, 1971 a, 1974, 1981 b; Silberling, Tozer, 1968	Krystyn, 1973, 1974 b, c, 1978; Krystyn et al., 1980	Kozur, 1973 a, b, 1974 c, 1975, 1976	Принятое здесь
		1874	1882								
Карний											
Слой с Trachyceras aonooides											
subbullatus	aonooides				Туваль						
aon	aonooides	Верхний		subbullatus							
Нижний	Средний		Верхний								
aon	aonooides	subbullatus									
	Линза с Т. austriacum	Линза с Т. ellipticus	Линза с Т. subbullatus	Линза с Т. agricolae							
Кордеволь	Юлий		Туваль								
aon	aonooides	austriacum	subbullatus								
Нижний											
aon	aonooides	austriacum	Верхний								
Trachyceras											
aon	aonooides	Carnitan	Tropitan								
Ладин											
Кордеволь	Юлий		Туваль								
aon	klipsteini	aonooides	floridus	ellipticus							
Карний											
Слой с Trachyceras aonooides											
Нижний											
obesum	nanseni	dilleri	welleri	macrolobatus							
Юлий											
aonooides	austriacum	dilleri	subbullatus	Anatropites							
aon	aonooides	Sirenites austriacum	subbullatus	crasseplicatus	subbullatus	subbullatus	italicus				
Кордеволь	Юлий		Туваль								
sutherlandi s. str.	aon	aonooides	nanseni	dilleri	welleri	macrolobatus					
Юлий											
Trachyceras aonooides	aonooides		Austrotrachyceras austriacum		Tropites dilleri		Tropites subbullatus		Anatropites spinosus		
aon	aonooides		Austrotrachyceras austriacum		Tropites dilleri		Tropites subbullatus		Anatropites spinosus		

(зона *aonoides*) и с *Austrotrachyceras austriacum*, *Neoprotrachyceras*, *Sirenites* (зона *austriacum*). Мергельные слои с *Halobia rugosa*, разделяющие два верхних горизонта, условно относятся к зоне *austriacum*. Мощность всех этих зон достигает 4 м.

Источником богатейших коллекций аммоноидей издавна служили каменоломни Фойеркогеля около Бад-Аусзе. Мощность трех нижних зон карния не превышает здесь 1 м (рис. 10, б, в). Особенно отчетливо выделяется верхняя зона *austriacum*. Аммониты двух нижних зон нередко бывают перемешаны друг с другом и с элементами ладина. Это явление рассматривается как результат стратиграфической конденсации.

Опираясь на проведенные исследования, Кристин (Krystyn, 1978; Krystyn et al., 1980) предложил внести изменения в схему зонального и подъярусного деления карния (табл. 8). Прежние зоны *aop* и *aonoides*, учитывая большое сходство их фаунистических комплексов, он понизил до уровня подзон и объединил в зону *aonoides*. В результате этого потеряло смысл выделение кордеволя и юлия, которые практически стали синонимами. Из двух конкурирующих названий Кристин (Krystyn, 1974b) предложил сохранить для нижнего подъяруса карния название юлий. Он отдает предпочтение именно этому названию, поскольку первичное определение карния было основано на слоях с *T. aonoides*, т.е. юлии. Кроме того, юлий всегда считался подъярусом карния, чего нельзя сказать о кордеволе, который многими исследователями относился к ладину. Наконец, юлий легче, чем кордеволь, выделяется в разнообразных фациях. Следует заметить, что уже Спат (Spath, 1934) объединял зоны *aop* и *aonoides* в своем подразделении *Trachyceratan*. На близость этих зон указывал и Тозер (Tozer, 1967). Для зоны *aonoides*, типовая местность которой находится около Рашберга, характерны *Trachyceras*, *Sirenotrachyceras*, *Dittmarites*, *Lecanites*, *Klipsteinia*, *Badiotites*, *Orthoceltites*, *Diplosirenites*, который появляется только в верхней подзоне, *Lobites*, *Paralobites*.

В кровле юлия Кристин различает зону *austriacum*. Как таковая, она впервые была выделена Фрехом (Frech, 1911) в верхней мергельной группе гор Баконь около Веспрема (Венгрия). Однако основные местонахождения этой зоны здесь исчезли в результате строительства. Поэтому Кристин предложил в качестве ее типовой местности Фойеркогель, поскольку здесь еще в 1893 г. в пределах зоны *aonoides* Мойсисович выделил линзу с *T. austriacum*. В зоне *austriacum* почти полностью исчезает род *Trachyceras*. Его место занимают *Austrotrachyceras*, *Neoprotrachyceras*, *Sirenites* и *Sibyllites*. Из предыдущей зоны сюда поднимаются *Dittmarites* и *Orthoceltites*. Зона *austriacum* делится на две подзоны: *austriacum* и *Sirenites*. Верхняя из них выделена в единственном местонахождении около Гламоча в Югославии и характеризуется присутствием представителей одного рода *Sirenites* (Krystyn, 1973, 1978). Допускается в ней и существование рода *Neoprotrachyceras*, поскольку он встречается как ниже, так и выше этой зоны.

Верхний карнийский подъярус — туваль был предложен Мойсисовичем для слоев с *Tropites subbullatus* Раппольштайна около Халлайна. Как показали недавние исследования австрийских геологов и палеонтологов, эти слои разбиты здесь тектоническими трещинами и залегают в неясной стратиграфической последовательности (Zapfe, 1971, 1973, 1974; Krystyn, Schlager, 1971; Krystyn, 1973, 1974b, c). Другие местонахождения фауны *T. subbullatus*, которые были известны Мойсисовичу, а именно: Миллибрункогель и Рашберг, представляют собой заполнения трещин в отложениях нижнего карния.

В Северных Альпах обнаружен единственный разрез, в котором слои с *T. subbullatus* занимают сравнительно четкое стратиграфическое положение. Этот разрез находится на северном склоне Фойеркогеля в Ретельштайне, около Бад-Аусзе. Первые описания его принадлежат Хайнриху (Heinrich, 1915) и Динеру (Diener, 1921). Кристин, детально изучивший разрез Фойеркогеля, предлагает рассматривать его как типовой разрез тувалья (Krystyn, 1973, 1974b, c; Krystyn et al., 1980). Он выделяет здесь выше зоны *austriacum* юлия зоны *Tropites dilleri*, *T.*

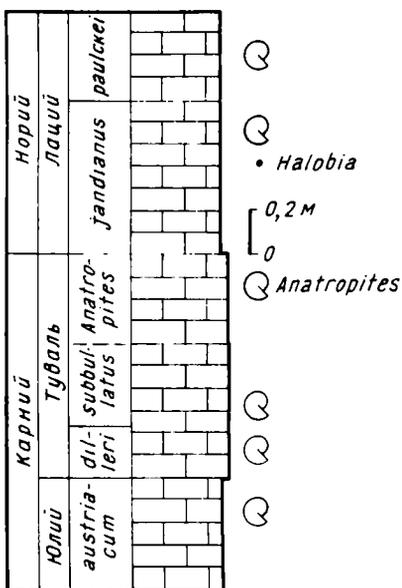


Рис. 11. Разрез тувалья (стратотип) и нижнего нория в Фойеркогеле (по данным Krystyn, Schöllnberger, 1972; Krystyn, 1973, 1974b; Krystyn et al., 1980)

subbullatus и *Anatropites* тувалья (рис. 11). Зона *dilleri*, стратотип которой находится в Калифорнии, плохо представлена в альпийско-средиземноморском триасе. Она обнаружена лишь в одном из карьеров Фойеркогеля, а также известна в Сицилии и Югославии (Tozer, 1971a; Krystyn, 1973; Krystyn et al., 1980). В зоне *subbullatus* встречаются *Tropites*, *Discotropites*, *Hoplotropites*, *Anatomites*, *Anasirenites*, *Jovites*, *Projuvavites*, *Hannaoceras*, *Tornquistites*, *Mojsvarites*, *Megaphyllites*, *Pinacoceras*, *Arcestes*, *Cladiscites*, *Hypocladiscites*. Она делится на две подзоны: *Projuvavites crasseplicatus* и *Tropites subbullatus* (см. табл. 8). Для нижней подзоны, кроме руководящего вида, характерен *Discotropites sandlingensis*. Разнообразные тропитиды определяют верхнюю подзону.

В зоне *Anatropites* тоже различаются две подзоны: *Discotropites plinii* и *Gonionotites cf. italicus*. Для нижней из них характерны *Discotropites*, *Margaritropites* и *Anatropites*; из зоны *subbullatus* сюда проникают *Tropites*, *Hoplotropites*, *Jovites*, *Projuvavites*, *Anasirenites*, *Hannaoceras* и *Tornquistites*. Верхнюю подзону определяют *Microtropites*, *Euisulites* и *Thisbites*. Выше следует зона *Guembelites jandianus*, с которой начинается норий.

Спат (Spath, 1934) разделил карний на три части: *Trachyceratan* (зоны *aon* и *aonoides*), *Carnitan* (зона *floridus*) и *Tropitan* (зона *subbullatus*). По сравнению с предыдущими схемами новым элементом здесь является зона *Carnites floridus*, образующая особое подразделение карния. Она была выделена без серьезного стратиграфического обоснования и не получила признания среди исследователей.

Большое влияние на развитие альпийской зональной схемы оказали работы Тозера. Так, канадский палеонтолог первый указал на большую близость зон *aon* и *aonoides* по их фаунистическому содержанию и даже допускал возможность их частичной синхронности (Tozer, 1967). Разработанная им на американском материале зональная шкала верхнего триаса дала толчок к поискам более дробного деления альпийского триаса и помогла выявить ряд ошибок в классической схеме.

Тозер отказался от трехчленной схемы карнийского яруса и предложил перейти к ее двучленному варианту (Tozer, 1967, 1971a, 1974, 1981b; Silberling, Tozer, 1968). В нижнем карнии он различает две зоны: *Trachyceras obesum* и *Sirenites nanseni*. Их типовой местностью является гора Эве в бассейне р. Тоуд на северо-востоке Британской Колумбии. Для нижней зоны характерны *Trachyceras*, *Clionites* и *Sogoceras*, для верхней — несколько видов рода *Sirenites*. Зона *obesum* сопоставляется с зонами (или подзонами) *aon* и *aonoides*, а зона *nanseni* с зоной *austriacum* Восточных Альп. В верхнем карнии американского стандарта выделяются три зоны: *Tropites dilleri*, *T. welleri* и *Klamathites macrolobatus*. Их автором является Силберлинг (Silberling, 1956, 1959). Типовая местность двух нижних зон находится в Северной Калифорнии (округ Шеста), а верхней — в Западной Неваде (горы Шошони). Зону *dilleri* характеризуют *Spirogmoceras*, *Traskites*, *Paratropites*, *Discotropites*, *Gymnotropites*, *Vacchites*, *Leconteiceras*, *Trachysagenites*, *Thisbites*, *Trachystenoceras*. Ее аналоги не известны в Альпах, но обнаружены в Югославии и Сицилии. Фаунистический комплекс зоны *welleri* образуют *Tropites*, *Discotropites*,

Hannaoceras, Projuvavites, Homerites, Hoplotropites, Jovites, Pamphagosirenites, Arctosirenites. Эта зона коррелируется с альпийской зоной *subbullatus*. Для верхней зоны *macrolobatus* характерны *Klamathites*, *Thisbites*, *Anatropites*, *Tropites*, *Gonionotites* и *Griesbachites*. Ее можно увязать с зоной *Anatropites* Восточных Альп.

Несколько иначе подошел к зональному делению и корреляции карния Коцур (Kozur, 1973a, b, 1974c, 1975, 1976). В кассианских слоях (кордеволь) он выделил две зоны: *sutherlandi* s. str. (без *Trachyceras* aop) и aop (с *Trachyceras*), которые сопоставил с канадской зоной *sutherlandi*. На этом основании Коцур пришел к выводу, что в Тетисе *Trachyceras* появился раньше, чем в Бореальной области, и тем самым поставил под сомнение пригодность этого рода для глобального трассирования нижней границы карния. В юлии Коцур различает зоны *aonoides* и *nanseni*, которые сопоставляет с зонами *obesum* и *nanseni* Канады. Для тувала он полностью принял североамериканское зональное деление (см. табл. 8).

Я не нахожу достаточно веских оснований для сопоставления альпийской зоны aop с верхами канадской зоны *sutherlandi*. Зона aop занимает более высокое стратиграфическое положение и должна коррелироваться с зоной *obesum* по массовому появлению рода *Trachyceras*. Фаунистические комплексы зон aop и *aonoides* настолько близки между собой, что их целесообразно объединить в одну зону, которую Кристин предложил называть зоной *aonoides*. Я принимаю это предложение. Вместе с зоной *austriacum* зона *aonoides* образует нижний подъярус карния — юлий. В верхнем подъярусе — тувале вслед за Кристином я различаю зоны *dilleri*, *subbullatus* и *Anatropites*, причем последнюю, как и Цапфе (Zapfe, 1974), называю зоной *Anatropites spinosus*.

Норийский ярус

Этот ярус, название которого происходит, вероятно, от Норийских Альп, имеет довольно сложную историю. Его предложил Мойсисович (Mojsisovics, 1869) для халльштатских известняков с *Ammonites metternichi* Зальцкаммергута и первоначально ошибочно поместил между альпийским раковинным известняком и карнием. Когда выяснилось, что эта часть халльштатских известняков в действительности лежит выше карния, Мойсисович (Mojsosovics, 1892b) предложил для нее название ювавского яруса (от латинского названия Зальцкаммергута — Ювавум), а название "норийский" оставил для докарнийских отложений. Как уже указывалось, против этого предложения горячо выступил Биттнер (Bittner, 1892a), доказывая, что название "норийский" следует сохранить для верхней части халльштатских слоев. Со временем точка зрения Биттнера получила признание, хотя сам Мойсисович так и не принял ее.

В своем ювавском ярусе Мойсисович (Mojsisovics, 1893) различал первоначально пять зон: в нижнем подъярусе — *Sagenites giebeli* и *Cladiscites ruber*, в среднем — *Cyrtopleurites bicrenatus*, в верхнем — *Pinacoceras metternichi* (с подзонами *Choristoceras haueri*, *P. metternichi*) и *Sirenites argonautae* (табл. 9). Эти зоны были основаны на изолированных местонахождениях аммоноидей и располагались в соответствии с филогенетическими представлениями автора. Два года спустя Мойсисович (Mojsisovics et al., 1895) назвал нижний подъярус лацийским (от латинского названия Зальцкаммергута — Лаций), средний — алаунским (от алаунов, населявших в древности район Халлайна в Зальцкаммергуте), а верхний — севатским (от кельтского племени севатов, живших между Инном и Энсом в Австрии). Позже он выделил в основании лация еще одну зону — *Discophyllites patens* (Mojsisovics, 1902).

Зональная схема Мойсисовича сразу же подверглась критике со стороны Китля (Kittl, 1903a), который указал, что зоны *patens* и *argonautae* имеют слишком ограниченное распространение и неопределенную фаунистическую характеристику.

Динер (Diener, 1921) дополнил нижний норий зоной *Heinrichites paulckeii*. Он же указал на неясность стратиграфического положения зон *giebeli* и *ruber* (Diener, 1926).

Спат (Spath, 1934) вслед за Киттлем (Kittl, 1903) и Артгабером (Arthaber, 1906) отказался от трехчленного деления норийского яруса. Он различал в нем два подразделения: *Haloritan* и *Pinacoceratan*. Нижнее подразделение включало зоны *paulckeii*, *giebeli* и *bicrenatus*, а верхнее — зоны *metternichi* и *argonautae*.

Несмотря на отдельные критические замечания, зональная схема Мойсисовича более полувека служила международным стандартом нория. Первый серьезный удар нанес ей в 1965 г. Тозер. Опираясь на детальные исследования формации Пардонет на р. Пис в Британской Колумбии, он выявил четкую последовательность аммоноидей, на которой построил зональную схему норийского яруса (см. табл. 9). В нижнем нории Тозер выделил зоны *Mojsisovicsites kerri* и *Malayites dawsoni*, в среднем — *Juvavites magnus*, *Drepanites rutherfordi* и *Himavatites columbianus*, в верхнем — *Monotis subcircularis* и слои с *Rhabdoceras suessi* (Tozer, 1965c). Несколько позже он предложил для верхнего нория зону *Rh. suessi* (Tozer, 1967), полагая при этом, что ее можно разделить на нижнюю зону *suessi*, отвечающую его прежней зоне *subcircularis*, и верхнюю зону *suessi*, соответствующую слоям с *Rh. suessi*. Зоны нижнего и среднего нория были основаны на разрезах Браун-Хилла в северо-восточной части Британской Колумбии. В качестве типовой местности зоны *suessi* Тозер указал хр. Клен-Элпаин в Северо-Западной Неваде.

В последние годы выяснилось, что *Rh. suessi* проходит почти до самых верхов триаса (Urlichs, 1972; Krystyn, 1974; Zapfe, 1974), в связи с чем он утратил свою роль зонального индекса. Учитывая это, Тозер (Tozer, 1979b, 1980a, 1981b, 1982) предложил изменить номенклатуру зоны *suessi*. Он разделил ее на зоны *Gnomohalorites cordilleranus* и *Cochloceras amoenum*, отвечающие нижней и верхней зонам *suessi* его прежней схемы. Типовую местность нижней зоны представляет гора Лудингтон в северо-восточной части Британской Колумбии. Здесь эта зона залегает в формации Пардонет непосредственно над средненорийской зоной *columbianus*. Типовой местностью верхней зоны *amoenum* Тозер избрал долину р. Тайотон-Крик на юге Британской Колумбии. Здесь эта зона охватывает слои с *Cassionella* серии Тайотон, перекрывающие слои с *Monotis subcircularis* (зона *cordilleranus*).

Для зоны *kerri* характерны *Mojsisovicsites*, *Pterosirenites*, *Cyrtopleurites*, *Thisbites*, *Styrites*, *Tropiceltites*, *Dimorphites*, *Gonionotites* и *Guembelites*, для зоны *dawsoni* — *Malayites*, *Metacarnites*, *Pseudocardioceras*, *Wangoceras* и *Gonionotites*, для зоны *magnus* — *Juvavites*, *Indojuvavites*, *Cyrtopleurites*, *Pteroceras* и *Acanthinites*, для зоны *rutherfordi* — *Drepanites*, *Cyrtopleurites*, *Acanthinites*, *Didymites* и *Hauerites*. Особенно богат и разнообразен в Британской Колумбии комплекс зоны *columbianus*—*Himavatites*, *Neohimavatites*, *Pseudosirenites*, *Vredenburgites*, *Alloclionites*, *Pleurodistichites*, *Steinmannites*, *Buchites*, *Helictites*, *Distichites*, *Parathisbites*, *Thetidites*, *Phormedites*, *Parathetidites*, *Hypisculites*, *Pseudothetidites*, *Halorites*, *Sagenites*, *Episculites*, *Parajuavavites*, *Placites*, *Pinacoceras*, *Rhacophyllites*. В средней части этой зоны появляются первые двустворки семейства *Monotidae* (*Eomonotis scutiformis*). Зону *cordilleranus* представляют *Gnomohalorites*, *Placites*, *Sagenites*, *Metasibirites*, *Nassichukites*, *Paraguembelites*, *Rhabdoceras*, *Peripleurites*, *Arcestes*, *Rhacophyllites* и *Lissonites*. К этому же уровню относятся слои с *Monotis salinaria* и *M. ochotica*. Зону *amoenum* характеризуют *Cochloceras*, *Placites*, *Sagenites*, *Rhabdoceras*, *Rhacophyllites* и *Arcestes*.

При первой же попытке коррелировать североамериканские зоны нория с альпийскими Тозер встретил определенные трудности. Он не смог обнаружить в Альпах эквивалентов своей нижней зоны *kerri* и отнес ее к норию, потому что она залегает в Британской Колумбии над самыми верхними аналогами карния. Зону *dawsoni* Тозер увязал с альпийской зоной *paulckeii*, поскольку в той и другой присутствует род *Malayites*, и тоже включил ее в нижний норий. Вышеележащие

зоны *magnus*, *rutherfordi* и *columbianus* по своему фаунистическому содержанию оказались тесно связанными с альпийскими зонами *paulcke* и *bicrenatus*. Вначале Тозер все три свои зоны рассматривал как средненорийские, но позже отделил от них зону *magnus* и перевел ее в нижний норий (Tozer, 1980a, 1981b), поскольку была доказана ее одновозрастность с альпийской зоной *patens* (Krystyn, Schöllnberger, 1972). Таким образом, ни в нижнем, ни в среднем нории Северной Америки не нашлось места для аналогов альпийских зон *giebels* и *ruber*, на которых было основано выделение лация. Зону *suessi* Тозер коррелировал с верхненорийской зоной *metternichi* из халльштаттских известняков Штайнбергкогеля. С нею же он сопоставил зоны *giebels* и *ruber*. Все перечисленные зоны (*suessi*, *metternichi*, *giebels* и *ruber*) сближает присутствие рода *Rhabdoceras*, который в Северной Америке появляется в основании верхнего нория. В результате из трех зон, которые Мойсисович включал в лаций, только зона *patens* сохранила свое положение в нижнем нории. Наконец, самую верхнюю норийскую зону *argonautae*, выделенную Мойсисовичем в печенском известняке Зальцкаммергута, Тозер переименовал в средний норий, поскольку она содержит род *Distichites*, известный в Северной Америке только в зоне *columbianus*.

Работы Тозера стимулировали альпийских геологов. За последнее 10-летие они переизучили практически все классические местонахождения ископаемых, на которые опиралась зональная схема Мойсисовича. При этом выяснилось, что некоторые зональные комплексы аммоноидей представляют собой фауны из заполнения син-седиментационных трещин, пересекающих толщи халльштаттских известняков на глубину в несколько десятков метров (Krystyn et al., 1968, 1971a, b; Schlager, 1969; Zapfe, 1971, 1973, 1974; Krystyn, Schöllnberger, 1972). В старой литературе подобные захоронения часто назывались линзами. Так, зона *giebels* Мойсисовича основана на комплексе позднезорийских аммоноидей из заполнения трещины в нижненорийском массивном известняке Лайслинга, а зона *ruber* — на аналогичном комплексе из заполнения трещины в карнийском слое известняке Миллбрункогеля (рис. 12).

Группа сотрудников Геологического и Палеонтологического институтов Венского университета разработала новую зональную схему альпийского нория (Krystyn et al., 1971a, b, 1980; Krystyn, Schöllnberger, 1972; Krystyn, 1973, 1974b; Zapfe, 1974), близкую к североамериканской схеме (см. табл. 9). Зону *paulcke* Динера они расчленили на две зоны: *Guembelites jandianus* и *Malayites paulcke* s. str. Для зоны *jandianus* характерны *Mojsisovicsites*, *Gonionotites*, *Griesbachites*, *Anatomites*, *Guembelites*, *Styrites*, *Pinacoceras*, *Placites*, *Arcestes*, *Cladiscites*, *Tropiceclites*, *Megaphyllites* и *Rhacophyllites* (Krystyn, Schöllnberger, 1972). Она делится на две подзоны: *Dimorphites* sp. nov. 1 и *D. selectus* (Krystyn et al., 1980). Нижняя подзона определяется по появлению родов *Griesbachites* и *Dimorphites*. Верхняя подзона включает слои с *Guembelites* и отвечает зоне *kerri* Британской Колумбии. Зона *paulcke* в Альпах содержит аммоитов только в своей нижней части: *Malayites*, *Pinacoceras*, *Placites*, *Arcestes*, *Cladiscites*, *Hypocladiscites*, *Megaphyllites* (Krystyn, Schöllnberger, 1972). Этот комплекс характеризует подзону *Malayites paulcke*. В Гималаях Непала отложения с аналогичным комплексом перекрываются слоями с *Miltites* и *Malayites*. Эти мильтитовые слои условно рассматриваются как верхняя подзона в зоне *paulcke* (Krystyn et al., 1980).

Зону *patens* Мойсисовича альпийские геологи заменили зоной *Juvavites magnus* Тозера и поместили ее в самые верхи лация. Это изменение зонального названия продиктовано тем, что *Discophyllites patens* встречается и в нижележащей зоне *paulcke* и, следовательно, не может играть роль руководящего зонального вида. Зону *magnus* характеризуют *Juvavites interruptus*, *Pinacoceras*, *Placites*, *Arcestes*, *Stenarcestes*, *Cladiscites*, *Discophyllites* и *Rhacophyllites*.

Средненорийская (алаунская) зона *bicrenatus* Мойсисовича разделена в Альпах на две части: собственно зону *Cyrtopleurites bicrenatus* и халоритовый горизонт

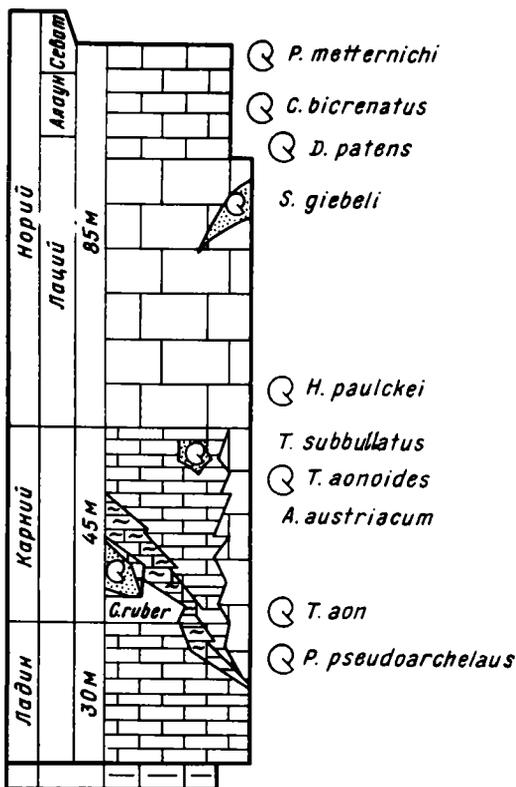
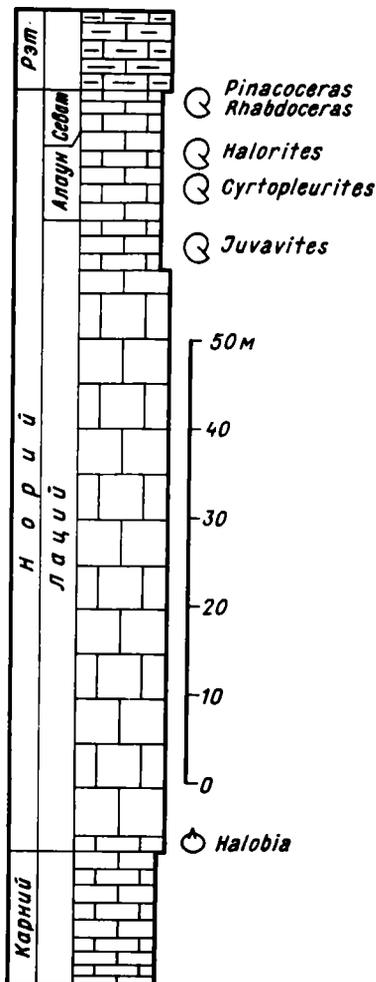


Рис. 12. Халльштаттские известняки Зальцкаммергута со стратиграфическим положением классических местонахождений поздне триасовых фаун (по данным Krystyn, 1974b)

Рис. 13. Разрез норийского яруса в Зоммерраукогеле (по данным Krystyn et al., 1971a, b; Krystyn, Schöllnberger, 1972)



(слои с Halorites). Фаунистический комплекс зоны bicrenatus богат и разнообразен; его составляют Cyrtopleurites, Hauerites, Drepanites, Steinmannites?, Heraclites, Ectolcites, Parathisbites, Daphnites, Didymites, Acanthinites, Pinacoceras, Placites, Arcestes, Stenarcestes, Cladiscites, Megaphyllites и Rhacophyllites, которые позволяют коррелировать альпийскую зону bicrenatus с канадской зоной rutherfordi. В халоритовом горизонте найдены немногочисленные виды рода Halorites. Недавно Тацрайтер (Tatzreiter, 1978, 1980) предложил использовать в стратиграфической схеме тетического триаса вместо халоритового горизонта канадскую зону columbianus. Однако вскоре он заменил ее зонами Himavatites hogarti (с подзонами H. watsoni, H. hogarti) и Halorites macer (с подзоной Amarassites semiplicatus semiplicatus и уровнем "катенатных халоритов"). Стратотипы этих зон находятся в халльштаттских известняках Тимора (Tatzreiter, 1981). Зону hogarti определяют Parathisbites, Jellinekites, Ectolcites и Himavatites. Кроме того, в ней часто встречаются Pseudosirenites, Argosirenites, Distichites, Paradistichites, Daphnites, Trachypleuraspidites, Episculites, Helistites и Paratibetites. Пределами зоны macer ограничены

Thetidites, *Pseudothetidites*, *Acanthothetidites*, *Alloclionites*, *Eosteinnannites*, *Brouwerites*, *Baenites*, *Halorites*, *Amarassites* и *Welterites*. Максимальное развитие здесь получают *Helictites*, *Leislingites*, *Steinmannites*, *Trachypleuraspides*, *Ophiceltites*, *Tibetites* и *Paratibetites*. Из зоны *hogarti* сюда переходят *Argosirenites*, *Pseudosirenites*, *Episculites*, *Distichites* и *Paradistichites*. Из гладкораковинных цератитов здесь особенно часты *Rhacophyllites*, *Pinacoceras*, *Arcestes*, *Cladiscites* и *Placites*.

Наконец, вместо севатской зоны *metternichi* Мойсисовича предложена зона *Rhabdoceras suessi*, поскольку *Pinacoceras metternichi* имеет ограниченное географическое распространение и почти не отличается от вида *P. parma*, известного в алауне (Krystyn et al., 1971a, b; Krystyn, Schöllnberger, 1972; Zapfe, 1968, 1974). Для этой зоны характерны *Rhabdoceras*, *Halorites*, *Catenohalorites*, *Sagenites*, *Dionites*, *Helictites*, *Steinmannites*, *Glyphidites*, *Cycloceltites*, *Metasibirites*, *Cochloceras*, *Paracochloceras*, *Peripleurites*, *Pinacoceras*, *Placites*, *Arcestes*, *Stenarcestes*, *Rhacophyllites*, *Megaphyllites*, *Cladiscites*, *Paracladiscites* (Krystyn et al., 1971a, b). Она делится на две подзоны: *Sagenites quinquepunctatus* и *S. reticulatus* (Wiedmann et al., 1979; Krystyn et al., 1980), которые соответствуют зонам *cordilleranus* и *amoenum* Тозера.

Из-за многочисленных тектонических нарушений, стратиграфической конденсации, нередкой приуроченности захоронений к синседиментационным трещинам и целого ряда других причин найти в Восточных Альпах разрезы с нормальным залеганием норийских аммоноидей оказалось делом довольно сложным. В конечном счете австрийские геологи остановили свой выбор на двух пунктах.

Один из них находится на северном склоне Фойеркогеля, недалеко от Бад-Ауэзе, где обнажаются фаунистически охарактеризованные пограничные отложения карния и нория. Здесь отчетливо выделяются две нижние зоны нория (*jandianus* и *paulckeii*), залегающие непосредственно над верхнекарнийской зоной *Anatropites spinosus* (см. рис. 11).

Остальные зоны нория хорошо прослеживаются в Зоммераукогеле, около Халльштатта. Здесь обнажается толща светлых массивных известняков мощностью около 60 м (рис. 13). Она залегает на красных слоистых известняках, в самой кровле которых найдены конодонты и двустворки *Halobia styriaca*, определяющие низы нория (Zapfe, 1973, 1974). Светлые массивные известняки перекрываются верхними красными известняками (до 20 м). Эта часть разреза в Зоммераукогеле включает все местонахождения норийских аммоноидей, образовавшиеся на склоне подводного поднятия и пространственно отделенные друг от друга (Krystyn et al., 1971a, b; Krystyn, Schöllnberger, 1972; Zapfe, 1973, 1974). На востоке района обнажаются маломощные слои с *Juvavites*, *Discophyllites* и др., представляющие зону *magnus* (зону *patens* Мойсисовича). Западнее, в 30 км от этого обнажения, вскрывается основная часть верхних красных известняков с *Syrtolepleurites*, *Drepanites* и др. Она относится к зоне *bicrenatus*, которую можно разделить на зону *bicrenatus* s. str. внизу и халоритовый горизонт сверху. Это обнажение зоны *bicrenatus* в Зоммераукогеле австрийские геологи предлагают рассматривать в качестве стратотипа норийского яруса (Krystyn et al., 1971a). Западнее от него в 150 м вскрывается кровля верхних красных известняков с *Pinacoceras metternichi*, *Cladiscites*, *Rhacophyllites* и др. Это зона *suessi* (зона *metternichi* Мойсисовича). Красные известняки нория перекрываются в Зоммераукогеле серыми цамбахскими мергелями, которые относятся к рэту.

Заслуживают внимания взгляды Коцура на расчленение нория. Как и остальные исследователи, он делит этот ярус на три подъяруса, но иначе определяет их границы. В соответствии с первоначальными представлениями Тозера, Коцур (Kozur, 1973a, b, 1974c, 1975, 1980b) включил в нижний норий только зоны *keggi* и *dawsoni*, отвечающие одноименным зонам Британской Колумбии (см. табл. 9). Он оспорил мнение Кристина о соответствии зоны *magnus* зоне *patens* Мойсисовича и отнес ее, как и зону *bicrenatus*, к среднему норию (алауну). Зону

Т а б л и ц а 10

Стратиграфическое распространение поздненорийских аммоноидей

Род	Алаун	Рэт			
	macer	suessi		marshi	
		quinquepunctatus	reticulatus	stuerzenbaumi	marshi
Megaphyllites	+	+	+	+	+
Placites	+	+	+	+	
Pinacoceras	+	+	+	+	
Arcestes	+	+	+	+	+
Stenarcestes	+	+	+	+	
Cladiscites	+	+	+	+	
Paracladiscites	+	+	+	+	
Rhacophyllites	+	+	+	+	+
Sagenites	+	+	+		
Halorites	+	+	+		
Catenohalorites	+	+	+		
Steinmannites	+	+			
Pseudosirenites	+	+			
Neotibetites	+	+			
Gnomohalorites		+			
Paraguembelites		+			
Nassichukites		+			
Metasibirites		+			
Lissonites		+			
Glyphidites		+			
Peripleurites		+	+		
Rhabdoceras		+	+	+	
Dionites			+		
Protoplatytes			+		
Cochloceras			+		
Wopfingites			+		
Cycloceltites				+	
Choristoceras			+	+	+
Vandaites				+	
Epsilonoceras				+	

columbianus Коцур коррелировал с халоритовым горизонтом Кристина и зоной argonautae Мойсевича. Он поместил ее в основании верхнего нория (севата), используя для этой зоны в своей последней работе название Мойсевича (Kozur, 1980b). Завершают севат в схеме Коцура зоны Sagenites giebeli и Cochloceras suessi.

При разработке зональной схемы нория, как и в предыдущих случаях, предпочтение отдается альпийским разрезам. Нижний норий (лаций) я принимаю в том объеме, какой придают ему Тозер и Кристин, и различаю в нем три зоны: jandianus, paulskei и magnus (см. табл. 9). При расчленении среднего нория (алауна) я придерживаюсь схемы Таурайтера, т.е. признаю зоны bicrenatus, hogarti и macer. Наибольшие трудности вызывает зональная номенклатура верхнего нория. Название metternichi, предложенное Мойсевичем для нижней зоны севата, отвергается в связи с нечеткостью диагностических признаков руководящего вида и его ограниченным географическим распространением. Зона argonautae Мойсевича по современным представлениям соответствует зоне bicrenatus алауна (Tatzreiter, 1978). Зона giebeli Мойсевича, возрожденная Коцуром, не известна

в нормальном стратиграфическом залегании и к тому же содержит смешанный комплекс амmonoидей. Учитывая это, я вынужден отказаться от перечисленных выше зон и предлагаю использовать для стандартной схемы верхнего нория зону *Rhabdoceras suessi* с подзонами *Sagenites quinquepunctatus* и *S. reticulatus* (см. табл. 9).

Анализ стратиграфического распространения позднеюрских амmonoидей показывает, что в подзоне *quinquepunctatus* достоверно присутствуют 22 рода. Из этого числа 14 родов проходят сюда из средненюрской зоны *maser*, а 8 впервые появляются на этом уровне: *Gnomohalorites*, *Paraguembelites*, *Nassichukites*, *Metasibirites*, *Lissonites*, *Glyphidites*, *Peripleurites* и *Rhabdoceras* (табл. 10). В подзоне *reticulatus* продолжают *Megaphyllites*, *Placites*, *Pinacoceras*, *Arcestes*, *Stenarcestes*, *Cladiscites*, *Paracladiscites*, *Rhacophyllites*, *Sagenites*, *Halorites*, *Catenohalorites*, *Peripleurites* и *Rhabdoceras*, исчезают *Steinmannites*, *Pseudosirenites*, *Neotibetites*, *Gnomohalorites*, *Paraguembelites*, *Nassichukites*, *Metasibirites*, *Lissonites*, *Glyphidites*, а появляются *Dionites*, *Cochloceras*, *Wopfungites*, *Choristoceras* и *Protoplatytes*. Кроме того, следует отметить еще девять родов, стратиграфический ранг которых пока не совсем ясен. Это *Brouwerites*, *Distichites*, *Episculites*, *Parajuvavites*, *Leislingites*, *Daphnites*, *Helictites*, *Ophiceltites* и "Pseudothetidites". Они достоверно известны из зоны *maser*, но, возможно, продолжают и выше. Эта неопределенность связана с тем, что перечисленные роды происходят из заполнения трещин со смешанной фауной среднего и верхнего нория в Лайслинге ("зона" *Sagenites giebeli*) и Миллибруннкогеле ("зона" *Cladiscites ruber*).

Рэтский ярус

Этот ярус был выделен Гюмбелем (Gümbel, 1859, 1861) как верхнее подразделение альпийского кейпера под названием рэтской группы или формации. Его название происходит от Ретийских Альп. В новый ярус Гюмбель включил кёссенские слои и дахштайнские известняки, которые широко распространены в Восточных Альпах и замещают друг друга по простиранию. Нижняя граница яруса проходит по кровле плитчатых известняков и главных доломитов, а верхняя — в основании зоны *Psiloceras planorbis* (геттанг). Характерными ископаемыми этого яруса являются многочисленные брахиоподы и двустворки виды *Rhaetavicula contorta* (Portlock), по которым он получил название зоны *contorta*. Редкость амmonoидей в самых верхах триаса заставила Мойсисовича включить эту зону в классическую стратиграфическую схему, целиком основанную на головоногих (Mojsisovics et al., 1895).

Аналогами кёссенских слоев в халльштатских фациях Зальцкаммергута и Южной Баварии являются цламбахские мергели, а во внеальпийских районах Европы (ГДР, ФРГ, Франция, Англия) — верхний (рэтский) кейпер с *Rh. contorta* и другими двустворками (Oppel, Suess, 1856; Kozur, 1974c, 1975).

В качестве стратотипической местности рэтского яруса Пюжен (Pugin, 1964) предлагал рассматривать хр. Рэтикон на границе Австрии и Швейцарии. Однако обычно за стратотип этого яруса принимается разрез кёссенских слоев Кендельбахского грабена к юго-востоку от Зальцбурга (Tozer, 1967, 1980a). Его подробно описали в прошлом веке Зюсс и Мойсисович (Suess, Mojsisovics, 1868). Здесь на плитчатых известняках залегает толща мергелей, известняков и сланцев мощностью около 180 м (рис. 14). Значительная часть ее (швабская и карпатская фации) охарактеризована двустворками *Rh. contorta* и брахиоподами. Лишь в самой кровле толщи, в зальцбургской фации (37 м), встречаются амmonoидеи *Choristoceras marshi*, впервые найденные здесь американским палеонтологом Маршем и описанные Хауэром (Hauer, 1866a). Перекрывают рэт предпланорбисовые слои (5 м) и известняки с *Psiloceras planorbis* (3 м), образующие основание геттанга. В Северо-Западной Европе в предпланорбисовых слоях найдены Schlo-

Рис. 14. Стратотип рэта в Кендельбахском грабене (по данным Suess, Mojsisovics, 1868; Wiedmann et al., 1979)

theimia sp. и псилоцератид *Neophyllites antedecens*, что позволяет относить указанные слои к зоне *planorbis* (Guérin—Franiatte, Müller, 1979; Wiedmann et al., 1979).

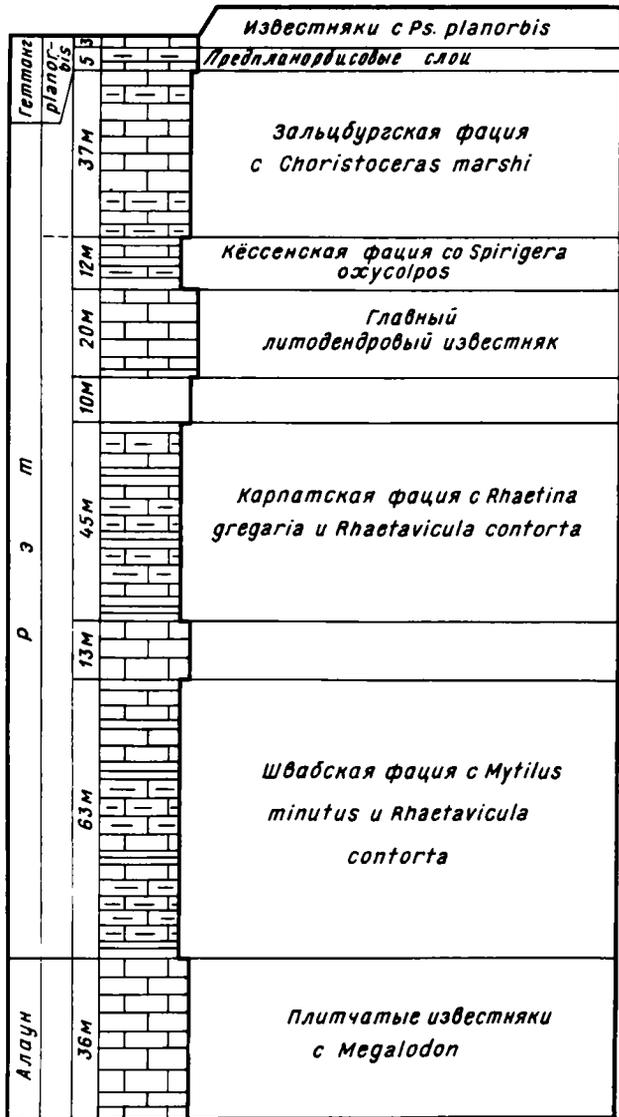
Разрез Кендельбахского грабена Тозер (Tozer, 1967) предложил в качестве стратотипа зоны *marshi*. Впервые эту зону использовал Динер (Diener, 1916а), в стратиграфической схеме которого она отвечала рэту. Однако позже он от нее отказался и вновь вернулся к зоне *contorta* (Diener, 1925).

Спат (Spath, 1934) разделил рэтский ярус на две части: *Rhaetitan* и *Eopsiloceratan* (см. табл. 9). К нижней части он отнес слои с *Choristoceras haneri*, рэтитовые слои и слои с *Ch. marshi*, а к верхней — слои с *Eopsiloceras planorboides*. Эта схема не получила признания.

Каммел (Kummel, 1957а) восстановил для рэта зону *marshi*. Она была принята большинством последующих авторов (Tozer, 1971а, 1974; Silberling, Tozer, 1968; Шевырев, 1968; Krystyn, Schöllnberger, 1972; Krystyn, 1974b; Zapfe, 1974; Wiedmann et al., 1979; Krystyn et al., 1980). Эта зона

имеет один существенный недостаток. Как видно из приведенного разреза Кендельбахского грабена (см. рис. 14), руководящий зональный вид приурочен здесь к верхам кёссенских слоев, а значительная нижележащая часть их лишена аммоноидей. Поэтому зона *marshi* составляет в стратотипе только часть рэтского яруса, причем ее соотношения с другими аммонитовыми зонами остаются неясными.

В этой связи представляет интерес разрез кёссенских слоев Вайсглофербаха в 75 км западнее Кендельбахского грабена, около Кёссена, на северо-востоке Тироля (Urlich, 1972; Mostler et al., 1978). В обобщенной форме здесь выделяются 1) швабская фация (50 м) с *Rhaetavicula contorta*, 2) нижняя кёссенская фация (30 м) с *Rhabdoceras suessi* и 3) верхняя кёссенская фация (20 м) с *Choristoceras marshi* (Wiedmann, 1974). Как и в стратотипе, в данном разрезе зона *marshi* охватывает самые верхи кёссенских слоев. Ниже ее, но над слоями с *Rh. contorta*, обнаружен *Rh. suessi*. Учитывая полноту фаунистической характеристики разреза Вайсглофербаха, немецкие и австрийские палеонтологи предложили рассматривать его как опорный разрез рэтского яруса (Wiedmann et al., 1979).



Коцур (Kozur, 1973 a—d, 1975, 1980a, b) различает в рэте две аммонитовые зоны: *Choristoceras haueri* (нижний рэт) и *Ch. marshi* (верхний рэт). Стратотип первой из них находится в цамбахских слоях, а стратотип второй — в кёссенских слоях. Принятая Коцуром зональная последовательность фактически не доказана. Киттль (Kittl, 1903a) в свое время считал слои с *Ch. haueri* и *Ch. marshi* разновозрастными. Это мнение ныне разделяет и Тозер (Tozer, 1980a).

Еще одну схему зонального деления верхов триаса опубликовал Видман (Wiedmann, 1973a, 1974). Основой для нее послужил разрез цамбахских слоев Грюнбахского грабена, около Зальцбурга, где различаются нижние мергели с *Phyllytoceras zlabachense*, *Arcestes cf. gigantogaleatus*, *Megaphyllites sp.*, *Choristoceras sp.*, средние мергели с *Rhabdoceras sp.*, *Megaphyllites robustus*, *M. insectus*, *Mojsvarites zlabachensis*, *Arcestes sp.* и верхние мергели с *Arcestes sp.* и кораллами. В соответствии с этим Видман выделил три зоны: *Ph. zlabachense*, *Rh. suessi* и *Ch. marshi*, которые сопоставил с подразделениями кёссенских слоев (*Rh. contorta*, *Rh. suessi* и *Ch. marshi*). В этом разрезе не ясно соотношение зоны *zlabachense* с нижележащими зонами. Кроме того, зональные вид *Ph. zlabachense*, по мнению Кристина (Krystyn, 1974b), который осмотрел его голотип, является представителем рода *Rhacophyllites*.

В одной из последних схем, разработанных западноевропейскими геологами (Wiedmann et al., 1979; Krystyn et al., 1980), зона *marshi* в соответствии с последовательностью аммоноидей в разных разрезах кёссенских слоев разделена на две подзоны: *Vandaite stuerzenbaumi* и *Choristoceras marshi*.

Поскольку в Восточных Альпах не обнаружены разрезы с непрерывной и четкой зональной последовательностью позднеюрских-рэтских аммоноидей, Тозер взял за основу зональной схемы этого стратиграфического интервала обнажения триасовых пород в южной части Британской Колумбии (Tozer, 1979b, 1980a, 1981b). В качестве самого верхнего подразделения триаса он выделил зону *Choristoceras crickmayi*, которая представлена в долине р. Тойотон-Крик, стратотипической местности этой зоны, пачкой песчаников и конгломератов серии Тойотон. Она согласно залегает на кассианелловых слоях (зона *Cochloceras amoenum*) той же серии и перекрывается отложениями геттанга с *Psiloceras aff. planorbis*. В этой пачке найдены *Choristoceras crickmayi* и *Arcestes sp.* Аналогичная последовательность отмечается в формации Габбс Невады (Muller, Ferguson, 1939; Tozer, 1980a). Над нижней пачкой этой формации с *Placites*, *Sagenites*, *Pinacoceras*, *Rhabdoceras*, *Peripleurites*, *Cochloceras* и *Rhacophyllites* (зона *amoenum*) залегают средняя и верхняя пачки с *Placites*, *Pinacoceras*, *Arcestes*, *Stenarcestes*, *Cladiscites*, *Paracladiscites*, *Cycloceltites*, *Choristoceras* и *Rhacophyllites* (зона *crickmayi*).

Я сохраняю в стандарте верхнего триаса альпийскую зону *marshi*. Анализ стратиграфического распределения аммоноидей показывает (см. табл. 10), что фаунистический комплекс ее нижней подзоны *stuerzenbaumi* включает 13 родов. Три из них появляются впервые на этом уровне (*Cycloceltites*, *Vandaite* и *Eopsiloceras*), а остальные переходят сюда из предыдущей зоны (*Megaphyllites*, *Placites*, *Pinacoceras*, *Arcestes*, *Stenarcestes*, *Cladiscites*, *Paracladiscites*, *Rhacophyllites*, *Rhabdoceras* и *Choristoceras*). Эта подзона хорошо сопоставляется с канадской зоной *crickmayi*. В верхней подзоне *marshi*, аналоги которой, по-видимому, отсутствуют в Северной Америке, известны только четыре доживающих рода аммоноидей: *Megaphyllites*, *Arcestes*, *Rhacophyllites* и *Choristoceras*.

После выяснения зональной последовательности аммоноидей в самых верхах триаса следует рассмотреть проблему рэтского яруса, которая имеет две стороны.

Одна из них касается системной принадлежности этого яруса. Леймерье (Leimeirie, 1839) считается основоположником точки зрения французских и английских геологов, согласно которой рэт (инфралейас) следует относить к юре. Это мнение опирается на палеогеографические соображения. Дело в том, что

во внеальпийских районах Западной Европы с рэтского кейпера начинается лейасовая трансгрессия.

Напротив, немецкие и австрийские геологи присоединились к мнению Оппеля (Oppel, 1856), который, исходя из палеонтологических соображений, считал, что границу триаса и юры следовало бы проводить между зонами *contorta* и *planorbis*, т.е. по кровле рэтского кейпера.

Особо следует остановиться на компромиссном решении, которое предложил В.И. Славин (1961). Он исходил из предположения, что альпийские и внеальпийские рэтские отложения разновозрастны. Кёссенские слои и дахштайнские известняки Восточных Альп Славин считает рэтскими и относит к триасу, а верхний кейпер (швабская фация) выделяет в особый баварский ярус, который включается в юрскую систему. Это предложение не получило поддержки, т.к. еще в середине прошлого века была доказана синхронность кёссенских слоев и швабской фации (Oppel, Suess, 1856). Современные палинологические исследования тоже подтверждают одновозрастность этих отложений (Schuurman, 1977, 1979).

Две основные точки зрения на положение рэтского яруса, отмеченные выше, просуществовали до наших дней. Лишь в 60-е годы французский представитель на Международном коллоквиуме по юрской системе (Люксембург, 1962 г.) согласился с включением рэта в триасовую систему (Pugin, 1964). Эту же точку зрения поддержал Британский мезозойский комитет (Pearson, 1970). Таким образом, в настоящее время принадлежность рэтского яруса к триасу можно считать практически общепризнанной. Не вызывает разногласий и верхняя граница этого яруса, которая проходит в основании геттангской зоны *planorbis*.

Остается рассмотреть другой, более сложный, аспект рэтской проблемы, а именно, положение нижней границы рэта или соотношение между рэтом и норием. Трудность заключается в том, что оба яруса были выделены в разных фациальных зонах, территориально разобщенных между собой: норий — в халльштаттских известняках, а рэт — в кёссенских слоях.

Как уже указывалось, зона *marshi*, которая считается многими специалистами синонимом рэтского яруса, занимает только верхи кёссенских слоев. Зональная принадлежность нижележащей части этих слоев остается неясной, несмотря на недавние находки в ней *Rh. suessi*.

Верхний норий, или севат, был выделен Мойсисовичем (Mojsisovics et al., 1895) в объеме двух зон: *Pinacoceras metternichi* и *Sirenites argonautae*. Зона *argonautae* основана на печенских известняках. В настоящее время по своему фаунистическому содержанию она справедливо рассматривается как аналог средненорийской зоны *columbianus* (Tozer, 1971a). К зоне *metternichi* Мойсисович (Mojsisovics, 1902) отнес цамбахские слои (хорлоцеровые слои и хористоцеровые мергели), серый и красновато-желтый севатский мрамор, белые криноидные известняки Штайнбергкогеля. При этом он ошибочно считал, что цамбахские слои образуют нижнюю подзону *Ch. haueri*, а севатский мрамор — верхнюю подзону *P. metternichi*. Как показал Киттль (Kittl, 1903a), в действительности хористоцеровые мергели находятся в кровле разреза и, возможно, коррелируются с зоной *Ch. marshi* кёссенских слоев. Таким образом, верхний норий в понимании Мойсисовича включал фактически весь рэтский ярус Гюмбеля или по крайней мере его большую часть.

Киттль (Kittl, 1903a) обратил внимание на то, что комплекс аммоноидей, описанных Помпецким (Pompeckj, 1895) из кёссенских слоев, имеет вид обедненной норийской фауны. Поэтому он высказал предположение, что кёссенские слои, а также цамбахские мергели, разновозрастны с верхненорийскими халльштаттскими известняками и представляют их особую фацию. Этот взгляд на рэтские отложения как фациальную разновидность верхнего нория нашел подтверждение и получил поддержку со стороны современных специалистов (Дагис, 1963a, 1974; Zapfe, 1967a, b, 1974; Urlichs, 1972; Fabricius, 1974; Krystyn, 1974b).

Отсюда возникает вопрос: если признавать рэт как самостоятельный ярус, то где проводить границу между ним и норием? Ответы на него даются разные.

Некоторые авторы ограничивают рэт единственной зоной *marshi* (Kummel, 1957a; Pearson, 1970; Zapfe, 1974; Michalik, 1980) или двумя зонами *hauegi* и *marshi* (Kollárová-Andrusovová, 1961; Kozur, 1973a—c, 1975, 1980a), т.е. самыми верхними кёссенских и цламбахских слоев. Ввиду большой редкости находок руководящего зонального рода *Choristoceras* рэт в таком объеме практически не поддается опознанию и корреляции.

И.И. Тучков (1956, 1962a,б, 1966; Громов, Тучков, 1971) опустил нижнюю границу рэта до кровли моноклиновых слоев, т.е. до подошвы подзоны *reticulatus*. Эта точка зрения не нашла сторонников, хотя указанный уровень более четко трассируется в глобальном масштабе, чем зона *marshi*.

Еще дальше в том же направлении пошел Ю.Н. Попов (1961a), который отнес к рэту весь севат. В таком объеме рэтский ярус признают некоторые немецкие и австрийские геологи (Wiedmann, 1973a, 1974; Tollmann, 1976, 1978). Эта точка зрения получила поддержку на заседании Международной подкомиссии по триасовой системе 3—4 июля 1978 г. в Мюнхене, где было предложено рассматривать алаун как верхний норий, а севат как нижний рэт (Wiedmann et al., 1979; Krystyn et al., 1980).

Некоторые специалисты считают целесообразным отказаться от рэта, несмотря на его приоритет, в пользу более четкого и ясного верхнего нория, или севата. Впервые эту точку зрения со всей определенностью выразил Фромаже (1940, с. 423), который, опираясь на свои исследования в Индокитае, пришел к следующему выводу: "... рэтский ярус не может быть отделен от норийского ни со стратиграфической, ни с тектонической точек зрения, ни даже с точки зрения палеонтологии, по крайней мере в том, что касается морской фауны этих ярусов. Поэтому нет никаких оснований выделять рэт в отдельный ярус; он просто образует наиболее высокую зону норийского яруса". К этому мнению присоединилась часть исследователей как в нашей стране, так и за рубежом (Афицкий, 1970, 1974; Архипов, 1974; Fabricius, 1974; Krystyn, 1974b; Baud, 1977). Авторы недавно опубликованной книги о стратиграфии триасовых отложений Северо-Востока СССР (Дагис и др., 1979) с одной стороны склоняются "к отказу от выделения рэтского яруса" (там же, с. 146), с другой — включили его как эквивалент зоны *marshi* в слои стратиграфические схемы (там же, табл. 3, 12).

Один из самых авторитетных специалистов в области триасовой стратиграфии Тозер после временного признания рэтского яруса, который он рассматривал в объеме зоны *marshi* (Tozer, 1967, 1971a, 1974; Silberling, Tozer, 1968), в своих последних работах отказался от него (Tozer, 1980a, 1981b). Как уже указывалось, он выделил в самых верхах триаса три зоны (*cordilleranus*, *atmoenum* и *stickmaui*), которые образуют в авторской трактовке верхний норий (севат).

Поскольку кёссенские слои, олицетворяющие рэт, более или менее полно соответствуют севату, целесообразно признать их эквивалентами. В этом случае рэтская проблема приобретает чисто номенклатурный характер. Она сводится к решению вопроса о названии (рэт или севат) и стратиграфическом ранге (ярус или подъярус) самого верхнего подразделения триаса. Поскольку название Гюмбеля имеет исторический приоритет перед севатом Мойсисовича, то это подразделение должно называться рэтом. На современном этапе я рассматриваю рэт как верхний подъярус нория. В дальнейшем, как считает Тозер (Tozer, 1980a), его можно будет повысить до уровня яруса и разделить на два подъяруса: нижний (подзона *quinquepunctatus*) и верхний (подзона *reticulatus*, зона *marshi*). Следует заметить в связи с этим, что верхний рэт в указанном объеме отвечает надмоноклиновым слоям Северо-Западного Кавказа или лабинскому подъярусу Славина (1961).

Итак, верхний триас делится на 2 яруса, 5 подъярусов и 13 зон (см. табл. 8, 9). При абсолютной продолжительности поздне триасовой эпохи в 25 млн. лет на карнийский век приходится 10 млн., на норийский — 15 млн. лет (Webb, 1981; Найдин, 1982; Odin, Kennedy, 1982), а зональное время составляет в среднем 2 млн. лет.

КЛАССИФИКАЦИЯ ТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ

Вся полуторавековая история изучения триасовых аммоноидей представляет собой летопись многочисленных попыток найти правильный путь к их классификации. Трудно назвать признаки, которые не использовались бы в этих целях. Форма раковины, длина жилой камеры, положение сифона, характер скульптуры и особенности лопастной линии были положены в основу различных схем классификации. Ни одна из них не выдержала проверки временем. До сих пор мы не имеем системы, которая была бы филогенетически обоснованной и практически удобной.

Ныне существуют два принципиально различных подхода к разработке филогении и классификации аммоноидей. Один из них, особенно популярный в англоязычных странах (Англии, США и Канаде), сводится к поискам в последовательных горизонтах внешне сходных форм, которые по степени морфологической близости объединяются в роды, семейства и более высокие таксоны. Этот эмпирический метод сталкивается с непреодолимыми трудностями при наличии перерывов в ископаемой летописи. Другой путь построения филогенетической классификации опирается на онтогенетические исследования, которые позволяют выявлять группы обычно высокого таксономического ранга с одинаковым типом развития лопастной линии. На мой взгляд, при разработке системы аммоноидей необходимо сочетание обоих методов исследования.

РАННИЕ ПОПЫТКИ КЛАССИФИКАЦИИ

Более 150 лет назад Хаан (Naap, 1825), опираясь на характер лопастных элементов, разделил всех известных в то время аммоноидей на три рода: *Goniatites*, *Ceratites* и *Ammonites*, положив тем самым начало классификации этой группы. На основании зазубренности лопастей Бух (Buch, 1829a, b, 1832, 1849) отнес к цератитам семь видов из триаса, а также несколько видов из девона, карбона и мела. Позже Хауэр (Hauer, 1860, 1866a) описал еще несколько родов с необычной формой раковины (гетероморф), в том числе *Cochloceras*, *Rhabdoceras* и *Choristoceras* из верхнего триаса.

Считая признаками большого систематического значения длину жилой камеры и характер устьевого края, Зюсс (Suess, 1865) выделил по ним из группы аммонитов триасовый род *Arcestes*. Этот принцип классификации был подхвачен рядом исследователей, которые делили триасовых аммоноидей по размерам жилой камеры на *Brevidomes* и *Longidomes* (Haug, 1898), *Microdoma* и *Macrodoma* (Arthaber, 1911, 1912a) или *Brachydoma*, *Metriodoma* и *Macrodoma* (Diener, 1916). Однако от метода Зюсса по ряду причин пришлось отказаться: во-первых, раковины с сохранившимся устьевым краем очень редки и, следовательно, истинная длина жилой камеры в большинстве случаев неизвестна; во-вторых, одинаковые размеры жилой камеры могут повторяться в группах разного происхождения.

Яркую страницу в историю изучения триасовых аммоноидей вписал Мойсисович. В 1882 г. он разделил их на две группы: *Ammonaea trachyostraca* (формы

с развитой скульптурой) и *Ammonea leiostraca* (формы с гладкой поверхностью или слабой скульптурой). Более мелкие подразделения этой системы были основаны на длине жилой камеры, форме раковины и характере лопастной линии (Neumayr, 1875; Mojsisovics, 1873—1875, 1879, 1882b, 1893, 1896, 1902). Классификацию Мойсисовича можно представить в следующем виде:

I. *Ammonea trachyostraca*

A. *Ceratitoidea* (*Trachyostraca brachydoma*)

Семейство *Meekoceratidae* Waagen, 1895

Семейство *Dinaritidae* Mojsisovics, 1882

Семейство *Tirolitidae* Mojsisovics, 1882

Семейство *Ceratitidae* Mojsisovics, 1879

B. *Tropitoidea* (*Trachyostraca macrodoma*)

Семейство *Haloritidae* Mojsisovics, 1893

Семейство *Tropitidae* Mojsisovics, 1875

Семейство *Celitidae* Mojsisovics, 1893

Семейство *Didymitidae* Haug, 1894

Семейство *Sibiritidae* Mojsisovics, 1896

Семейство *Clydonitidae* Mojsisovics, 1879

2. *Ammonea leiostraca*

A. *Arcestoidea* (*Leiostraca macrodoma*)

Семейство *Arcestidae* Mojsisovics, 1875

Семейство *Joannitidae* Mojsisovics, 1882

Семейство *Cladiscitidae* Zittel, 1885

Семейство *Lobitidae* Mojsisovics, 1882

B. *Pinacoceratoidea* (*Leiostraca brachydoma*)

Семейство *Pinacoceratidae* Mojsisovics, 1879

Семейство *Gymnitidae* Waagen, 1895

Семейство *Ptychitidae* Mojsisovics, 1882

Семейство *Noritidae* Karpinsky, 1889

Семейство *Sageceratidae* Hyatt, 1884

Семейство *Megaphyllitidae* Mojsisovics, 1896

Семейство *Lytoceratidae* Neumayr, 1875

Эта классификация на первый взгляд подкупала своей практичностью и простотой. Однако группировка семейств по характеру скульптуры и длине жилой камеры вызывала законные сомнения у некоторых исследователей (Hyatt, Smith, 1905), с полным правом допускавших возможность повторения данных признаков в различных филогенетических линиях. В конечном счете и этот принцип классификации был отброшен. Сами же семейства Мойсисовича, правда в измененных объемах, сохранились и прочно вошли во все современные схемы классификации.

Уже в конце прошлого века делаются попытки ввести в систематику триасовых аммоноидей более высокие, чем семейства, таксономические категории. Так, Хайэт (Hyatt, 1884, 1889) выделил среди них подотряды *Arcestinae* и *Ceratitinae*, а Вааген (Waagen, 1895) добавил подотряд *Pinacoceratidae*.

Одновременно идут поиски иных принципов классификации триасовых аммоноидей. Многие исследователи пытались использовать для этой цели характер лопастной линии.

Например, Ог (Haug, 1894) в рамках выделенных им филумов *Prolecanidés* (= *Leiostraca*) и *Glyphioceratidés* (= *Trachyostraca*) распределил семейства и роды по группам с одноконечными, двухконечными, трехконечными и цератитовыми лопастями. Критикуя этот принцип классификации, Мойсисович (Mojsisovics, 1896) справедливо указывал, что на практике он приводит к искусственному

объединению, поскольку одинаковые формы лопастей возникают независимо в разных группах.

Хайэт (Hyatt, 1900) пытался построить систему аммоноидей по характеру седел, распределив на этом сомнительном основании триасовые роды по четырем подотрядам: *Eurycampyli*, *Glossocampyli*, *Phyllocampyli* и *Discocampyli*. Первые три из них уходят своими корнями в девонский период, а четвертый отделился в перми от *Phyllocampyli*. Приведенные выше критические замечания Мойсисовича о классификации Ога полностью применимы и к системе Хайэта, в которой объединялись гомеоморфы разного возраста и происхождения. Так, в подотряде *Eurycampyli* оказались вместе гониатиты (торноцератиды, хейлоцератиды, перициклиды, гониатитиды, диморфоцератиды, талассоцератиды, гастроцератиды) и цератиты (отоцератиды, наннитиды, тропитиды и халоритиды), в подотряде *Glossocampyli* — агониатиты (фарцицератиды, белоцератиды) и цератиты (хеденстремииды, сагедератиды), в подотряде *Phyllocampyli* — пролеканиты (пролеканитиды, дарелитиды, проноритиды, медликоттииды), гониатиты (циклолобиды, попаноцератиды), цератиты (норитиды, лобитиды, искулитиды, сфингитиды, джоаннитиды, арцестиды, дидимитиды, кладисцитиды, мегафиллитиды) и филлоцератиды (уссуритиды, дискофиллитиды и др.). Подотряд *Discocampyli* включал всех остальных цератитов (ксенодисцитиды, офицератиды, микроцератиды, прионитиды, флемингитиды, сибиритиды, тиролитиды, динаритиды, цератитиды, бухитиды, арпадитиды, трахицератиды, тибетитиды, пинакоцератиды и др.).

Безуспешную попытку перестроить систематику триасовых аммоноидей по форме раковины и характеру лопастной линии предпринял Артгабер (Arthaber, 1911, 1912a). Он выделил пять стволов: *Beloceratea*, *Tornoceratea*, *Gephyrocera*, *Agathiceratea* и *Gastrioceratea*, искусственно объединив в них семейства и роды разного происхождения. В частности, к *Beloceratea* Артгабер отнес всех аммоноидей с адвентивными лопастями, повторив ошибку, ранее допущенную Ваагеном (Waagen, 1895). Как показал Динер (Diener, 1913, 1917b), адвентивные элементы образуются разными путями и роды с адвентивными лопастями возникали независимо в различных ветвях от форм с нормальными лопастными линиями. Неудачной оказалась и классификация Арабю (Arabu, 1932, 1933), разделившего триасовых аммоноидей на 18 семейств по морфологии лопастной линии: *Sagoceratidae*, *Noritidae*, *Haueritidae*, *Thalassoceratidae*, *Ptychitidae*, *Gymnitidae*, *Pinacoceratidae*, *Acrochordiceratidae*, *Haloritidae*, *Tropitidae*, *Popanoceratidae*, *Arcestidae*, *Cladiscitidae*, *Didymitidae*, *Cyclolobidae*, *Phylloceratidae*, *Clionitidae* и *Ceratitidae*. Основную часть их он выводил из каменноугольных родов *Gastrioceras* и *Glyphioceras*.

Для всех рассмотренных схем характерен формальный метод классификации. Опирающийся на признаки взрослых раковин без учета их изменений в онтогенезе, он неизбежно приводил исследователей к объединению гетерогенных и разъединению родственных групп.

С иных позиций подошел к проблеме классификации Смит. Ученик и последователь Хайэта, он пытался создать систему триасовых аммоноидей на основе онтогенетических исследований и принципов рекапитуляции. Вначале Смит (Hyatt, Smith, 1905; Smith, 1914, 1927) разделил аммоноидей триаса на шесть подотрядов: *Tropitoidea*, *Arcestoidea*, *Ptychitoidea*, *Lytoceratoidea*, *Pinacoceratoidea* и *Ceratitoidea*, берущих, по его мнению, начало от палеозойских родов *Gastrioceras* и *Gephyroceras*. В соответствии с таким представлением о происхождении триасовых аммоноидей Смит разделил их в своей последней работе, изданной уже после его смерти (Smith, 1932), на два клана — *Gastrioceratea* и *Gephyrocera*, которые объединяли шесть надсемейств: *Tropitoidea*, *Arcestoidea*, *Prolecanitoidea*, *Beloceratoidea*, *Dimorphoceratoidea* и *Pronoritoidea*. При этом он утверждал, что представители первых двух надсемейств проходят в своем раннем онтогенезе стадию каменноугольного рода *Gastrioceras*, а представители осталь-

ных — стадию девонского *Gephyroceras*. Смит считал, что стадии морфогенеза не просто указывают на общий ход предшествующего филогенетического развития, но олицетворяют конкретные предковые роды. Например, поздне триасовые арцестиды проходят стадии палеозойских *Adgianites* и *Marathonites*, кладисцитиды — стадию *Agathiceras*, а сагечератиды — стадии девонских *Beloceras* и *Timanites*. Современные исследования показали, что все эти роды не принадлежат к предковому ряду упомянутых семейств. Как справедливо заметил Шиндевольф (*Schindewolf*, 1934), Смит перешагнул границу разумной оценки фактов при онтогенетических исследованиях, чем в значительной мере способствовал дискредитации этого метода.

В конечном счете, несмотря на новые принципы классификации, Смит не избежал ошибок, допущенных его предшественниками. Так, в надсемействе *Beloceratoidea* он объединил разные по происхождению семейства — девонских белоцератид, каменноугольных продромитид и триасовых сагечератид, в надсемействе *Arcestoidea* — пермских циклолобид и триасовых арцестид, кладисцитид, птихитид.

Из приведенного обзора следует вывод, что ни одна из рассмотренных выше схем не отвечает требованиям филогенетической классификации. Это обстоятельство явилось одной из причин, побудивших авторов соответствующих выпусков "*Fossilium Catalogus*" расположить родовые названия триасовых аммоноидей не в систематическом, а в алфавитном порядке (*Diener*, 1915; *Kutassy*, 1933).

СОВРЕМЕННЫЕ СХЕМЫ КЛАССИФИКАЦИИ

Более счастливой оказалась судьба у классификации Спата (*Spath*, 1934, 1951). Без существенных изменений ее приняли многие современные специалисты. Спат разработал систему триасовых аммоноидей, опираясь на форму раковины, характер скульптуры и строение внешнего отрезка лопастной линии. При этом в отличие от своих предшественников он более строго учитывал стратиграфическое положение родов. Таким образом он смог показать, что все триасовые цератиты прямо или косвенно происходят от пермских ксенодисцид. Этим схема Спата выгодно отличалась от предыдущих классификаций, которые опирались на длинные филогенетические линии, уходившие своими корнями в палеозой. Но наряду с известными достоинствами она имела и определенные недостатки, обусловленные теоретическими взглядами ее автора. Будучи вначале сторонником Хайзта, Спат позже пересмотрел свои убеждения. Он решительно отказался от онтогенетических исследований и сознательно отверг принципы рекапитуляции, утверждая, что они не имеют никакой систематической и филогенетической ценности. По его мнению, новые признаки всегда возникают на ранних, наиболее изменчивых стадиях онтогенеза и затем смещаются в ходе филогенетического развития на взрослые стадии потомков. Спат признавал, что в процессе индивидуального развития аммонит проходит через ряд примитивных стадий, но считал, что эти стадии являются естественным результатом роста животного и не имеют отношения к его филогении (*Spath*, 1933, 1936). Он не признавал какого-либо систематического значения за способами образования лопастей, пренебрежительно относя их к разряду случайных изменений.

Такая позиция привела Спата к созданию расплывчатой морфологической классификации, которую он сам называл "эластичной". Она предложена автором в следующем виде (*Spath*, 1934, 1951).

Надсемейство *Pronoritida* Hyatt et Smith, 1905

Семейство *Medlicottidae* Karpinsky, 1889

Семейство *Sageceratidae* Hyatt, 1900

Надсемейство *Xenodiscida* Frech, 1902

Семейство Otoceratidae Hyatt, 1900
 Семейство Ophiceratidae Arthaber, 1911
 Надсемейство Meekoceratida Waagen, 1895
 Семейство Gyronitinae Waagen, 1895
 Подсемейство Gyronitinae Waagen, 1895
 Подсемейство Kumatitinae Waagen, 1895
 Семейство Flemingitidae Hyatt, 1900
 Семейство Xenoceltitidae Spath, 1930
 Подсемейство Xenoceltitinae Spath, 1934
 Подсемейство Inyoitinae Spath, 1934
 Семейство Paranoritidae Spath, 1930
 Семейство Proptychitidae Waagen, 1895
 Подсемейство Proptychitinae Spath, 1934
 Подсемейство Owenitinae Spath, 1934
 Семейство Paranannitidae Spath, 1930
 Подсемейство Paranannitinae Spath, 1934
 Подсемейство Columbitinae Spath, 1934
 Семейство Ussuridae Spath, 1930
 Семейство Hedenstroemiidae Waagen, 1895
 Подсемейство Hedenstroemiinae Spath, 1934
 Подсемейство Lanceolitinae Spath, 1934
 Подсемейство Aspenitinae Spath, 1934
 ? Подсемейство Beneckeinae Waagen, 1895
 Семейство Kashmiritidae Spath, 1934
 Семейство Meekoceratidae Waagen, 1895
 Подсемейство Meekoceratinae Spath, 1934
 Подсемейство Arctoceratinae Arthaber, 1911
 Подсемейство Dagnoceratinae Spath, 1934
 Семейство Noritidae Karpinsky, 1889
 Надсемейство Phylloceratida Hyatt, 1900
 Семейство Monophyllitidae Smith, 1913
 Семейство Discophyllitidae Spath, 1927
 Надсемейство Ceratitida Hyatt, 1900
 Семейство Prionitidae Hyatt, 1900
 Семейство Sibiritidae Mojsisovics, 1896
 Семейство Stephanitidae Arthaber, 1896
 Семейство Tirolitidae Mojsisovics, 1882
 Семейство Dinaritidae Mojsisovics, 1882
 Семейство Acrochordiceratidae Arthaber, 1911
 Семейство Beyrichitidae Spath, 1934
 Семейство Ceratitidae Mojsisovics, 1879
 Семейство Danubitidae Spath, 1951
 Семейство Balatonitidae Spath, 1951
 Семейство Hungaritidae Waagen, 1895
 Подсемейство Hungaritinae Arthaber, 1911
 Подсемейство Longobarditinae Spath, 1951
 Семейство Carnitidae Arthaber, 1911
 Семейство Proteusitidae Spath, 1951
 Семейство Aplococeratidae Spath, 1951
 Надсемейство Trachyceratida Haug, 1894
 Семейство Trachyceratidae Haug, 1894
 Семейство Clydonitidae Mojsisovics, 1879
 Семейство Clionitidae Arabu, 1932
 Семейство Arpaditidae Hyatt, 1900

- Семейство Lecanitidae Hyatt, 1900
- Семейство Heraclitidae Diener, 1920
- Семейство Cyrtoleporitidae Diener, 1925
- Семейство Tibetitidae Hyatt, 1900
- Семейство Buchitidae Hyatt, 1900
- Семейство Thisbitidae Spath, 1951
- Семейство Noridiscitidae Spath, 1951
- ? Семейство Distichitidae Diener, 1920
- Семейство Choristoceratidae Hyatt, 1900
- Семейство Cochloceratidae Hyatt, 1900
- Надсемейство Tropitida Hyatt, 1900
- Семейство Tropitidae Mojsisovics, 1893
- Семейство Tropicellitidae Spath, 1951
- Семейство Celtitidae Mojsisovics, 1893
- Семейство Metasibiritidae Spath, 1951
- Семейство Haloritidae Haug, 1894
- Подсемейство Haloritinae Spath, 1951
- Подсемейство Sagenitinae Spath, 1951
- Подсемейство Episculitinae Spath, 1951
- Семейство Didymitidae Haug, 1894
- Надсемейство Lobitida Hyatt, 1900
- Семейство Lobitidae Mojsisovics, 1893
- Надсемейство Arcestida Hyatt, 1900
- Семейство Arcestidae Mojsisovics, 1875
- Семейство Joannitidae Mojsisovics, 1882
- Семейство Sphingitidae Arthaber, 1911
- Семейство Cladiscitidae Zittel, 1884
- Семейство Megaphyllitidae Mojsisovics, 1896
- Семейство Nathorstitidae Spath, 1951
- Надсемейство Ptychitida Mojsisovics, 1882
- Семейство Ptychitidae Mojsisovics, 1882
- Семейство Isculitidae Spath, 1951
- ? Семейство Nannitidae Diener, 1897
- Надсемейство Pinacoceratida Mojsisovics, 1896
- Семейство Pinacoceratidae Mojsisovics, 1896
- Семейство Gymnitidae Waagen, 1895

Ревизия этой системы, проведенная рядом автором, свелась к следующим изменениям. Аркелл (Arkell, 1950) отнес надсемейство Phyllocerataceae к подотряду Phylloceratina.

Камелл (Kummel, 1952) рассматривал триасовых аммоноидей как подотряд Ceratitina. Приняв в целом классификацию Спата, он выделил два новых семейства: Dieneroceratidae (надсемейство Xenodiscaceae) и Hellenitidae (надсемейство Ceratitaceae), а также перенес прионитид и сибиритид в надсемейство Meekocerataceae, заметив при этом, что "многие из семейств можно было бы поместить в любое из двух или трех возможных положений с почти равным правом" (Kummel, 1952, с. 847).

Миллер и Ферниш (Miller, Furnish, 1954) исключили из числа цератитов надсемейство Pronoritida (= Medicottiaceae) и перевели его в подотряд Prolecanitina. В соответствии с законом приоритета они изменили названия надсемейств Xenodiscida, Meekoceratida, Trachyceratida на Otocerataceae, Noritaceae и Clydonitaceae.

Камелл (Kummel, 1957a) принял эти изменения и упразднил подсемейство Longobarditinae.

В "Основах палеонтологии" цератиты получили ранг отряда. Прионитиды и сибиритиды оставлены в надсемействе Ceratitaceae, а кроме того упразднены семейства Dieneroceratidae, Hellenitidae, Xenoceltitidae, Paranannitidae и Nathorstiidae; уссуриды и хеденстремииды объединены в надсемейство Hedenstroemiaceae; изменены ранги ряда таксонов семейственной группы (Gygonitinae, Owenitidae, Columbitidae, Lanceolitidae, Dinaritinae); Longobarditinae включены в семейство Hedenstroemiidae, Inyoitinae — в семейство Tropiceltitidae; выделены новое семейство Palaeophyllitidae в надсемействе Meekocerataceae и подсемейство Sturiinae в семействе Ptychitidae (Кипарисова и др., 1958).

Рис. 15. Основные типы дорсальной лопасти

а — литуидная лопасть филлоцератид,
б — зазубренная лопасть литоцератид



Частичную ревизию триасовых аммоноидей осуществил Ю.Н. Попов (1961б). Он вывел сагелцератид из отряда пролеканитид и, отнеся их к цератитам, объединил с хеденстремидами и лонгобардитидами в одном надсемействе, которое в соответствии с законом приоритета следовало бы назвать Sagecerataceae Hyatt, 1884, а не Hedenstroemiaceae Popow, 1961. В надсемействе Xenodiscaceae он собрал воедино парацельтитид, ксенодисцид, парананнитид, наннитид, офицератид, нордофицератид и динероцератид, разных по типам развития лопастной линии. Наконец, Попов предложил объединить сибиритид, тиролитид, динаритид и колумбитид, что, с моей точки зрения, заслуживает признания.

Контуры новой классификации триасовых аммоноидей наметил Шиндевольф (Schindewolf, 1968). Придавая большое систематическое значение форме дорсальной лопасти, он разделил по данному признаку всех мезозойских аммоноидей на два отряда: Phylloceratida и Lytoceratida. У филлоцератид эта лопасть литуидная, т.е. с двураздельным основанием и гладкими боковыми сторонами (рис. 15,а). У литоцератид она зазубренная (рис. 15,б). Поскольку почти все цератиты, по мнению Шиндевольфа, обладают литуидной лопастью, то они попадают в отряд филлоцератид. Лишь один норийский род Trachyphyllites относится к литоцератидам. В зависимости от особенностей развития лопастной линии Шиндевольф разделил триасовых филлоцератид на пять подотрядов: Phylloceratina, Ceratitina, Arcestina, Pinacoceratina и Lobitina. Филлоцератины отделились в конце ранней перми от пролеканитин и дожили до маастрихта. Они представляют корневую группу, от которой непосредственно произошли все остальные подотряды триасовых аммоноидей. Шиндевольф выделял еще и тропитид с их зазубренной дорсальной лопастью, однако он не указал таксономический ранг этой группы.

Рассматриваемая классификация вызывает следующие замечания (Шевырев, 1974). Далеко не все триасовые аммоноидеи имеют литуидную дорсальную лопасть. Кроме тропитид, можно указать такие роды, как Danubites, Acrochordiceras и Nicomedites (Ceratitaceae), Paranorites, Clypeoceras и Koninckites (Prop-tychitaceae), Aristoptychites, Sturia (Ptychitaceae), Stenopopanoceras, Parapopanoceras, Phyllocladiscites и Arcestes (Arcestaceae), Japonites, Caucasites, Gymnites и Arctogymnites (Pinacocerataceae), у которых она тоже с зазубренными сторо-

нами. Кроме того, среди цератитов известны формы с простой одноконечной дорсальной лопастью (семейства *Nannitidae*, *Lecanitidae*, *Celtitidae*, *Choristoceratidae* и *Cochloceratidae*), которые также не укладываются в рамки филлоцератид. К сожалению, Шиндевольф ограничился простым перечнем подотрядов, не раскрыв их содержания. Указанный недостаток предложенной классификации попытался устранить один из учеников Шиндевольфа — Видман (*Kullmann, Wiedmann, 1970; Wiedmann, Kullmann, 1981*). Однако он вынужден был признать, что в настоящее время невозможно решить эту задачу ввиду малочисленности данных о морфогенезе триасовых аммоноидей.

В своем обзоре онто- и филогенетических изменений септальных трубок и положения сифона у аммоноидей В.В. Друщиц и Л.А. Догужаева сохранили за цератитами ранг отряда (Друщиц и др., 1976а, б). Они разделили их на шесть подотрядов: *Paracelitina*, *Meekoceratina*, *Ceratitina*, *Arcestina*, *Pinacoceratina* и *Lobitina*. К парацельтитинам они отнесли надсемейства *Xenodiscaceae* и *Otocerataceae*, т.е. приняли этот подотряд в том бьеме, в каком он был выделен мною (Шевырев, 1968). В новый подотряд микроцератин включены *Meekocerataceae*, *Dinapitaceae*, *Tropitaceae* и *Noritaceae*. Цератитины представлены надсемействами *Ceratitaceae*, *Hungaritaceae* и *Clydonitaceae*, арцетины — *Proptychitaceae*, *Hedenstroemiaceae*, *Arcestaceae* и *Ptychitaceae*, пинакоцератины и лобитины — соответственно *Pinacocerataceae* и *Lobitaceae*. Эта схема на подотрядном уровне — несколько измененный вариант классификации Шиндевольфа.

Кристин (*Krystyn, 1978*) возродил недавно надсемейство *Trachycerataceae* в новом объеме: *Trachyceratidae* (включая *Protrachyceratinae* и *Sirenitinae*), *Cyrtopleuritidae*, *Heraclitidae*, *Distichitidae* и ? *Tibetitidae*. Вместе с надсемейством *Tropitaceae* он выделил его в подотряд *Trachyceratina*, главным диагностическим признаком которого является аммонитовая лопастная линия с зазубренной дорсальной лопастью.

Последний наиболее полный вариант классификации триасовых аммоноидей предложил Тозер (*Tozer, 1971a, 1979b, 1981a*). Он отнес их к трем отрядам: *Prolecanitida*, *Ceratitida* и *Phylloceratida*. Пролеканиты в триасе представлены единственным семейством с тремя родами. Цератиты охватывают часть пермских и почти всех триасовых аммоноидей. Они делятся на 16 надсемейств, 78 семейств, 18 подсемейств и 462 рода. Из них только 19 родов являются пермскими. К этому списку следует добавить еще 204 рода, которые считаются объективными или субъективными синонимами. Триасовые филлоцератиды включают 1 надсемейство, 2 семейства и 14 родов. Классификация Тозера, рассматриваемая на уровне подсемейств, семейств и более высоких таксонов, может быть представлена в следующем виде.

Отряд *Prolecanitida* Miller et Furnish, 1954

Надсемейство *Medlicottiaceae* Karpinsky, 1889

Семейство *Episagoceratidae* Ruzhencev, 1956

Отряд *Ceratitida* Hyatt, 1884

Надсемейство *Xenodiscaceae* Frech, 1902

Семейство *Paracelitidae* Spath, 1930

Семейство *Xenodiscidae* Frech, 1902

(=*Kashmiritidae* Spath, 1934; *Xenocelitidae* Spath, 1930; *Tapashanitidae* Zhao, Liang et Zheng, 1978; *Huananoceratidae* Zhao, Liang et Zheng, 1978)

Семейство *Pseudotiroliitidae* Zhao, 1965

(=*Liuchengoceratidae* Zhao, Liang et Zheng, 1978; *Pleuronodoceratidae* Zhao, Liang et Zheng, 1978)

Семейство *Dzhulfitidae* Shevyrev, 1965

Надсемейство *Otocerataceae* Hyatt, 1900

Семейство *Anderssonoceratidae* Ruzhencev, 1959

(=*Planodiscoceratinae* Zhao, Liang et Zheng, 1978)

- Семейство *Arahoceratidae* Ruzhencev, 1959
 (= *Konglingitinae* Zhao, Liang et Zheng, 1978)
- Семейство *Otoceratidae* Hyatt, 1900
- Надсемейство *Noritaceae* Karpinsky, 1889
- Семейство *Ophiceratidae* Arthaber, 1911
- Семейство *Meekoceratidae* Waagen, 1895
- Подсемейство *Proptychitinae* Waagen, 1895
- Подсемейство *Meekoceratinae* Waagen, 1895
- (= *Gyronitinae* Waagen, 1895; *Kymatitinae* Waagen, 1895)
- Подсемейство *Flemingitinae* Hyatt, 1900
- (= *Dieneroceratidae* Kummel, 1952)
- Подсемейство *Arctoceratinae* Arthaber, 1911
- (= *Pachyproptychitinae* Archipov, 1974)
- Семейство *Melagathiceratidae* Tozer, 1971
- Семейство *Paranannitidae* Spath, 1930
- (= *Owenitidae* Spath, 1934; *Prospingitinae* Zakharov, 1978; *Chioceratidae* Zakharov, 1978)
- Семейство *Prionitidae* Hyatt, 1900
- Семейство *Stephanitidae* Arthaber, 1896
- Семейство *Inyoitidae* Spath, 1934
- Семейство *Ussuriidae* Spath, 1930
- Семейство *Lanceolitidae* Spath, 1934
- Семейство *Olenikitidae* Tozer, 1971
- Семейство *Noritidae* Karpinsky, 1889
- Надсемейство *Sagecerataceae* Hyatt, 1884
- Семейство *Sageceratidae* Hyatt, 1884
- Семейство *Hedenstroemiidae* Waagen, 1895
- Семейство *Aspenitidae* Spath, 1934
- ?Семейство *Veneckeidae* Waagen, 1895
- Надсемейство *Dinaritaceae* Mojsisovics, 1882
- Семейство *Dinaritidae* Mojsisovics, 1882
- (= *Dagnoceratinae* Spath, 1934)
- Подсемейство *Dinaritinae* Mojsisovics, 1882
- Подсемейство *Tirolitinae* Mojsisovics, 1882
- (= *Doricranitidae* Astachova, 1960)
- Подсемейство *Khvalynitinae* Shevrev, 1968
- Семейство *Columbitidae* Spath, 1934
- (= *Hellenitidae* Kummel, 1952)
- Надсемейство *Megaphyllitaceae* Mojsisovics, 1896
- Семейство *Procarnitidae* Zhao, 1959
- Семейство *Paraprococeratidae* Tozer, 1971
- Семейство *Megaphyllitidae* Mojsisovics, 1896
- Надсемейство *Ceratitaceae* Mojsisovics, 1879
- Семейство *Sibiritidae* Mojsisovics, 1896
- Семейство *Keyserlingitidae* Zakharov, 1970
- Семейство *Acrochordiceratidae* Arthaber, 1911
- Семейство *Balatonitidae* Spath, 1951
- Семейство *Ceratitidae* Mojsisovics, 1879
- Подсемейство *Beyrichitinae* Spath, 1934
- Подсемейство *Paraceratitinae* Silberling, 1962
- Подсемейство *Ceratitinae* Mojsisovics, 1879
- (= *Alloceratitinae* Kozur, 1973)
- Семейство *Hungaritidae* Waagen, 1895
- Семейство *Rimkinitidae* Wang et He, 1976

- Надсемейство Pinacocerataceae Mojsisovics, 1879
 Семейство Jaronitidae Tozer, 1971
 Семейство Sturiidae Kiparisova, 1958
 Семейство Gymnitidae Waagen, 1895
 (= Placitinae Wang et He, 1976)
 Семейство Isculitidae Spath, 1951
 Семейство Ptychitidae Mojsisovics, 1882
 Семейство Sagenitidae Spath, 1951
 Семейство Carnitidae Arthaber, 1911
 Семейство Pinacoceratidae Mojsisovics, 1879
 Надсемейство Danubitaceae Spath, 1951
 Семейство Danubitidae Spath, 1951
 Семейство Longobarditidae Spath, 1951
 (= Neodalmatidae Archipov, 1974)
 Подсемейство Groenlanditinae Assereto, 1966
 Подсемейство Noetlingitinae Parnes, 1975
 Подсемейство Longobarditinae Spath, 1951
 Семейство Aplococeratidae Spath, 1951
 ?Семейство Lecanitidae Hyatt, 1900
 ?Семейство Badiotitidae Hyatt, 1900
 ?Семейство Nannitidae Diener, 1897
 Надсемейство Nathorstiaceae Spath, 1951
 Семейство Proteusitidae Spath, 1951
 Семейство Nathorstitidae Spath, 1951
 Семейство Thanamitidae Tozer, 1971
 (= Drumoceratidae Wang et He, 1976)
 Надсемейство Arcestaceae Mojsisovics, 1875
 Семейство Cladiscitidae Zittel, 1884
 Семейство Arcestidae Mojsisovics, 1875
 Семейство Sphingitidae Arthaber, 1911
 Семейство Joannitidae Mojsisovics, 1882
 Надсемейство Trachycerataceae Haug, 1894
 Семейство Arpaditidae Hyatt, 1900
 Подсемейство Protrachyceratinae Tozer, 1971
 Подсемейство Arpaditinae Hyatt, 1900
 Подсемейство Sirenitinae Tozer, 1971
 Семейство Trachyceratidae Haug, 1894
 Семейство Tibetitidae Hyatt, 1900
 Семейство Cyrtoleuritidae Diener, 1925
 Семейство Heraclitidae Diener, 1920
 Семейство Noridiscitidae Spath, 1951
 Семейство Distichitidae Diener, 1920
 Надсемейство Clydonitaceae Mojsisovics, 1879
 Семейство Clionitidae Arabu, 1932
 Семейство Clydonitidae Mojsisovics, 1879
 Семейство Sandlingitidae Tozer, 1971
 Семейство Thetiditidae Tozer, 1971
 Семейство Metasibiritidae Spath, 1951
 Надсемейство Lobitaceae Mojsisovics, 1882
 Семейство Lobitidae Mojsisovics, 1882
 Надсемейство Tropitaceae Mojsisovics, 1875
 Семейство Tropitidae Mojsisovics, 1875
 Семейство Tropicellitidae Spath, 1951
 Семейство Haloritidae Mojsisovics, 1893

- Подсемейство Juvavitinae Tozer, 1971
- Подсемейство Haloritinae Mojsisovics, 1893
- Семейство Episculitidae Spath, 1951
- Семейство Thisbitidae Spath, 1951
- Семейство Didymitidae Haug, 1894
- Надсемейство Choristocerataceae Hyatt, 1900
- Семейство Rhabdoceratidae Tozer, 1979
- Семейство Cochloceratidae Hyatt, 1900
- Семейство Cycloceltitidae Tozer, 1979
- Семейство Choristoceratidae Hyatt, 1900
- Отряд Phylloceratida Arkell, 1950
- Надсемейство Phyllocerataceae Zittel, 1884
- Семейство Ussuritidae Hyatt, 1900
- (= Monophyllitidae Smith, 1913; Palaeophyllitidae Popov, 1958)
- Семейство Discophyllitidae Spath, 1927

Тозер опубликовал свою классификацию, сопроводив ее лишь беглыми замечаниями. В надсемейство Xenodiscaceae он включил как пермских, так и триасовых цератитов, близких по внешнему виду, но с разными типами морфогенеза лопастной линии. Надсемейство Otocerataceae Тозер принял в интерпретации Руженцева (1959), Надсемейство Noritaceae по своему объему почти не отличается от этого же надсемейства в классификации Спата и Каммела. Оно дополнено лишь офицератидами и динероцератидами. Часть родов выведена из его состава (колумбитины, хеденстремиины, кашмиритиды). Считая, что сагечератиды ближе к хеденстремидам, чем к эписагечератидам, Тозер вслед за Поповым (19616) отнес их к цератитам (надсемейство Sagacerataceae). Надсемейство Dinatitaceae было предложено мной (Шевырев, 1968) для группы цератитов с короткой жилой камерой и пятилопастной линией. Тозер вывел из его состава кашмиритид и сибиритид, а включил хвалынитин. Надсемейство Megaphyllitaceae охватывает цератитов с гладкой раковиной и монофиллоидными седлами лопастной линии. К надсемейству Ceratitaceae Тозер отнес формы с разделенными ребрами и цератитовой лопастной линией. Надсемейства Pinacoscerataceae и Arcestaceae ограничены цератитами с гладкой раковиной и аммонитовой лопастной линией. Надсемейство Danubitaceae представляет комбинацию форм с простыми ребрами, короткой жилой камерой и цератитовой лопастной линией. Надсемейство Nathorstitaceae характеризуется как группа среднетриасовых цератитов с гладкой раковиной или простой ребристостью и длинной жилой камерой при большом разнообразии лопастных линий. Надсемейства Trachycerataceae и Clydonitaceae включают сильно скульптурированных аммоноидей, причем первое — с аммонитовой, а второе — с гониатитовой или цератитовой лопастной линией. Надсемейство Lobitaceae представлено гладкими сфероконами со своеобразной лопастной линией. В отличие от Спата Тозер включил в надсемейство Tropitaceae тисбитид и вывел из его состава метасибиритид. К надсемейству Choristocerataceae отнесены ребристые серпентиконы и гетероморфы с четырех- и трехлопастной линией.

Тозер значительно улучшил классификацию Спата, но не смог избавиться от ее основного недостатка — расплывчатых критериев выделения высших таксонов. Эта слабость рассмотренной классификации, как и большинства предыдущих, объясняется тем, что она опирается прежде всего на форму раковины и характер скульптуры, т.е. на признаки, которые повторяются независимо в различных генетических линиях аммоноидей. Хотя лопастная линия тоже принимается во внимание, но только с точки зрения числа и формы ее элементов. Важнейший критерий — морфогенез лопастной линии — в целом игнорирован автором этой классификации.

ПРЕДЛАГАЕМАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ

Я рассматриваю цератитов как отряд, следуя в этом отношении за В.Е. Руженцевым (1960, 1962). Предложение американских авторов низвести их до подотряда моего уровня и включить в отряд Ammonitida (Glenister, Furnish, 1981) кажется мне неприемлемым ввиду четкой морфологической и филогенетической обособленности цератитов.

Самые древние цератиты образуют надсемейство Xenodiscaceae. В него входят парацельтитиды, ксенодисциды, джувльфитиды и псевдотиролитиды. Другие семейства ксенодискацей (Paralecanitidae, Cibolitidae, Huananoceratidae, Tarashanitidae, Liuchengoceratidae, Pleuronodoceratidae), большая часть которых установлена китайскими палеонтологами (Zhao et al., 1978), считаются синонимами. Морфогенез лопастной линии изучен только у *Paracelmites elegans* Girty из роудского яруса Техаса (Spinosa et al., 1975). Вторая линия (примасура) у этого вида трехлопастная $VU:D$ (рис. 16,б). В третьей линии появляются сразу две новые лопасти, которые наиболее логично интерпретируются как наружная и внутренняя боковые. Линия приобретает формулу $VLU:ID$ (рис. 16,в). На последующих стадиях онтогенеза умбональная лопасть постепенно уменьшается в размерах до полного исчезновения. Линия становится четырехлопастной $VL:ID$ (рис. 16,д). Дальнейшее усложнение ее происходит за счет образования дополнительной внутренней боковой лопасти $VLI:D - (V_1V_1)LII^1:(D_1D_1)$.

Другие ксенодискацей сохраняют без изменений этот тип строения линии. Только основания лопастей у них становятся мелкозазубренными (рис. 17). Трехлопастная примасура, редукция в онтогенезе первичной умбональной лопасти и последующее усложнение линии за счет внутренних боковых лопастей определяют своеобразие ксенодискацей. Эти особенности дают основание рассматривать данную группу как подотряд *Paracelmitina* (Шевырев, 1968, 1983; Шевырев, Ермакова, 1979). Возможно, она заслуживает выделения и в более высоком — отрядном — ранге (Шевырев, 1978; Захаров, 1983).

Остальные пермские цератиты распределяются между семействами *Anderssonoceratidae* и *Arahoceratidae*. Вместе с раннетриасовыми отоцератидами они составляют надсемейство *Otocerataseae*. Начальные стадии морфогенеза лопастной линии изучены у *Otoceras* cf. *woodwardi* Griesbach из гангетского яруса Гималаев (Schindewolf, 1968). Примасура у этого вида четырехлопастная (рис. 18,а). Она повторяет лопастную линию парацельтитов, показанную на рис. 16,д. Следовательно, ее можно выразить на языке формул как $VL:ID$. Таким образом, в примасуре отоцератид рядом с вентральной лопастью располагается не первичная умбональная, как считалось ранее (Schindewolf, 1954 b, c, 1968; Руженцев, 1960; Шевырев, 1962, 1968), а боковая лопасть. Дальнейшее усложнение линии совершается за счет быстрого образования новых умбональных лопастей (рис. 18,б—е). Уже при высоте оборота в 2,4 мм она приобретает формулу $(V_1V_1)LU^1U^2U^3:U^3I(D_1D_1)$. Такой же морфогенез лопастной линии описан у *Otoceras boreale* Spath из гангетского яруса Верхоянья (Захаров, 1971).

В онтогенезе араксотератид, изученном лишь частично (Spinosa et al., 1970), наблюдаются подобные же изменения лопастной линии (рис. 19). Только она не достигает здесь того уровня сложности, который характерен для отоцератид. Лопастная линия на взрослой стадии у *Eoaahoceras ruzhencevi* Spinosa, Furnish et Glenister из слоев Ла Колорада (амарассий) Мексики имеет формулу $(V_1V_1)LU^1U^2:I(D_1D_1)$. По-видимому, такой же тип морфогенеза характерен и для андерссоноцератид (Zhao et al., 1978).

Эти данные указывают на тесную генетическую связь рассмотренных семейств, которые выделены в подотряд *Otoceratina* (Шевырев, Ермакова, 1979; Шевырев, 1983). Четырехлопастная примасура и усложнение линии за счет умбональных лопастей отличают отоцератин от парацельтитин.

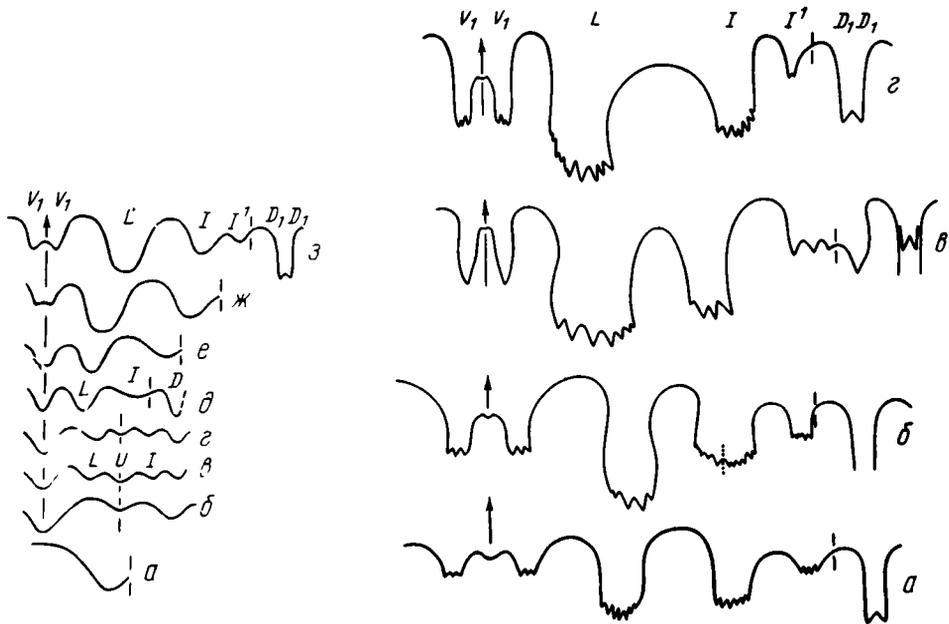


Рис. 16. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Paraceltites elegans* Girty

a—*з* — первая—четвертая линии, *д* — при $B = 0,6$ мм, *е* — при $B = 0,75$ мм, *ж* — при $B = 1,2$ мм, *з* — взрослая линия; нижняя пермь, роуд; Техас (Spinosa et al., 1975)

Рис. 17. Лопастные линии ксенодискацей

a — *Xenodiscus* sp.; верхняя пермь; Соляной кряж (Schindewolf, 1954a); *б* — *Phisonites triangulus* Shevryev; голотип N 1478/42 при $B = 19,8$ мм; чансин, слон с *Ph. triangulus*; Дорашам 2; *в* — *Dzhalifites nodosus* Shevryev; голотип N 1478/59 при $B = 22,9$ мм; чансин, слон с *Dzh. spinosus*; Дорашам 2; *г* — *Paratirolites trapezoidalis* Shevryev; экз. N 1478/4 при $B = 24$ мм; чансин, слон с *P. kittli*; Дорашам 2

Исходную группу триасовых цератитов образуют кашмиритиды. В отличие от других авторов я принимаю это семейство в более широком объеме и включаю в него ряд родов, которые Тозер (Tozer, 1981 а) относит к ксенодисцидам.

Лопастные линии ксенодисцид и кашмиритид действительно очень похожи, но сходство это обманчиво. Обладая пятилопастными линиями, оба семейства принципиально различаются по типу их морфогенеза. Если у ксенодисцид в процессе онтогенеза образуется дополнительная внутренняя боковая лопасть и линия приобретает формулу $(V_1V_2)LI^1:(D_1D_2)$, то у кашмиритид усложнение происходит путем образования умбональной лопасти $(V_1V_2)LU^1:I(D_1D_2)$.

Примером может служить морфогенез лопастной линии *Metophiceras extremum* (Spath) из гангетского яруса Верхоянья (рис. 20). Просутура у этого вида латиселлатная (рис. 20,а). Примасутура во внешней части состоит из приостренной вентральной лопасти и широкой боковой (рис. 20,б). При $B=0,35$ мм линия четырехлопастная $VL:ID$ (рис. 20,в). На следующей стадии около шва закладывается умбональная лопасть, и линия становится пятилопастной $VLU^1:ID$ (рис. 20,г). Это число лопастей сохраняется и у взрослой линии. Только вентральная и дорсальная лопасти у нее раздваиваются, а остальные лопасти становятся зубчатыми в основаниях (рис. 20,д, е). Подобным же образом изменяется в онтогенезе лопастная линия *Pseudoceltites subdimorphus* (Kiparisova) из спатского яруса Мангышлака (рис. 21). Такой же тип морфогенеза лопастной линии характерен для меллагатицератид (рис. 22), тиролитид (рис. 23), динаритид (рис. 24), колумбитид (рис. 25) и сибиритид (рис. 26). В эту группу цератитов я включаю и новое семейство *Kazakhstanitidae* с единственным родом *Kazakhstanites*. Его лопастная линия в онтогенезе изменяется по тому же плану (рис. 27). Судя по строению лопа-

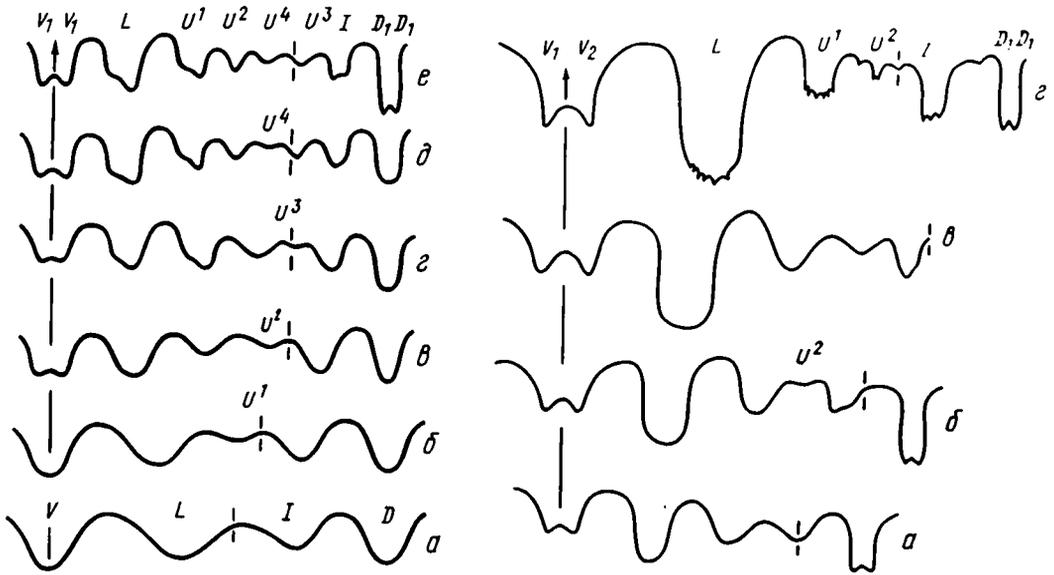


Рис. 18. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Otoceras cf. woodwardi* Griesbach
 а — примакура, е — при $V = 2,4$ мм; нижний триас, гангет; Гималаи (Schindewolf, 1968)

Рис. 19. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Еоогахосерас ruzhencevi* Spinosa, Furnish et Glenister
 а — при $D = 4,6$ мм; б — при $D = 7,1$ мм; в — при $D = 11,7$ мм; г — при $D = 20,8$ мм; верхняя пермь, амарассий; Мексика (Spinosa et al., 1970)

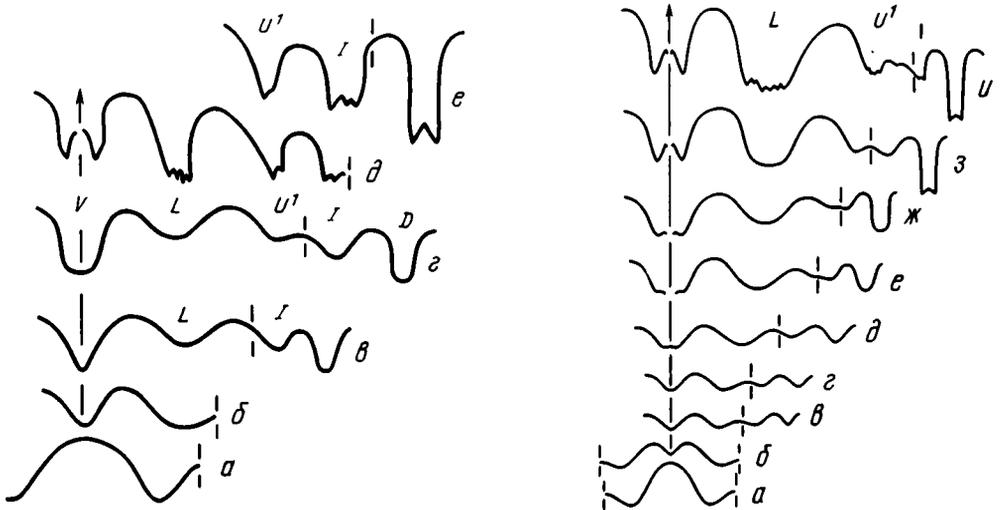


Рис. 20. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Metopliceras extremum* (Spath)
 а, б — проскура и примакура, в — при $V = 0,35$ мм, г — при $V = 0,7$ мм, д — при $V = 8,8$ мм, е — при $V = 9,4$ мм; гангет; Верхоянье (Ермакова, 1981)

Рис. 21. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Pseudocelites subdimorphus* (Kiparisova)
 а — проскура, б — при $Ш = 0,55$ мм, в — при $Ш = 0,6$ мм, г — при $V = 0,5$ мм и $Ш = 0,7$ мм, д — при $V = 0,6$ мм, е — при $V = 1,2$ мм, ж — при $V = 1,4$ мм, з — при $V = 5,7$ мм, и — при $V = 12,7$ мм; спат; Мангышлак (Шевырев, 1968)

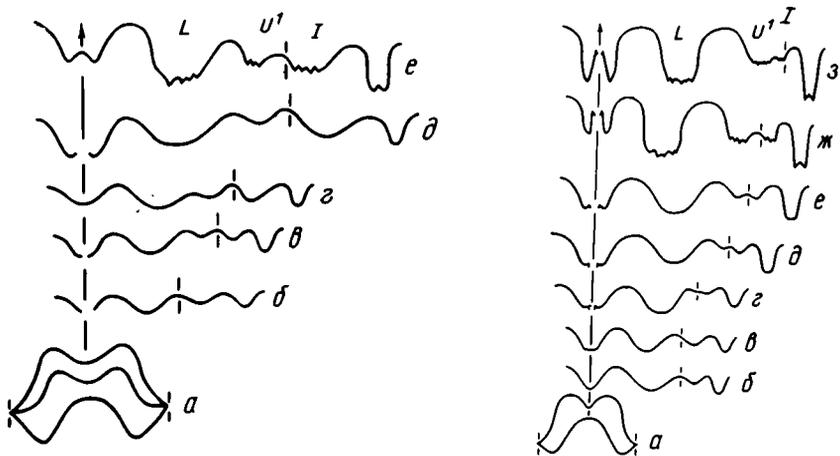


Рис. 22. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Melagathiceras globosum* (Popov)

a — просутора, примасутора и третья линия, *б* — при $V = 0,25$ мм, *е* — при $V = 0,35$ мм, *з* — при $V = 0,6$ мм, *д* — при $V = 1$ мм, *е* — при $V = 2$ мм; джелам; Верхояные (Ермакова, 1981)

Рис. 23. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Tirolites rossicus* Kiparisova

a — просутора и примасутора, *б* — третья линия, *е* — при $V = 0,9$ мм, *з* — при $V = 1,2$ мм, *д* — при $V = 1,4$ мм, *е* — при $V = 2,5$ мм, *ж* — при $V = 12$ мм, *з* — при $V = 22$ мм; спат; Мангышлак (Шевырев, 1968)

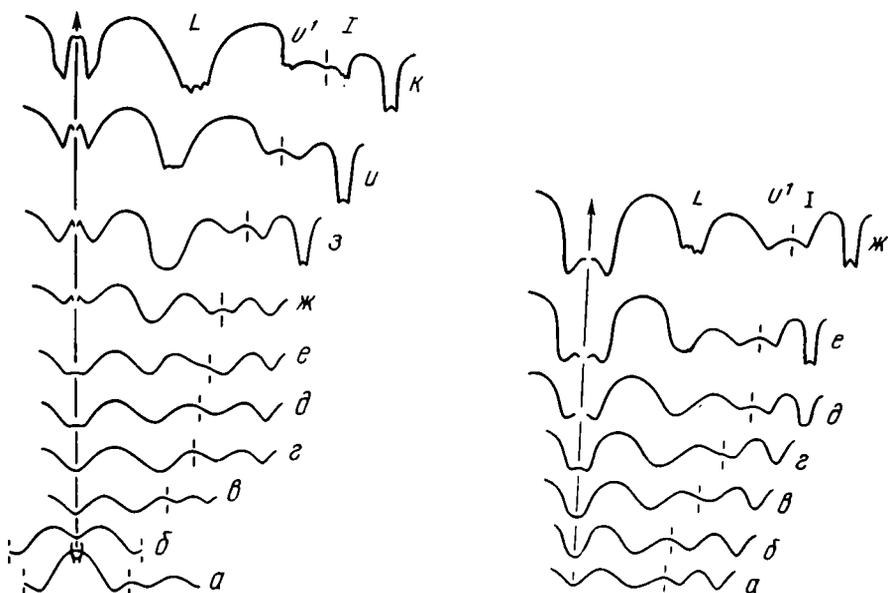


Рис. 24. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Dinarites asiaticus* Shevyrev

a, б — просутора и примасутора, *е* — при $V = 0,5$ мм, *з* — при $V = 0,55$ мм, *д* — при $V = 0,6$ мм, *е* — при $V = 0,8$ мм, *ж* — при $V = 1,9$ мм, *з* — при $V = 3,7$ мм, *и* — при $V = 6,8$ мм, *к* — при $V = 13$ мм; спат; Мангышлак (Шевырев, 1968)

Рис. 25. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Columbites karataucikus* (Astachova)

a — при $V = 0,5$ мм, *б* — при $V = 0,6$ мм, *е* — при $V = 0,85$ мм, *з* — при $V = 0,9$ мм, *д* — при $V = 1,8$ мм, *е* — при $V = 3,7$ мм, *ж* — при $V = 4,7$ мм; спат; Мангышлак (Шевырев, 1968)

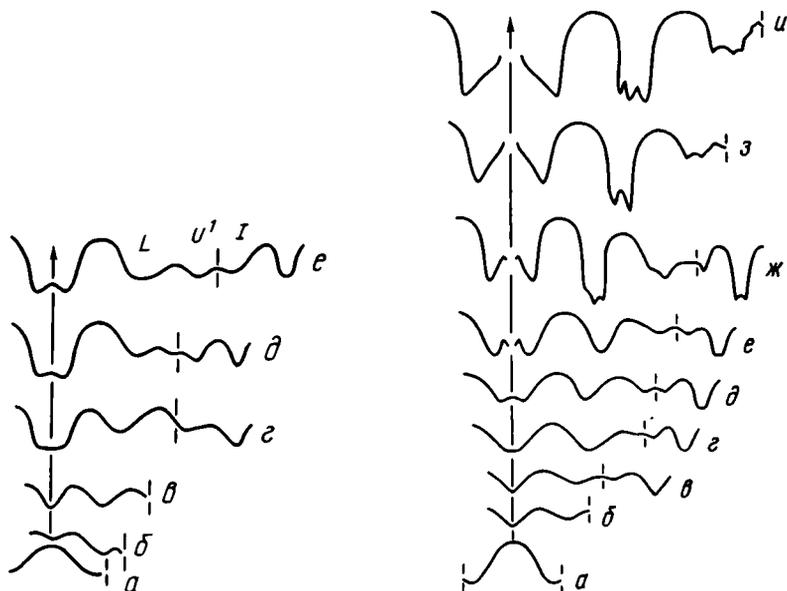


Рис. 26. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Sibirites eichwaldi* Mojsisovics

a, б — просутора и примасутора, e — при $V = 0,2$ мм, з — при $V = 0,23$ мм, д — при $V = 0,34$ мм, e — при $V = 0,43$ мм; спат; р. Оленех (Захаров, 1978)

Рис. 27. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Kazakhstanites dolnapensis* Shevyrev

a — просутора, б — примасутора, e — при $V = 0,4$ мм; з — при $V = 0,7$ мм, д — при $V = 1,3$ мм, e — при $V = 1,5$ мм, ж — при $V = 5,5$ мм, з — при $V = 7,7$ мм, u — при $V = 9,2$ мм; спат; Маңгышлак (Шевырев, 1968)

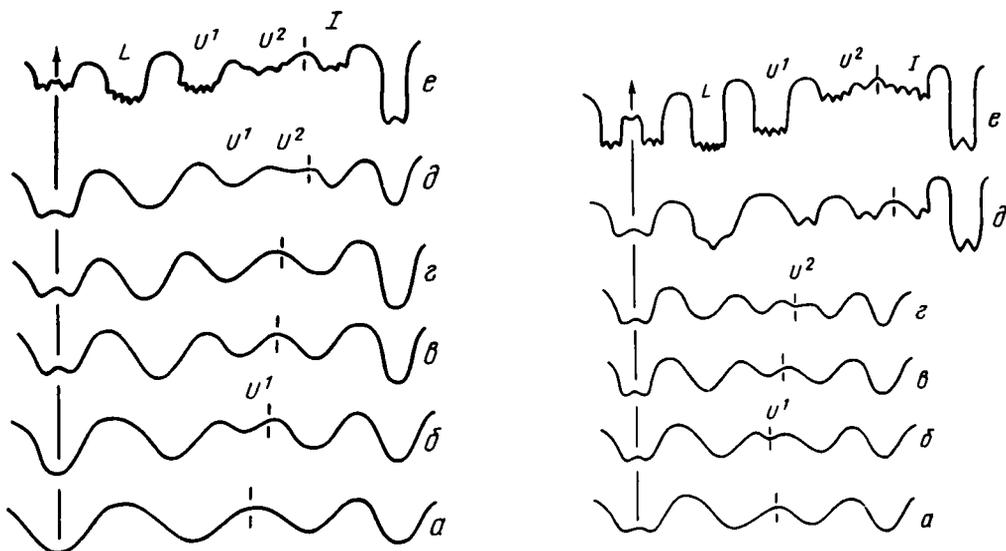


Рис. 28. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Ophiceras*

a—з, e — *O. sakuntala* Diener, д — *O. cf. gibbosum* (Griesbach); a — примасутора, e — при $V = 8,3$ мм; гангет, Гималаи (Schindewolf, 1968)

Рис. 29. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Koninkites* sp.

a — примасутора, з — при $V = 0,7$ мм; наммал; a—з — Гималаи, д, e — Соляной хряж (Schindewolf, 1954b, 1968)

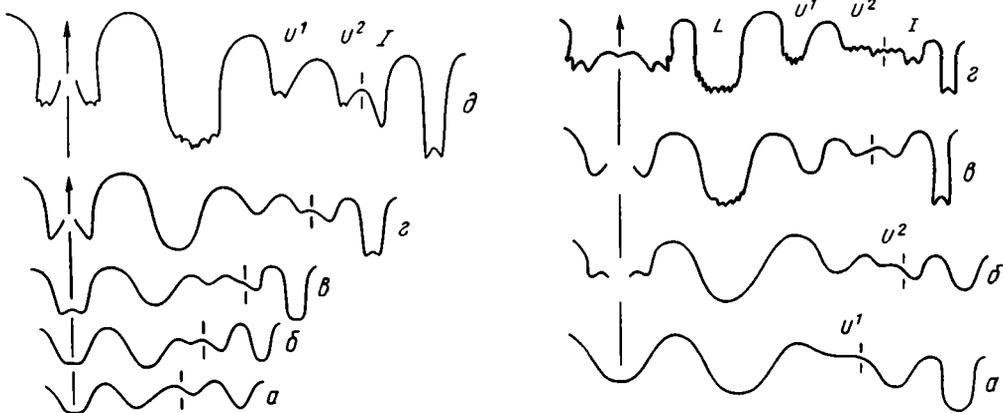


Рис. 30. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Pteroflorianites kiparisovae* Shevyrev

а — при $V = 0,4$ мм, б — при $V = 0,8$ мм, в — при $V = 0,9$ мм, г — при $V = 2,1$ мм, д — при $V = 8$ мм; спат; Мангышлак (Шевырев, 1968)

Рис. 31. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Meekoceras subcristatum* Kiparisova

а — при $V = 0,76$ мм, б — при $V = 1,85$ мм, в — при $V = 2,9$ мм, г — при $V = 11,2$ мм; джелам; Приморье (Захаров, 1978)

ной линии, к этой группе цератитов следует отнести также стефанитид и дорикранитид. Все рассмотренные семейства, обладающие пятилопастной линией, я объединяю в надсемейство *Dinagitaseae*.

Более высокий уровень развития обнаруживают офицератиды. Примасутура у них, как и у динаритацев, четырехлопастная (рис. 28,а). На последующих стадиях около умбонального шва одна за другой образуются две умбональные лопасти (рис. 28,б—д), и взрослая линия становится шестилопастной (рис. 28,е): $(V_1V_1)LU^1U^2:I(D_1D_1)$.

По такому же типу развивается лопастная линия в онтогенезе проптехитид (рис. 29; Ермакова, 1981), флемингитид (рис. 30; Захаров, 1978), микоцератид (рис. 31), прионитид (рис. 32; Захаров, 1978), арктоцератид (рис. 33) и уссуритид (рис. 34). Вместе с инионитидами, ланцеолитидами и хвалынитидами, которые, вероятно, имеют сходный тип морфогенеза, все вышеперечисленные семейства я объединяю в надсемейство *Meekocerataseae*.

Динаритацеи и микоцератацеи составляют подотряд *Meekoceratina* (Друшиц и др., 1976 а,б). Для него характерна пяти- и шестилопастная линия.

Иной тип развития демонстрируют сагечератиды (рис. 35). В процессе морфогенеза лопастной линии у них образуются многочисленные умбональные и вентральные элементы, причем последние возникают за счет деления медиальной седла. Такой тип развития можно выразить формулой $(V_1V_1V^2V^3V^2V^1V_1)LU^1U^2...I(D_1D_1)$. Близко стоят к сагечератидам по характеру морфогенеза лопастной линии хеденстремиды (рис. 36), на что впервые обратил внимание Ю.Н. Попов (1961 б). К этой же группе цератитов, составляющей подотряд *Sagaceratina* (Шевырев, 1983), я отношу аспенитид, прокарнитид (рис. 37), бенеккеид и норитид (рис. 38). Попытка поднять данную группу на уровень отряда, предпринятая Захаровым (1983), кажется мне неоправданной, поскольку ее представители обладают четырехлопастной примасутурой — характерной особенностью цератитов.

Своеобразную лопастную линию имеют представители рода *Paranannites*. Она состоит из шести лопастей $(V_1V_1)LU^1:U^2I(D_1D_1)$, причем вторая умбональная лопасть (U^2) расположена на внутренней стороне оборота (рис. 39). Эту линию можно рассматривать как исходную для остальных парананнитид, у которых U^2 при образовании новых лопастей остается на внутренней стороне, а лопасть

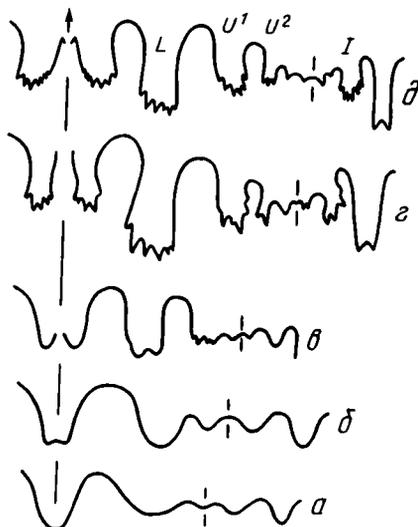
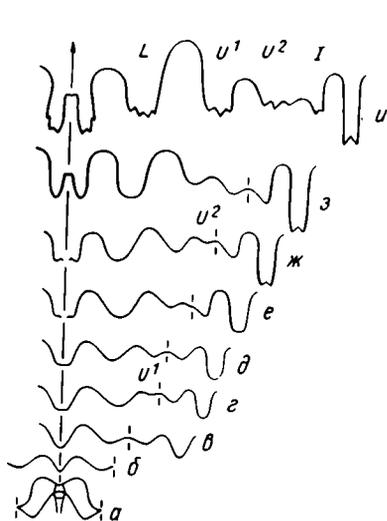


Рис. 32. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Albanites gracilis* (Kiparisova)

а — просутура и примасутура, б — третья линия, е — при Ш = 0,6 мм, з — при Ш = 0,9 мм, δ — при В = 0,7 мм, е — при В = 1 мм, ж — при В = 1,5 мм, з — при В = 2,2 мм, u — при В = 8,4 мм; спат; Мангышлак (Шевырева, 1968)

Рис. 33. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Arctoceras septentrionale* (Diener)

а — при В = 0,34 мм, б — при В = 0,40 мм, е — при В = 2,5 мм, з — при В = 6,7 мм, δ — при В = 31,8 мм; джелам; Приморье (Захаров, 1978)

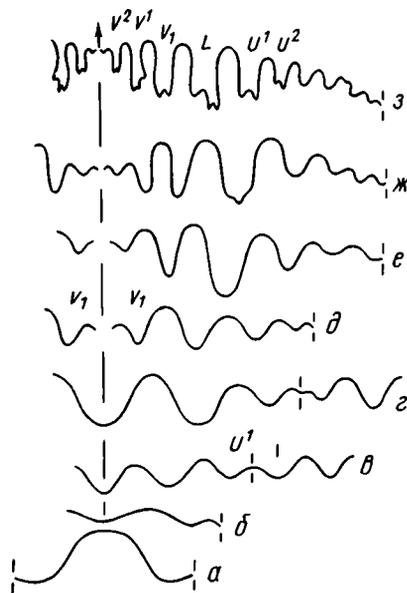
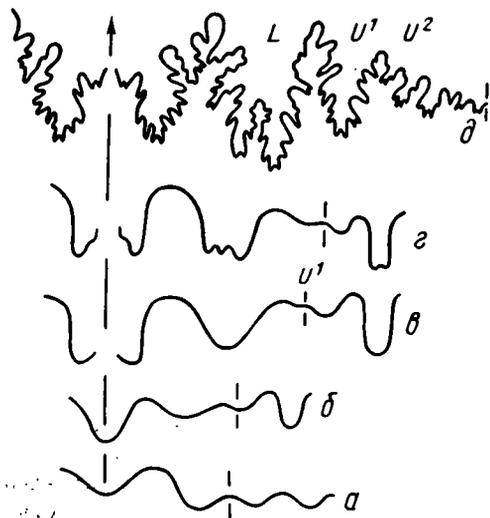


Рис. 34. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Parussuria compressa* (Hyatt et Smith)

а — примасутура, б — при В = 0,31 мм, е — при В = 0,5 мм, з — при В = 0,86 мм, δ — при В = 25 мм; джелам; а-г — Приморье (Захаров, 1978), δ — Северо-Западный Кавказ

Рис. 35. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Pseudosageceras*

а-г — *Ps. boreale* Zakharov; спат; р. Оленек (Захаров, 1978); δ-з — *Ps. multilobatum* Noetling; спат; Мангышлак (Руженцев, 1960); а — просутура, б — примасутура, е — при В = 0,41 мм, з — при В = 0,69 мм

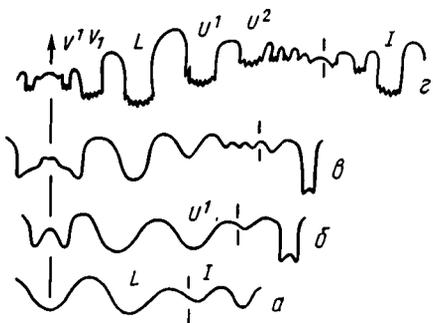


Рис. 36. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Hedensstroemia hedensstroemi* (Keyserling)
 а — при $V = 0,53$ мм, б — при $V = 1,2$ мм,
 в — при $V = 2,6$ мм, г — при $V = 54,8$ мм; желам;
 р. Колыма (Захаров, 1978)

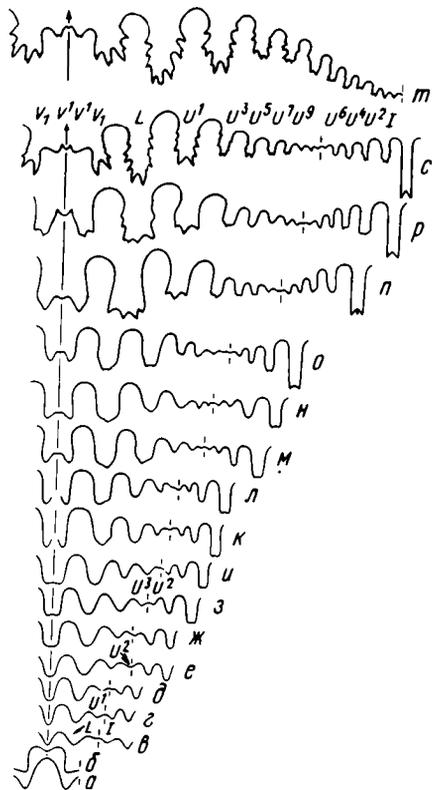


Рис. 37. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Procarnites kokeni* (Arthaber)

а — просутура, б — примасура, в — третья линия, г — при $V = 0,48$ мм, д — при $V = 0,5$ мм,
 е — при $V = 0,55$ мм, ж — при $V = 0,6$ мм,
 з — при $V = 0,8$ мм, и — при $V = 0,9$ мм,
 к — при $V = 1,2$ мм, л — при $V = 1,35$ мм,
 м — при $V = 2,2$ мм, н — при $V = 2,7$ мм,
 о — при $V = 3,4$ мм, п — при $V = 4$ мм, р — при
 $V = 5,1$ мм, с — при $V = 20,4$ мм, т — при
 $V = 32,6$ мм; спат; Мангышлак (Шевырев, 1968)

U^3 смещается наружу (рис. 40). Такой принцип усложнения линии, при котором умбональные лопасти с четными индексами смещаются на дорсальную сторону, а с нечетными — к вентральной стороне, получил дальнейшее развитие у парапапаоцератид (рис. 41), стуррид (рис. 42) и кладисцитид (рис. 43). Морфогенез птихитид остается неясным. Описание онтогенетического развития рода *Aristoptychites*, приведенное Вавиловым и Алексеевым (1979), кажется мне неудачным, поскольку допускает возможность различного толкования. Упомянутые авторы выразили онтогенез указанного рода формулой $(V_1 V_1)LU^1 U^2 U^4 U^{(7)} U^3 : U^3 U^6 U^{(5)} I(D_1 D_1)$, которая слишком сложна и запутанна, чтобы быть правильной. Вероятно, птихитиды развились по тому же принципу, что и парананнитиды. Однако выяснить этот вопрос могут лишь дополнительные исследования. В эту же группу, представляющую подотряд *Ptychitina*, видимо, следует включить также искулитид.

Подавляющее большинство грубо скульптурированных аммоноидей триаса относится к подотряду *Ceratitina*. Он охватывает 8 надсемейств и 42 семейства.

Для цератитацей характерны бугорки и ребра, обычно в сочетании с цератитовой лопастной линией. У оленикитид (рис. 44), кейзерлингитид (рис. 45), акрохордицератид (Шевырев, 1968, рис. 31,а) и балатонитид взрослая линия, как правило, с шестилопастной формулой $(V_1 V_1)LU^1 U^2 : I(D_1 D_1)$, причем все умбональные лопасти располагаются обычно на внешней стороне раковины. Бейрихитиды приобрели более сложную лопастную линию. У некоторых из них она становится аммонитовой. Усложнение происходит путем образования новых умбональных лопастей (рис. 46). При этом лопасти с нечетными индексами, кроме первой умбональной, смещаются на внутреннюю сторону, а с четными — на внешнюю по формуле $(V_1 V_1)LU^1 U^2 : U^3 I(D_1 D_1)$. Вместе с Тозером (Tozer, 1981a) я отношу условно к бейрихитидам среднетриасовый род *Arctogymnites*, который большинством ис-

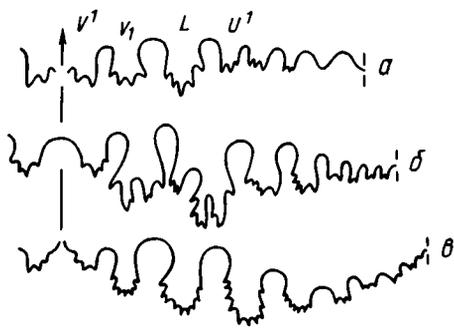


Рис. 38

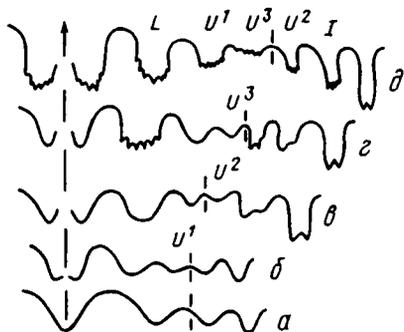


Рис. 40

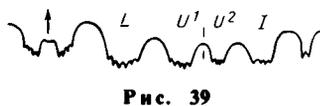


Рис. 39

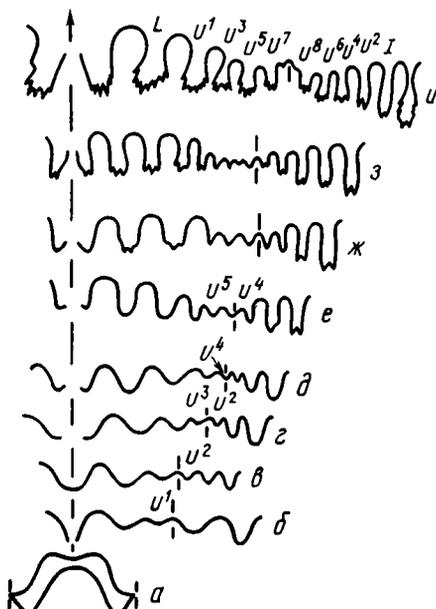


Рис. 41

Рис. 38. Лопастные линии норитид

а — *Metahedenstroemia kastriotae* (Arthaber); спат; Албания (Arthaber, 1911), *б* — *Arthaberites alexandrae* Diener; анизий; Австрия (Arthaber, 1911); *в* — *Bosnites clathratus* Hauer; анизий; Босния (Hauer, 1896]

Рис. 39. Лопастная линия *Paranannites aspenensis* Hyatt et Smith; джелам; Айдахо (Hyatt, Smith, 1905)

Рис. 40. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Prosphingites czekanowskii* Mojsisovics

а — третья линия, *б* — при Ш = 0,8 мм, *в* — при Ш = 1,9 мм, *з* — при Ш = 5,2 мм, *д* — при В = 14,3 мм; спат; р. Оленек (Захаров, 1978; Дагж, Ермакова, 1981)

Рис. 41. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Pararoproceras inconstans* Dagys et Ermakova

а — просутура и примасутура, *б* — четвертая линия, *в* — шестая линия, *з* — при Ш = 0,73 мм, *д* — при В = 0,31 мм, *е* — при В = 0,36 мм, *ж* — при В = 0,78 мм, *з* — при В = 1,1 мм, *и* — при В = 5,8 мм; анизий; р. Колыма (Дагж, Ермакова, 1981)

следователей рассматривается как представитель гимнитид. Его морфогенез был недавно описан Вавиловым с соавторами (Вавилов и др., 1982). В их освещении лопастная линия арктогимнитов приобретает очень странную и необычную для цератитов формулу $(V_1 V_1) L I_{\downarrow} I_{\downarrow} (I_1^1 I_1^1) I^1 : I^1 I_{\downarrow} (D_1 D_1)$. В ней отсутствуют умбональные и преобладают внутренние боковые лопасти. Мне думается, что указанные авторы ошибочно истолковали одну из ранних стадий онтогенеза, связав ее с двучленным делением внутренней боковой лопасти. Я считаю, что на этой стадии образуется первая умбональная лопасть, которая закладывается на внутренней боковой стороне седла L/I. Лопастную линию арктогимнитов можно выразить формулой $(V_1 V_1) L U^1 U^2 U^4 U^6 : U^3 U^3 I (D_1 D_1)$, т.е. она не выходит из общего плана морфогенеза цератитацей. Цератитиды, хунгаритиды, карнитиды и римкиннитиды, вероятно, имеют тот же тип развития. Их онтогенез, к сожалению, не изучен.

Данубитацей обладают раковины с простыми ребрами и цератитовой лопастной линией. У некоторых данубитид линия шестилопастная (Шевырев, 1968, рис. 30,б), похожая на сутуру акрохордицератид. У других она усложняется за

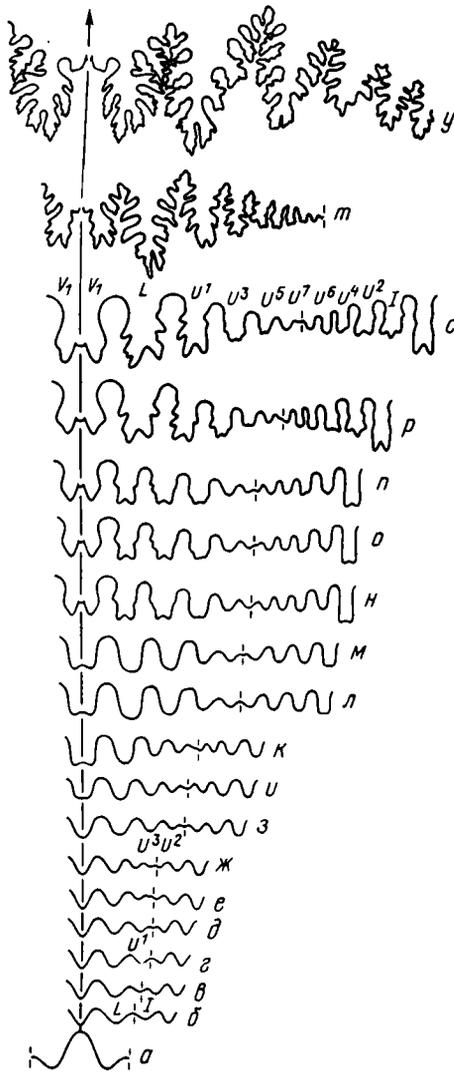


Рис. 42

Рис. 42. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Sturia sansovinii* (Mojsisovics)

а — просутора, б — примасутора, в, г — третья и четвертая линии, д — при Ш = 0,7 мм; е — при Ш = 0,8 мм, ж — при Ш = 1 мм, з — при Ш = 1,1 мм, и — при Ш = 1,2 мм, к — при Ш = 1,3 мм, л — при Ш = 1,55 мм, м — при Ш = 1,6 мм, н — при Ш = 2,8 мм, о — при Ш = 2,85 мм, п — при Ш = 2,9 мм, р — при Ш = 3,2 мм, с — при Ш = 3,3 мм, т — при Ш = 10,2 мм, у — при Ш = 22,9 мм; анисий: Северо-Западный Кавказ (Шевырева, 1968)

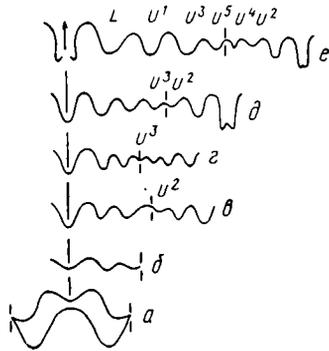


Рис. 43

Рис. 43. Изменения лопастной линии в раннем онтогенезе *Phyllocladiscites basarginensis* Zakharov

а — просутора и примасутора, б — третья линия, в — пятая линия, г — при В = 0,29 мм, д — при В = 0,41 мм, е — при В = 0,57 мм; анисий: Приморье (Захаров, 1978)

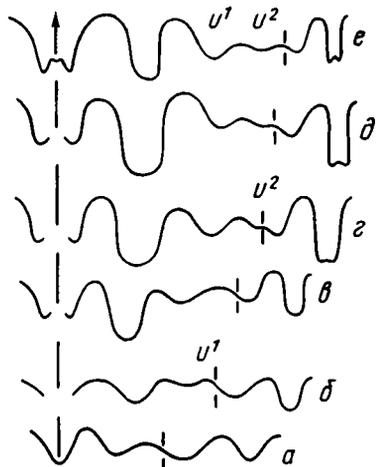


Рис. 44

Рис. 44. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Olenikites spiniplicatus* (Mojsisovics)

а — при В = 0,32 мм, б — при В = 0,39 мм, в — при В = 0,97 мм, г — при В = 1,17 мм, д — при В = 1,4 мм, е — при В = 3,41 мм; спат; р. Оленек (Захаров, 1978)

счет образования новых элементов на умбональном шве с последовательным смещением их на внешнюю и внутреннюю стороны (рис. 47, 48), причем характер распределения лопастей такой же, как у цератитацев. Онтогенез *Czekanowskites taimurensis*, приведенный Вавиловым (1969), вероятно, неточно изображен и неправильно интерпретирован. Я не согласен и с тем, как объясняет этот автор

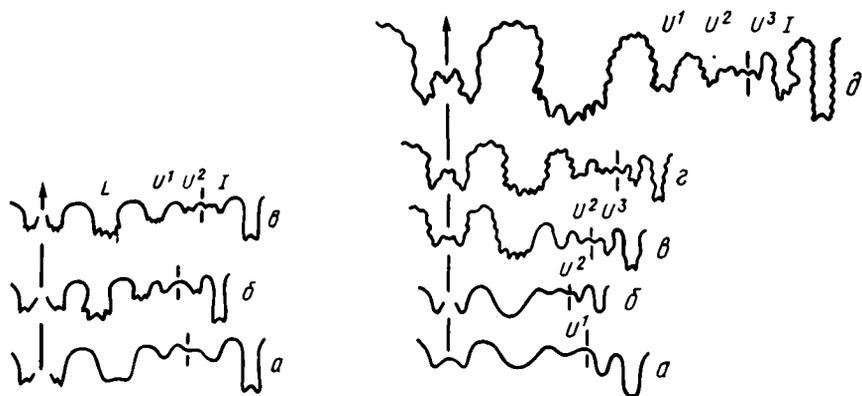


Рис. 45. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Keiserlingites middendorffi* (Keyserling)

а — при $V = 1,4$ мм, б — при $V = 4,6$ мм, в — при $V = 9,1$ мм; спат; р. Оленек (Захаров, 1970)

Рис. 46. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Frechites bisulcatus* Popov

а — при $V = 0,9$ мм, б — при $V = 1,5$ мм, в — при $V = 2,4$ мм, г — $V = 3,4$ мм, д — при $V = 6,8$ мм; анизий; хр. Хараулах (Вавилов, 1978)

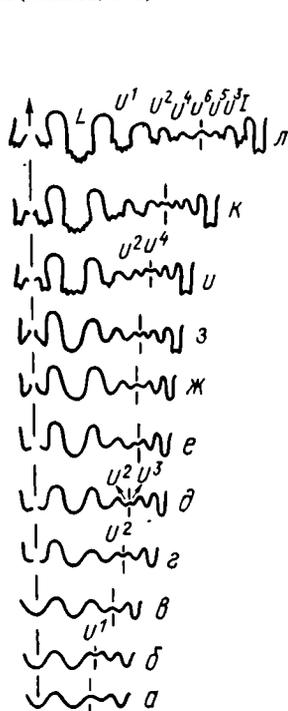


Рис. 47

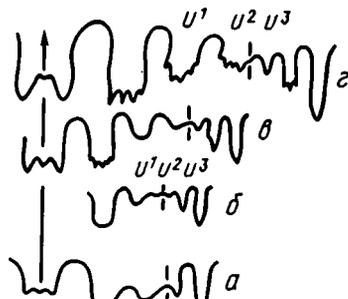


Рис. 48

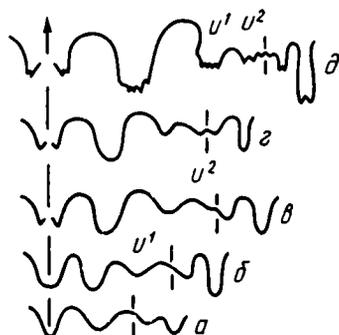


Рис. 49

Рис. 47. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Arctohungarites triformis* (Mojsisovics)

а — при $V = 0,4$ мм, б — при $V = 0,6$ мм, в — при $V = 0,8$ мм, г — при $V = 1$ мм, д — при $V = 1,5$ мм, е — при $V = 1,8$ мм, ж — при $V = 2,2$ мм, з — при $V = 2,6$ мм, и — при $V = 3,7$ мм, к — при $V = 4,5$ мм, л — при $V = 13$ мм; анизий; Таймыр (Вавилов, 1969)

Рис. 48. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Stannakhites singularis* Vavilov

а — при $V = 1,3$ мм, б — при $V = 2$ мм, в — при $V = 2,8$ мм, г — при $V = 10$ мм; анизий; Оленекский залив (Вавилов, 1978; интерпретация автора)

рис. 49. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Karangatites evolutus* Popov

а — при $V = 0,25$ мм, б — при $V = 0,36$ мм, в — при $V = 0,42$ мм, г — при $V = 0,5$ мм, д — при $V = 0,93$ мм; анизий; Оленекский залив (Ермакова, 1981)

изменения лопастной линии в онтогенезе *Stannakhites singularis* (Вавилов, 1978). Изображенный им и воспроизведенный здесь онтогенез этого вида позволяет считать (рис. 48), что снаружи от умбонального шва, как у других данубитацей, находится лопасть U^2 и на внутренней стороне U^3 , а не наоборот. Из аплокоцератид морфогенетически изучены лишь *Karangatites* и *Laboceras*. У первого рода взрослая линия шестилопастная (рис. 49), а именно: $(V_1V_1)LU^1U^2:I(D_1D_1)$. У рода *Laboceras* она несколько сложнее за счет образования лопасти U^3 , которая в отличие от остальных данубитацей располагается на внешней, а не на внутренней стороне оборота (Шевырев, 1968, рис. 37). Этому отклонению от общего плана развития надсемейства я не нахожу объяснения. К данубитацеям я отношу также протеузитид, в состав которых, кроме типового рода, с большой долей сомнения вслед за Тозером (Tozer, 1981 а) включаю *Tropigastrites* с его пятилопастной линией (Smith, 1914).

Надсемейство *Nathorstitaceae* охватывает лонгобардитиди и натгорститид. В большинстве своем это оксиконы и сфероконы с приостренной вентральной стороной, гладкие или слабо скульптурированные, с многолопастной цератитовой линией. Как и Тозер (Tozer, 1981 а), я разделяю лонгобардитид на три подсемейства: *Groenlanditinae*, *Noetlingitinae* и *Longobarditinae*. Исследования Ассерето (Assereto, 1966 b) и группы ленинградских палеонтологов (Аркадьев, 1981, 1982; Алексеев и др., 1984) показали, что характер морфогенеза лонгобардитид был мною ошибочно интерпретирован (Шевырев, 1961, 1968). У представителей этого семейства в процессе онтогенеза лопасти с четными индексами смещаются на внешнюю сторону, а с нечетными — на внутреннюю (рис. 50—52). Это означает, что линия у них имеет формулу $(V_1V_1)LU^1U^2U^4U^6 \dots U^3U^3I(D_1D_1)$. Такой же принцип усложнения лопастной линии демонстрируют натгорститиды (рис. 53).

Сильно скульптурированные платиконы, обычно с медиальной бороздой и аммонитовой лопастной линией образуют надсемейство *Trachyscerataceae*. Я принимаю его почти в том же объеме, что и Тозер (Tozer, 1981 а), только вывожу из этого надсемейства норидисцитид, поскольку они имеют цератитовую линию, и включаю семейство *Palicitidae*, выделенное Кристином (Krystyn, 1982). Палицитиды близки к тибетитидам по форме раковины и характеру скульптуры, но отличаются от них гладкой вершиной первого наружного седла.

Вслед за Кристином (Krystyn, 1982) я отношу к трахицератацеям и сагениитид, тоже рассматривая их как подсемейство дистихитид.

Морфогенез лопастной линии в той или иной мере известен у ряда трахицератид (рис. 54), сиренитид (рис. 55) и дистихитид (рис. 56). Начальные стадии его определяются четкой схемой $VL:ID - (V_1V_1)LU^1:I(D_1D_1) - (V_1V_1)LU^1U^2:I(D_1D_1)$. Дальнейшее усложнение линии происходит за счет образования новых умбональных элементов, причем характер этого процесса остается недостаточно ясным. По-видимому, лопасти с четными индексами располагаются на внешней стороне (рис. 56), и линия приобретает формулу $(V_1V_1)LU^1U^2U^4 \dots U^3I(D_1D_1)$. При этом, как замечает Кристин (Krystyn, 1982), для трахицератид, сиренитид (рис. 57,а) и дистихитид (рис. 57,б) характерно слегка зазубренное первое наружное седло. У циртоплеуритид это седло становится асимметрично расчлененным за счет образования небольшого выреза на его внешней боковой стороне (рис. 57,в,г), а у тибетитид оно рассекается на вершине глубоким медиальным вырезом, образующим самостоятельную лопасть (рис. 57,д,е).

Скульптурированные, обычно широкоумбональные платиконы, часто с медиальной бороздой и, как правило, пятилопастной цератитовой или гониатитовой линией составляют надсемейство *Clydonitaceae*. К нему принадлежат *Clionitidae* (рис. 58,а), *Sandlingitidae*, *Noridiscitidae*, *Clydonitidae* (рис. 58,б), *Metasibiritidae* (рис. 58,в) и *Thetiditidae* (рис. 58,г).

В самостоятельное надсемейство *Celtitaceae* выделяются цельтитиды (рис. 59), наннитиды (рис. 60), леканитиды (рис. 61) и бадитиды (рис. 62). Это платиконы

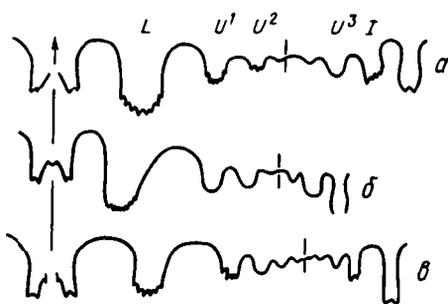


Рис. 50. Лопастные линии гренландитин

a — *Groenlandites astachovae* Vavilov; анисий; Оленекский залив. (Вавилов, 1978); *б* — *Pearylandites troelseni* Kummel; анисий; Гренландия (Kummel, 1953); *в* — *Pearylandites* sp.; анисий; Оленекский зал. (Захаров, 1976)

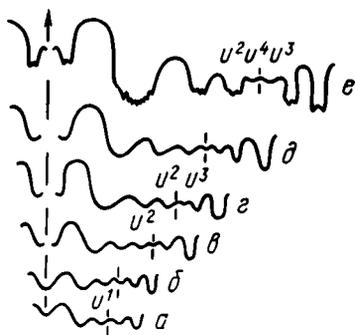


Рис. 51. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Lenotropites boskhoensis* Arkadiev

a — при $V = 0,5$ мм, *б* — при $V = 1,1$ мм, *в* — при $V = 1,2$ мм, *з* — при $V = 1,8$ мм, *д* — при $V = 2$ мм, *е* — при $V = 3,5$ мм; анисий; хр. Хараулах (Алексеев и др., 1984)

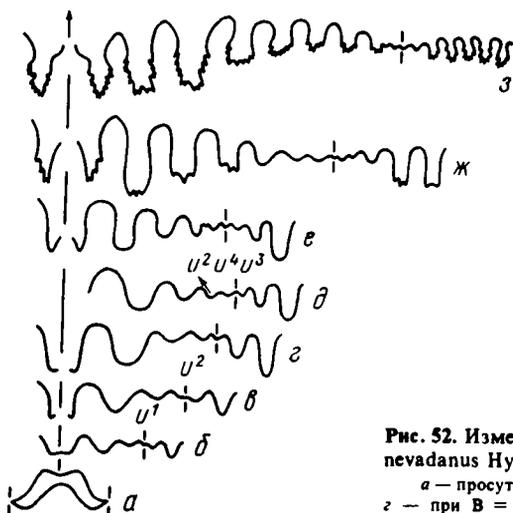


Рис. 52

Рис. 52. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Longobardites nevadanus* Hyatt et Smith

a — просутора и примасутора, *б* — при $V = 0,9$ мм, *в* — при $V = 1,3$ мм, *з* — при $V = 1,45$ мм, *д* — при $V = 1,8$ мм, *е* — при $V = 2,4$ мм, *ж* — при $V = 6$ мм, *з* — при $V = 33$ мм; анисий; хр. Хараулах (Алексеев и др., 1984)

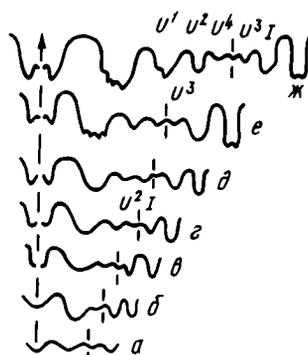


Рис. 54

Рис. 53. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Nathorstites dolioliformis* (Vavilov et Korchinskaja)

a — при $V = 0,4$ мм, *б* — при $V = 0,65$ мм, *в* — при $V = 0,75$ мм, *з* — при $V = 1$ мм, *д* — при $V = 1,2$ мм, *е* — при $V = 2$ мм, *ж* — при $V = 2,5$ мм; ладин; Таймыр (Вавилов, Корчинская, 1973)

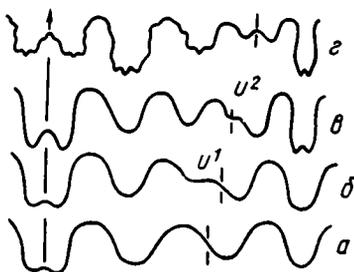


Рис. 53

Рис. 54. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Paratrachyceras* cf. *busiris* (Münster); *з* — при $V = 2,8$ мм; карний; Доломитовые Альпы (Schindewolf, 1968)

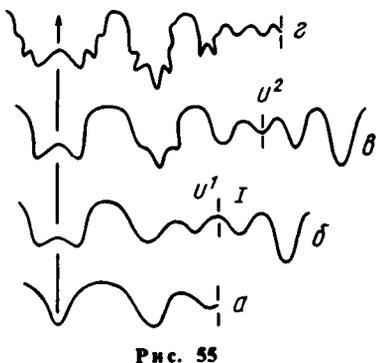


Рис. 55

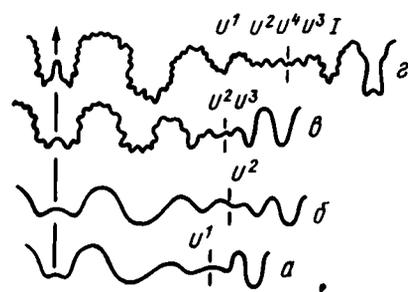


Рис. 56

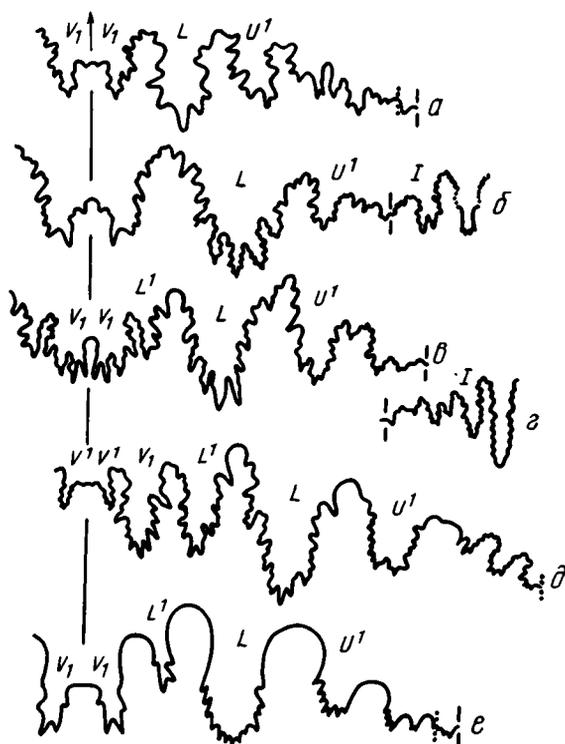


Рис. 57

Рис. 55. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Pamphagosirenites pamphagus* (Dittmar)

a — при $V = 0,9$ мм, *б* — при $V = 1,25$ мм, *в* — при $V = 3$ мм, *г* — при $V = 7$ мм; карний; Австрия (Branco, 1879)

Рис. 56. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Pleurodistichites guembeli* (Archipov et Vavilov)

a — при $V = 0,65$ мм, *б* — при $V = 1,1$ мм, *в* — при $V = 3,5$ мм, *г* — при $V = 9,5$ мм; норий; Верхоянье (Архипов, Вавилов, 1980)

Рис. 57. Лопастные линии трахicerатацей

a — *Anasirenites eckhardi* Mojsisovics; верхний карний; Непал; *б* — *Distichites megacanthus* (Mojsisovics) при $V = 31$ мм; средний норий; Тимор; *в, г* — *Pseudosirenites evae* (Mojsisovics); *в* — при $V = 35$ мм, *г* — при $V = 25$ мм; средний норий; Тимор; *д* — *Metacarnites hendersoni* Diener; нижний норий; Непал; *е* — *Paratibetites bertrandi* Mojsisovics; средний норий; Непал (*a, д, е* — Krystyn, 1982, *б-г* — Tatzreiter, 1981)

и серпентиконы, с округленной вентральной стороной, обычно ребристые, с пятилопастной гониатитовой линией ($V_1 V_1$) $LU^1:ID$. Условно я отношу к этому надсемейству и танамитид, которые отличаются своей шаровидной раковиной, но имеют, вероятно, тоже пятилопастную линию.

Скульптурированные платиконы и сфероконы часто с медиальным килем и обычно с аммонитовой лопастной линией образуют надсемейство *Tropitaceae*. Его представителями являются тропитиды, тропицельтитиды, халоритиды, тисбитиды, дидимитиды и эпискулитиды. Морфогенез лопастной линии известен только у рода *Tropites* (рис. 63). Как и у других цератитов, примасура здесь четырехлопастная — $VL:ID$. На втором обороте снаружи от умбонального шва закладываются сначала лопасть U^1 (рис. 63, д), а затем U^2 (рис. 63, е). Характер дальнейшего усложнения линии не совсем ясен. Новая лопасть либо образуется на седле U^2/I и обозначается тогда как U^3 , либо возникает путем деления лопасти U^2 и изображается как U^2_1 (рис. 63, ж). В последнем случае лопастная линия тропитид может быть представлена формулой $(V_1 V_1)LU^1 U^2_1: U^2_1 I(D_1 D_1)$.

Кристин (Krystyn, 1978) объединил трахicerатацей с тропитацеями в самостоя-

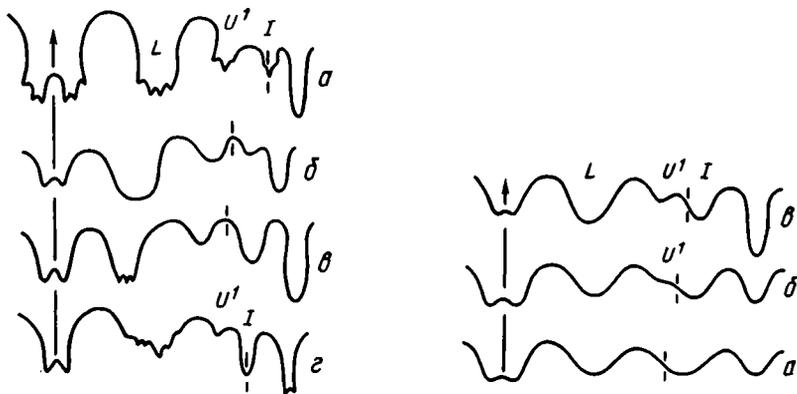


Рис. 58. Лопастные линии клидонитидей

a — *Eosteinmannites noetlingi* (Mojsisovics) при $V = 17$ мм; Тимор; *б* — *Leislingites archibaldi* (Mojsisovics) при $V = 7$ мм; норий; Тимор; *в* — *Helictites beneckeii* Mojsisovics при $V = 6$ мм; норий; Австрия; *г* — *Acanthotheidites spinosus* Tatzreiter при $V = 13,5$ мм; норий; Тимор (*a, б, г* — Tatzreiter, 1980; *в* — Wiedmann, 1973b)

Рис. 59. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Orthoceltites buchi* (Klipstein)

a — примасура, *в* — при $V = 3$ мм; карний; Доломитовые Альпы (Schindewolf, 1968)

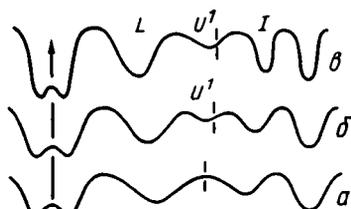


Рис. 60

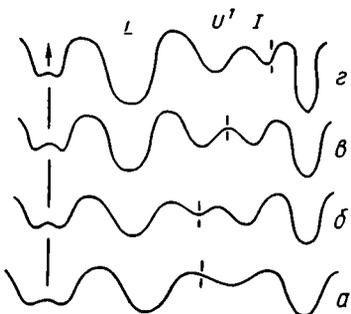


Рис. 61

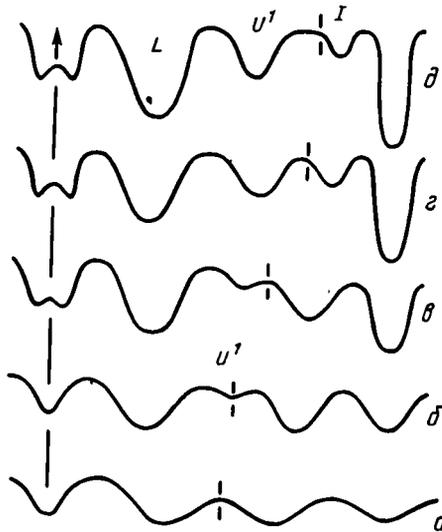


Рис. 62

Рис. 60. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Nannites spurius* (Münster); карний, Доломитовые Альпы (Schindewolf, 1962)

Рис. 61. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Lecanites glaucus* (Münster)

a — примасура, *г* — при $V = 1,3$ мм; карний; Доломитовые Альпы (Schindewolf, 1968)

Рис. 62. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Vadiotites eryx* (Münster); *б* — при $V = 4$ мм; карний; Доломитовые Альпы (Schindewolf, 1961)

тельный подотряд Trachyceratina, определяющим признаком которого он считает аммонитовый характер лопастной линии. На мой взгляд, указанные надсемейства имеют разное происхождение. Они достигли уровня аммонитовой линии независимо друг от друга. Их объединение означает нарушение принципа строгой монофилии. Поэтому я не признаю подотряд Кристина.

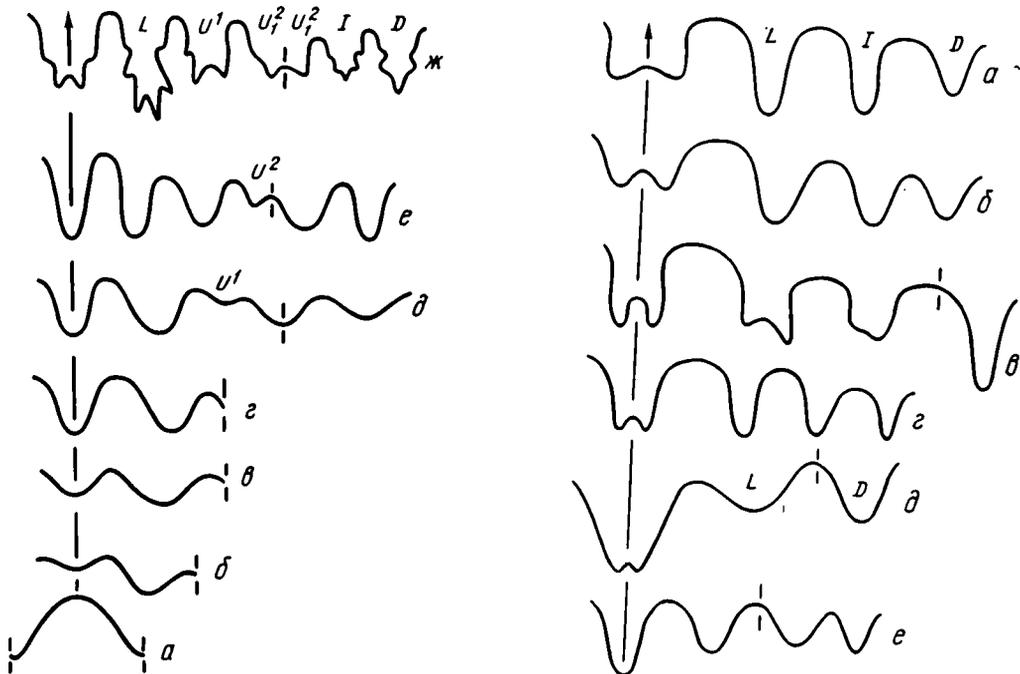


Рис. 63. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Tropites subbullatus* (Hauer)

a — просутора, *б* — примасутора, *е* — третья линия, *з* — седьмая линия, *д* — второй оборот, *е* — то же, *ж* — при $D = 10$ мм; карний; Австрия (Branco, 1879)

Рис. 64. Лопастные линии хористоцератацей

a — *Rhabdoceras suessi* Hauer при $V = 7,5$ мм; норий; Австрия; *б* — *Peripleurites saximontanus* Mojsisovics при $V = 4$ мм; норий; Австрия; *в* — *Choristoceras marshi* Hauer при $V = 6$ мм; норий; Австрия; *г* — *Vandaites stuerzenbaumi* (Mojsisovics) при $V = 6$ мм; норий; Западные Карпаты; *д* — *Parasochloceras suessi* Mojsisovics при $V = 4,5$ мм; норий; Австрия; *е* — *Cyclocelites arduini* Mojsisovics при $V = 3,7$ мм; норий; Западные Карпаты (*a—в, д* — Wiedmann, 1973b, рис. *д* с изменениями; *з, е* — Kollárová-Andrusovová, 1973)

Совершенно особое место среди цератитов занимает надсемейство *Choristocerataceae* — группа гетероморфных аммоноидей с полуразвернутой, развернутой или башенковидной раковиной и очень простой линией, состоящей только из четырех или даже трех обычно гладких или слегка зазубренных лопастей (рис. 64). Сюда относятся рабдоцератида, хористоцератида, кохлоцератида и циклоцельтитиды. Морфогенез известен только у представителей первых двух семейств (рис. 65, 66). От примасутуры до взрослого состояния у них сохраняется четырехлопастная линия. При этом в ходе онтогенеза лишь раздваивается вентральная лопасть, и у хористоцератид, кроме того, слегка зазубривается основание умбональной лопасти. Кохлоцератида достигли среди цератитов самой крайней степени упрощения лопастной линии (рис. 64, *д*). Видман (Wiedmann, 1973b) ошибочно изобразил ее четырехлопастной. Недавно на это обратил внимание Тозер (Tozer, 1979b), который подчеркнул, что Мойсисович и Динер считали линию кохлоцератид без учета повторяющихся элементов трехлопастной. Того же мнения придерживался Шиндевольф (Schindewolf, 1929). Наблюдения канадского палеонтолога подтвердили справедливость этой точки зрения. Таким образом, лопастную линию кохлоцератид можно выразить формулой $(V_1V_1)L:D$. При этом остаются некоторые сомнения в правильности интерпретации лопасти, лежащей между вентральной и дорсальной. В принципе она может быть и внутренней боковой по аналогии с некоторыми юрскими гетероморфами (Schindewolf, 1961, 1963), у которых в ходе онтогенеза редуцируется наружная боковая лопасть и взрослая линия

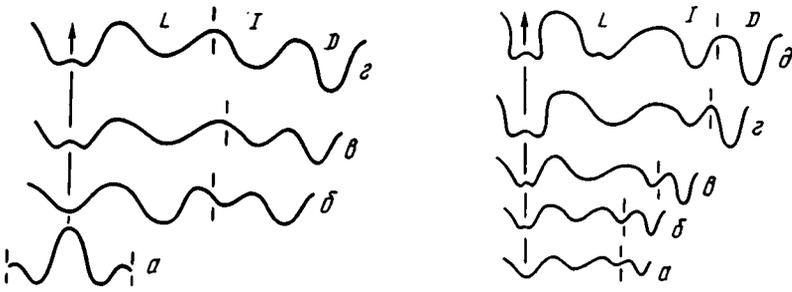


Рис. 65. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Rhabdoceras?* sp.

а — просутора, б — примасутора, в — третья линия, з — десятая линия; норий; Австрия (Wiedmann, 1973a)

Рис. 66. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Choristoceras marshi* Hauer

д — при В = 2 мм; норий; Австрия (Wiedmann, 1973b)

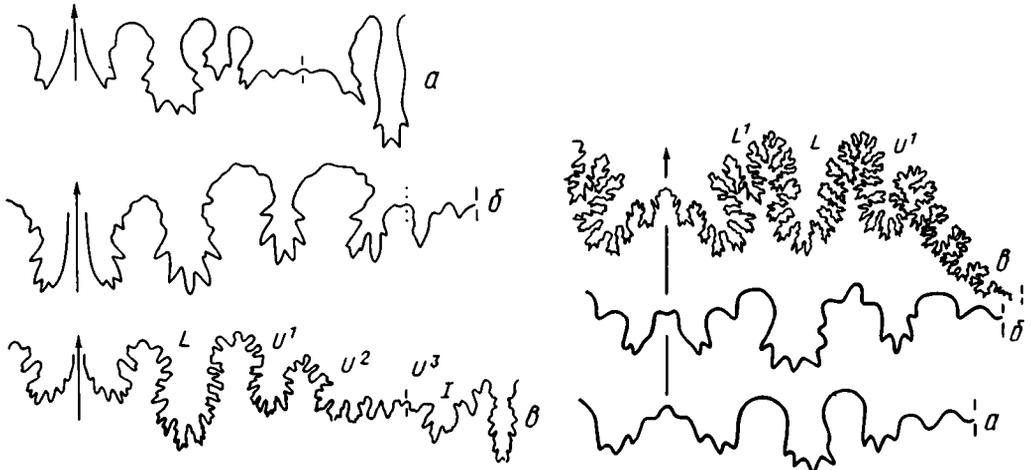


Рис. 67. Лопастные линии японитид

а — *Caucasites evolutus* Shevyrev при В = 2,3 мм и Ш = 4,3 мм; б — *C. inflatus* Shevyrev при В = 18,1 мм и Ш = 31,6 мм; в — *Jaronites labaensis* Robinson при В = 26,7 мм и Ш = 14,8 мм; анизий; Северо-Западный Кавказ (Шевырев, 1968)

Рис. 68. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Epigymnites alexandrae* (Smith)

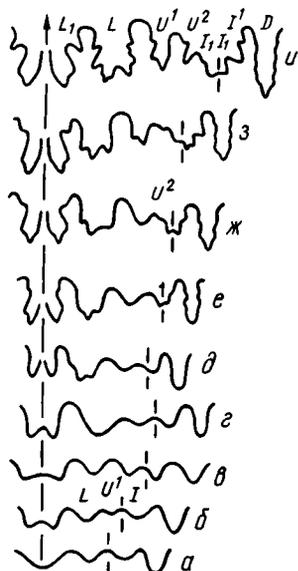
а — при Д = 11 мм, б — при Д = 23 мм, в — при Д = 260 мм; анизий; Невада (Smith, 1914)

приобретает формулу $(V_1V_1)ID$. Однако без знания морфогенеза кохлоцератид решить вопрос о том, какая лопасть, наружная или внутренняя, боковая в действительности сохраняется у них во взрослом состоянии, невозможно. В отличие от остальных хористоцератацей у циклоцельтитид до взрослого состояния вентральная лопасть остается неразделенной (рис. 64, е).

Японитиды — исходная группа подотряда *Pinacoseratina*. Это широкоумбональные платиконы и кадиконы с аммонитовой лопастной линией (рис. 67). Семейство гимнитид представлено платиконами и оксиконами с более сложной линией, элементы которой сильно и глубоко изрезаны (рис. 68). На первом наружном седле асимметрично, ближе к медиальной линии раковины, образуется дополнительная боковая лопасть L^1 . К сожалению, онтогенез гимнитид полностью не прослежен. Имеются сведения лишь о его отдельных стадиях (Branco, 1879; Smith, 1914; Wiedmann, 1973a), которые не дают представления о характере образования лопастей около умбонального шва. По данным Бранко (Branco, 1879), у *Placites polydactylus* Mojsisovics при В=1,5 мм линия шестилопастная

Рис. 69. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Phyllytoceras intermedium* Wiedmann

a — примасура, *б* — третья линия, *в* — пятая линия, *д* — при $V = 0,4$ мм, *ж* — при $V = 0,7$ мм, *з* — при $V = 0,9$ мм, *и* — при $V = 1,2$ мм; карний; Иран (Wiedmann, 1970; интерпретация автора)



$(V_1V_1)LU^1U^2:ID$. Однако ее дальнейшие преобразования неясны. В какой-то мере пролить свет на этот вопрос мог бы онтогенез *Phyllytoceras intermedium* Wiedmann. У этого вида в ходе морфогенеза происходит усложнение линии около умбонального шва путем деления первичной и образования дополнительной внутренних боковых лопастей по типу $VL:ID \rightarrow (V_1V_1)LU^1:ID \rightarrow -(V_1V_1)LU^1I_1:I_1D \rightarrow -(V_1V_1)L^1LU^1U^2I_1:I_1D$ (рис. 69). Однако систематическое положение рода *Phyllytoceras*, типовой вид которого представлен незрелой раковиной из карнийского яруса Ирана, спорно. Видман (Wiedmann, 1970) отнес его к надсемейству *Psilocerataceae* (отряд *Ammonitida*). Тозер (Tozer, 1971 b, 1981 a) полагает что место этого рода среди гимнитид. Судя по характеру лопастной линии, мнение канадского палеонтолога ближе к истине. Другой вид спорного рода *Ph. zlabachense* Wiedmann из рэта Австрии, как считает Кристин (Krystyn, 1974), является представителем *Rhacophyllites*, поскольку в действительности имеет литуидную дорсальную лопасть, а не рассеченную, как ошибочно изображено в статье Видмана (Wiedmann, 1973 a). Инволютные оксиконы или платиконы имеющие самую сложную среди цератитов лопастную линию (рис. 70), образуют семейство пинакоцератид. Насколько мне известно, первую и единственную попытку проследить весь ход их морфогенеза предпринял Захаров (1977 a), используя для этой цели не традиционный метод разворачивания раковины, а серию продольных пришлифовок. В том, что касается лопастной линии, такой подход дал, на мой взгляд, не очень убедительные результаты. В интерпретации Захарова ее конечная формула для *Pinacoseras aff. regiforme* Diener выглядит следующим образом: $(V_1V_1)LL^1L^2L^3UU^1(I_2?S)I_1(D_1D_1)$. Кажется странным, что из всех боковых лопастей самая маленькая и наименее расчлененная лопасть, лежащая рядом с вентральной, рассматривается как первичная боковая. Получается, что в процессе онтогенеза, возникнув ранее остальных боковых лопастей, она претерпела минимальные изменения. Характер образования лопастей в умбональной области раковины остался неясным. Внутренняя часть лопастной линии оказалась вообще вне наблюдения. Рассматривая пинакоцератид как прямых потомков гимнитид, их лопастную линию, вероятно, правильнее выразить формулой $(V_1V_1)L^4L^3L^2L^1LU^1U^2I_1 \dots I_4I^1(D_1D_1)$.

В самостоятельный подотряд я выделяю мегафиллитид — небольшое семейство инволютных платиконов и сфероконов с многочисленными монофиллоидными седлами и литуидной дорсальной лопастью (Шевырев, 1983). Прежде считалось, что усложнение линии у них происходит путем заложения лопастей на шовном седле с последующим смещением четных элементов на внутреннюю сторону раковины, а нечетных — на внешнюю (Шевырев, 1961, 1968), т.е. по формуле $(V_1V_1)LU^1U^3U^5 \dots U^4U^2I (D_1D_1)$. Однако в настоящее время я думаю, что более правильное объяснение дал Видман (Wiedmann, 1973a). Он показал, что у мегафиллитид в процессе онтогенеза число элементов линии увеличивается главным образом за счет двучленного деления умбональной лопасти, расположенной на шве, т.е. морфогенез проходит по типу $(V_1V_1)LU^1U^2U^1U^1 \dots U^4U^3U^2I(D_1D_1)$. Я принимаю эту интерпретацию (рис. 71).



Рис. 70. Лопастная линия *Pinacoceras metternichi* (Hauer) при $V = 155$ мм; норий; Гималаи (Diener, 1906a)

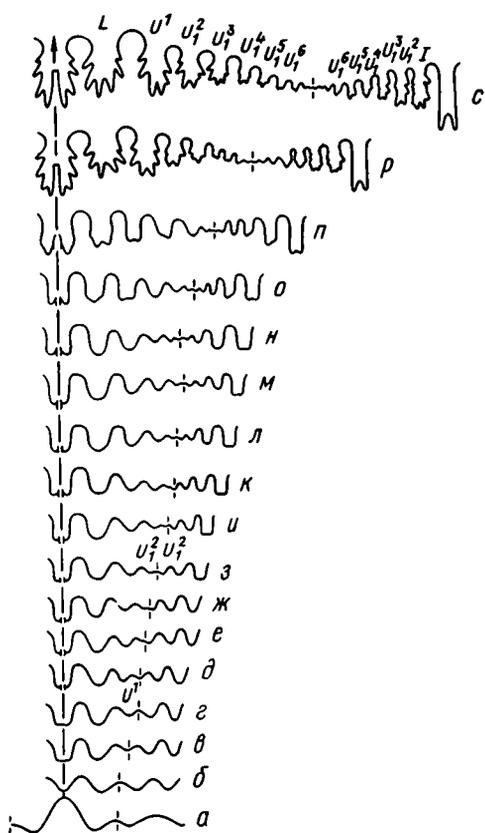


Рис. 71

Рис. 71. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Megaphyllites prometheus* Shevryev

а — просутора, б — примасутора, в — при $V = 0,5$ мм, г — при $V = 0,55$ мм, д — при $V = 0,6$ мм, е — при $V = 0,62$ мм, ж — при $V = 0,65$ мм, з — при $V = 0,7$ мм, и — при $V = 0,8$ мм, к — при $V = 0,87$ мм, л — при $V = 0,9$ мм, м — при $V = 1$ мм, н — при $V = 1,1$ мм, о — при $V = 1,2$ мм, п — при $V = 1,5$ мм, р — при $V = 6,5$ мм, с — при $V = 10,3$ мм; анзий; Северо-Западный Кавказ (Шевырев, 1968; новая интерпретация)

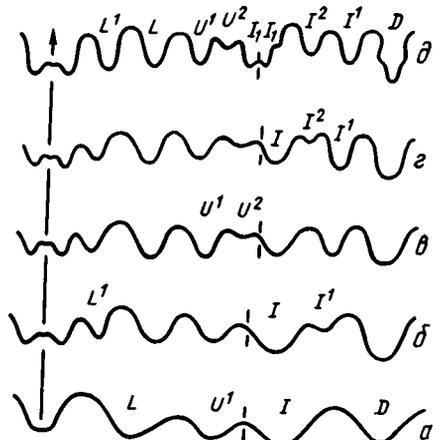
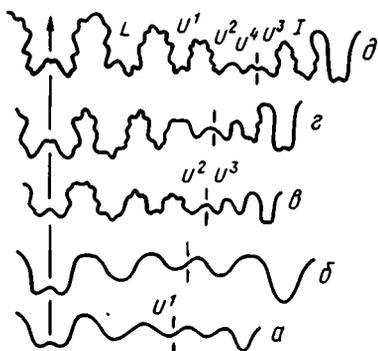


Рис. 72

Рис. 72. Изменения лопастной линии в раннем онтогенезе *Proarcestes bicarinatus* (Münster)

а — примасутора, б — при $V = 0,8$ мм; карний; Доломитовые Альпы (Schindewolf, 1968)



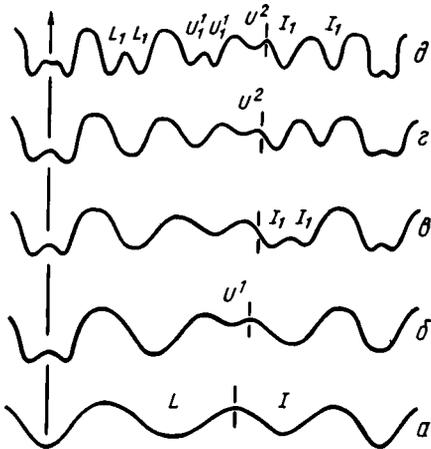


Рис. 74. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Paralobites nautilus* (Münster)

α — примасура, δ — при $V = 1,2$ мм; карний; Доломитовые Альпы (Schindewolf, 1968)

Рис. 75. Лопастные линии триасовых представителей отряда Phylloceratida

$a-e$ — уссуритиды: a — *Ussurites sichoticus* (Diener) при $V = 50$ мм; анисий; o — в Русский; b — *Leiophyllites suessi* (Mojsisovics) при $V = 4$ мм; анисий; Австрия; e — *Simonyceras simonyi* (Hauer) при $V = 34$ мм; карний; Австрия; $z-\delta$ — дискофиллятиды: z — *Discophyllites ebnegi* (Mojsisovics); карний; o — в Тимор; δ — *Rhasophyllites neojurensis* (Quenstedt) при $V = 18$ мм; норий; Австрия (a — Динер, 1895; b, e, δ — Wiedmann, 1970; z — Spath, 1934)



Своеобразный морфогенез лопастной линии характерен для рода *Proarcestes* (Branco, 1879; Schindewolf, 1968; Wiedmann, 1973a). Среди триасовых аммоноидей этот род выделяется прежде всего своим необычайно крупным протоконхом ($V=0,55$ мм, $Ш=0,80$ мм) и пятилопастной примасурой $VLU^1:ID$ (рис. 72,а). Возможно, эти два признака коррелятивно связаны друг с другом. На следующей стадии онтогенеза образуются дополнительные наружная и внутренняя боковые лопасти (рис. 72,б). Позже возникают вторая умбональная и третья внутренняя боковая лопасти (рис. 72,в,г). Наконец, раздваивается первичная внутренняя боковая лопасть (рис. 72,д). Лопастная линия на данной стадии приобретает формулу $(V_1V_1)L^1LU^1U^2I_1:I_1I^1I^1D$. Интересно, что она напоминает лопастную формулу гимнитид из подотряда *Pinacoseratina*. Крупный протоконх и пятилопастная примасура отмечаются и у ряда других арцестид (Wiedmann, 1973 а). Вместе с тем поражают принципиальные отличия в характере их морфогенеза. Наряду с уже указанным типом развития лопастной линии Видман (Wiedmann, 1973 а, 1977) приводит результаты изучения еще некоторых арцестид из рэта Австрии. В онтогенезе *Arcestes rhaeticus* Clark линия усложняется за счет образования умбональных лопастей (рис. 73), причем ее изменения идут по типу $(V_1V_1)LU^1U^2U^4:U^3I(D_1D_1)$, т.е. совершенно иначе, чем у *Proarcestes*. При этом дорсальная лопасть остается литуидной, в то время как все остальные элементы линии уже стали зазубренными (рис. 73,д). Возможно, другие представители рода *Arcestes* тоже развиваются по этому типу. Только дорсальная лопасть у них зазубривается. Очевидно, при всем своем внешнем однообразии арцестиды представляют гетерогенную группу. Учитывая специфический морфогенез рода

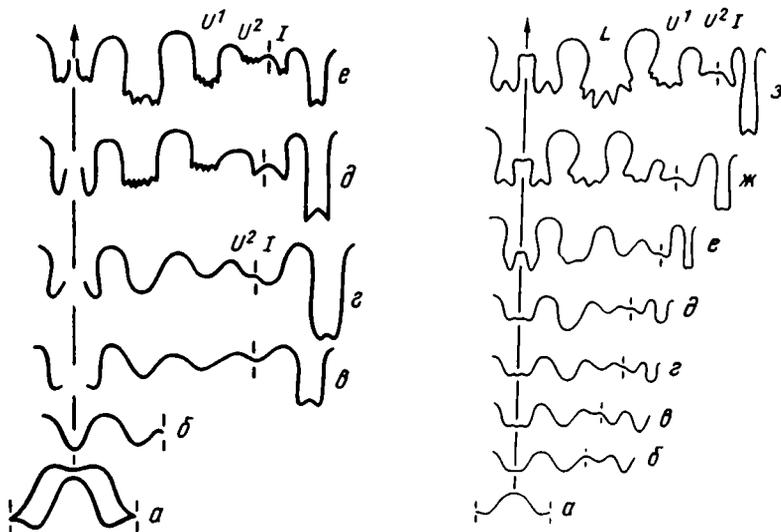


Рис. 76. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Buriites skorochodi* (Borij et Zharnikova)
 а — просутура и примасутура, б — при $V = 0,35$ мм, в — при $V = 0,51$ мм, г — при $V = 1$ мм, д — при $V = 3,1$ мм,
 е — при $V = 8,3$ мм; джелам; Приморье (Захаров, 1978; интерпретация автора)

Рис. 77. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Leiophyllites visendus* Shevyrev
 а — просутура, б — при $V = 0,4$ мм, в — при $V = 0,6$ мм, г — при $V = 1,1$ мм, д — при $V = 1,2$ мм,
 е — при $V = 1,3$ мм, ж — при $V = 2,9$ мм, з — при $V = 10,9$ мм; анизий; Северо-Западный Кавказ
 (Шевырев, 1968)

Proarcestes, Видман выделил семейство *Proarcestidae*, полный объем которого в настоящее время невозможно определить. Для решения этого вопроса необходима ревизия всех арцестид с изучением морфогенеза лопастной линии.

Филогенетически близки к арцестидам, по-видимому, семейства *Sphingitidae* и *Joannitidae*, онтогенез которых не известен. Вместе они составляют подотряд *Arcestina*.

Резко обособленную группу среди цератитов образуют лобитиды — гладкие или слаборебристые сфероконусы со сжатой жилой камерой и своеобразным морфогенезом лопастной линии (Branco, 1879; Schindewolf, 1968). Примасутура у них традиционная четырехлопастная $VL:ID$ (рис. 74,а). На следующей стадии онтогенеза линия превращается в пятилопастную за счет образования умбональной лопасти (рис. 74,б). Вентральная лопасть становится двураздельной. Затем претерпевают двучленное деление внутренняя боковая и дорсальная лопасти (рис. 74,в). Образуется вторая умбональная лопасть (рис. 74,г). Наконец, процесс двучленного деления захватывает боковую и первую умбональную лопасти, а ветви внутренней боковой лопасти превращаются в самостоятельные элементы (рис. 74,д). Лопастная линия получает формулу $(V_1V_1)(L_1L_1)(U^1U^1)U^2: I_1I_1(D_1D_1)$. Во взрослом состоянии полновзрослыми элементами линии становятся также ветви наружной боковой и первой умбональной лопастей.

Отряд *Phylloceratida* представлен в триасе уссуритидами и дискофиллитидами, которые внешне отличаются друг от друга формой рассечения седел. Уссуритиды имеют монофиллоидные, а дискофиллитиды — ди- или трифиллоидные седла (рис. 75). Однако Видман (Wiedmann, 1970) полагает, что различия между ними носят гораздо более глубокий характер и затрагивают особенности морфогенеза. По его мнению, для уссуритид, как и для настоящих позднемеозойских филлоцератид, характерно увеличение числа элементов линии за счет образования умбональных лопастей (рис. 75,е). У ранних уссуритид этот процесс выражен

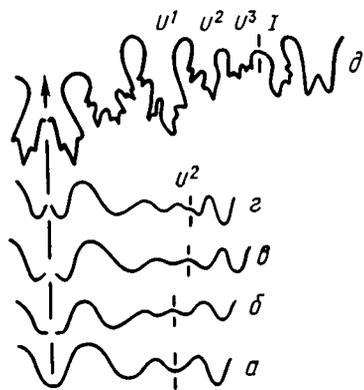


Рис. 78

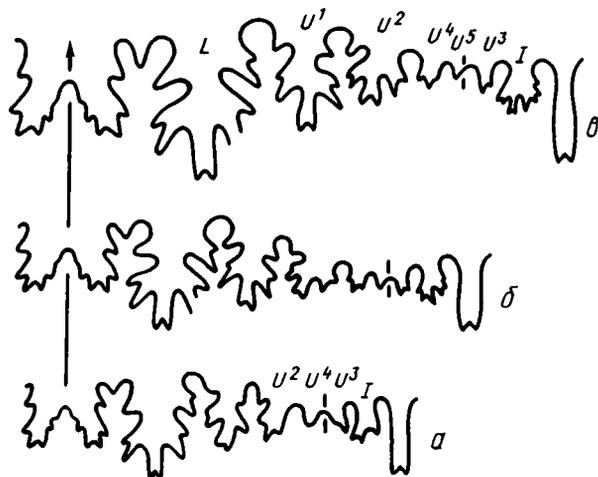


Рис. 79

Рис. 78. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Monophyllites*
 а-г — *Monophyllites* sp.; а — при $V = 0,26$ мм, б — при $V = 0,41$ мм,
 в — при $V = 0,50$ мм, г — при $V = 0,95$ мм; анизий; Приморье (Захаров,
 1974; интерпретация автора); д — *M. sphaerophyllus* (Hauer); анизий
 (Salfeld, 1920)

Рис. 79. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Wopfungites*
krystyni Wiedmann
 а — при $V = 6,5$ мм, б — при $V = 12$ мм, в — при $V = 14$ мм; норий;
 Австрия (Wiedmann, 1970)

Рис. 80. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Mojsvarites*
agenor (Münster)
 а — при $V = 0,5$ мм, б — при $V = 1$ мм, в — при $V = 2,8$ мм; карний;
 Австрия (Wiedmann, 1970; интерпретация автора)

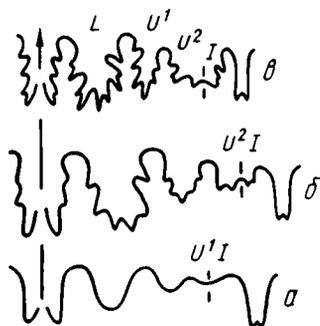


Рис. 80

неясно (рис. 76—78). Примасура у них, как и у цератитов, четырехлопастная. На следующей стадии возникает пятый элемент — лопасть U^1 , которая закладывается на вершине седла L/I (рис. 77,а; 78,б). Образование следующей лопасти можно интерпретировать по-разному. Она закладывается на боковой стороне седла U^1/I (рис. 76,г; 77,г; 78,г) и с равным правом может рассматриваться как умбональная лопасть U^2 (Шевырев, 1961, 1968; Wiedmann, Kullmann, 1981) или как внутренняя боковая I_2 (Захаров, 1978). Однако, принимая во внимание общую тенденцию уссуриид к усложнению своей линии за счет умбональных элементов (рис. 75,а; 79), мне думается, правильнее считать эту лопасть умбональной.

Иной характер, как полагает Видман, носит морфогенез дискофиллитид. У них приумбональные элементы линии образуют провисающую сутуральную лопасть (рис. 75,г,д), которая представляет собой результат деления внутренней боковой лопасти. Это заключение немецкого исследователя основано на изучении морфогенеза лопастной линии у *Mojsvarites agenor* (Münster). Род *Mojsvarites* имеет монофиллоидные седла и обычно рассматривается в составе уссуриид. Но Видман, опираясь на сутуральную лопасть данного рода, относит его к дискофиллитидам. Этот автор изобразил три стадии морфогенеза (рис. 80), которые, на мой взгляд, не дают достаточно четкого представления о характере образования лопастей около умбонального шва, поскольку две первые стадии разделены слишком большим перерывом. Видман считает, что лопасти, лежащие по обе стороны шва, возникли в результате деления внутренней боковой лопасти (рис. 80,б). Не исключено, однако, что наружная из них является умбональной лопастью U^2 . Этот вопрос остается открытым.

Я рассмотрел основные типы морфогенетических изменений лопастной линии, которые кладу в основу систематики триасовых аммоноидей. Заканчивая этот обзор, привожу общую схему их классификации. Знаком вопроса в ней отмечены роды, систематическое положение которых нуждается в уточнении.

Литоцератиды не известны в триасе. Ранее к этому отряду относили род *Trachyphyllites* Arthaber, 1927 из вероятного нория Тимора (Schindewolf, 1961; Wiedmann, 1966, 1970, 1973 а; Шевырев, 1968). В действительности он оказался раннеюрским, как предполагал Тоzer (Тоzer, 1971 а, b). Этот род найден в типовой местности вместе с лейасовыми аммоноидеями (*Vermiceras*, *Boucaulticeras*, *Ectocentrites*) и является младшим синонимом *Audaxlytoceras* Fucini, 1923 (Krystyn, 1978, 1982).

НАДОТРЯД AMMONOIDEA ZITTEL, 1884

ОТРЯД PROLECANITIDA MILLER ET FURNISH, 1954

[nom. transl. Teichert, 1967 (ex subordo Prolecanitina Miller et Furnish, 1954)]

НАДСЕМЕЙСТВО MEDLICOTTIACEAE KARPINSKY, 1889

[nom. transl. Miller et Furnish, 1954 (ex Medicottinae Karpinsky, 1889)]

СЕМЕЙСТВО EPISAGECERATIDAE RUZHENCEV, 1956

Episageceras Noetling, 1904 (=Protosageceras Popow, 1961); *Latisageceras* Ruzhencev, 1956

ОТРЯД CERATITIDA HYATT, 1884

[nom. transl. Ruzhencev, 1957 (ex subordo Ceratitinae Hyatt, 1884)]

Раковина от плоскоспиральной до башенковидной, от инволютной до развернутой. Поверхность оборотов гладкая или скульптурированная. Примасура трехлопастная (VU:D) у парацельтитин и четырехлопастная (VL:ID) у остальных цератитов. В виде исключения она может быть и пятилопастной (VLU¹:ID) у некоторых арцестин. Лопастная линия от гониатитовой до аммонитовой. Ее усложнение происходит обычно за счет образования умбональных лопастей, реже — вентральных, наружных или внутренних боковых. 10 подотрядов: *Paraceltitina*, *Otoceratina*, *Meekoceratina*, *Sageceratina*, *Ptychitina*, *Ceratitina*, *Pinacoceratina*, *Megaphyllitina*, *Arcestina*, *Lobitina*. Нижняя пермь — триас (роуд — норий).

ПОДОТРЯД PARACELTITINA SHEVYREV, 1968

Раковина дисковидная, с широким умбо. Поверхность оборотов гладкая или с поперечными ребрами и вентролатеральными бугорками. Примасура трехлопастная VU:D. Первичная умбональная лопасть редуцируется в процессе онтогенеза. Исходная формула лопастной линии (V₁V₁)LI:(D₁D₁). Последующее усложнение происходит за счет образования дополнительной внутренней боковой лопасти по типу (V₁V₁)LI¹:(D₁D₁). Лопастии гладкие или мелкозубчатые в основании. Одно надсемейство *Xenodiscaceae*. Отличается от остальных цератитов трехлопастной примасурой и отсутствием умбональных лопастей во взрослом состоянии. Пермь (роуд — чансин).

НАДСЕМЕЙСТВО XENODISCACEAE FRECH, 1902

СЕМЕЙСТВО PARACELTITIDAE SPATH, 1930

(=Paralecanitidae Spath, 1930; Cibolitidae Plummer et Scott, 1937)

Paraceltites Gemmellaro, 1887 (=Paralecanites Diener, 1897; *Paracibolites* Hayasaka, 1947); *Cibolites* Plummer et Scott, 1937 (=Xenodiscites Miller et Furnish, 1940); *Nielsenoceras* Furnish, 1966.

СЕМЕЙСТВО XENODISCIDAE FRECH, 1902

(= Huananoceratidae Zhao et al., 1978; Tapashanitidae Zhao et al., 1978)

Xenodiscus Waagen, 1879 (= Xenaspis Waagen, 1895; Proceratites Kittl, 1903; Palaeolecanites Reed, 1944); Phisonites Shevyrev, 1965; Iranites Teichert et Kummel, 1973 (= Rongjiangoceras Zhao et al., 1978); Shevyrevites Teichert et Kummel, 1973; Tapashanites Zhao et Liang, 1965 (= Sinoceltites Zhao et Liang, 1974; Pseudostephanites Zhao et Liang, 1965; Mingyuxiaceras Zhao et al., 1978; Longmenshanoceras Zhao et al., 1978; Qianjiangoceras Zhao et al., 1978; Huananoceras Zhao et Liang, 1974)

СЕМЕЙСТВО DZHULFITIDAE SHEVYREV, 1965

Dzhulfites Shevyrev, 1965; Paratirolites Stoyanow, 1910; Abichites Shevyrev, 1965

СЕМЕЙСТВО PSEUDOTIROLITIDAE ZHAO, 1965

(= Liuchengoceratidae Zhao et al., 1978; Pleuronodoceratidae Zhao et al., 1978)

Pseudotirolites Sun, 1939 (= Chaotianoceras Zhao et Liang, 1966, Pachydiscoceras Zhao et Liang, 1966; Trigonogastrites Zhao et al., 1978; Pernodoceras Zhao et Liang, 1974; Liuchengoceras Zhao et al., 1978); Pleuronodoceras Zhao et Liang, 1965 (= Graciloceratites Zhao et Liang, 1974); Rotodiscoceras Zhao et Liang, 1966 (= Duhanoceras Zhao et al., 1978); Schizoloboceras Zhao et al., 1978; Pentagonoceras Zhao et al., 1978

ПОДОТРЯД ОТОЦЕРАТИНА SHEVYREV ET ERMAKOVA, 1979

Раковина дисковидная, от эволютной до инволютной, с плоской, вогнутой или приостренной вентральной стороной и сильно оттянутым умбональным краем. Поверхность оборотов обычно гладкая. Примастира четырехлопастная VL:ID. Исходная формула лопастной линии $(V_1V_1)LU^1U^2 : I(D_1D_1)$. Последующее усложнение происходит за счет образования новых умбональных лопастей. В онтогенезе элементы с четными индексами смещаются на внешнюю сторону, а с нечетными (кроме первой умбональной лопасти) — на внутреннюю по типу $(V_1V_1)LU^1U^2U^4 \dots U^3I(D_1D_1)$. Лопастная линия от гониатитовой до цератитовой. Одно надсемейство Otocerataceae. Отличается от подотряда Paqaceltitina четырехлопастной примаститурой и образованием умбональных лопастей. Верхняя пермь — нижний триас (амарассий — гангет).

НАДСЕМЕЙСТВО ОТОЦЕРАТАСЕАЕ HYATT, 1900

[nom. transl. Miller et Furnish, 1954 (ex Otoceratidae Hyatt, 1900)]

СЕМЕЙСТВО ANDERSSONOCERATIDAE RUZHENCEV, 1959

(= Planodiscoceratinae Zhao et al., 1978)

Anderssonoceras Grabau, 1924 (= Xiangulingites Zhao et al., 1978; Fengchengoceras Zhao et al., 1978); Pericarinoceras Zhao et Liang, 1966 (= Pachyrotoceras Zhao et al., 1978; Planodiscoceras Zhao et Liang, 1966; Leptogyroceras Zhao et Liang, 1966); Lenticoceltites Zhao et al., 1978.

СЕМЕЙСТВО АРАХОЦЕРАТИДАЕ RUZHENCEV, 1959

(= Konglingitinae Zhao et al., 1978)

Kingoceras Miller, 1944; Eoanaxoceras Spinosa, Furnish et Glenister, 1970; Anfuceras Zhao et al., 1978 (= Periptychoceras Zhao et al., 1978); Prototoceras Spath, 1930 (= Discotoceras Spath, 1930; Urartoceras Ruzhencev, 1959; Vescotoceras Ruzhencev, 1962; Jinjiangoceras Zhao et al., 1978); Araxoceras Ruzhencev, 1959 (= Rotaraxoceras

Ruzhencev, 1959; Vedioceras Ruzhencev, 1962; Kiangsiceras Zhao et Liang, 1965; Konglingites Zhao et al., 1978; Sanyangites Zhao et al., 1978); Avushoceras Ruzhencev, 1962; Dzhulfoceras Ruzhencev, 1962; Pseudotoceras Ruzhencev, 1962; Abadehceras Bando, 1979; Julfoceras Bando, 1973

СЕМЕЙСТВО ОТОЦЕРАТИДАЕ HYATT, 1900

Otoceras Griesbach, 1880 (=Metotoceras Spath, 1930); Anotoceras Hyatt, 1900

ПОДОТРЯД МЕЕКОЦЕРАТИНА DRUSCHITS ET DOGUZHAeva, 1976

Платиконы, оксиконы и сфероконы, с округленной, уплощенной или приостренной вентральной стороной, скульптурированные или гладкие. Примасура четырехлопастная. Взрослая линия обычно цератитовая, пяти- или шестилопастная $(V_1V_1)LU^1$: $I(D_1D_1)$ и $(V_1V_1)LU^1U^2$: $I(D_1D_1)$. Два надсемейства: Dinaritaceae и Meekocerataceae. Отличается от подотряда Paraceltitina четырехлопастной примасурой и образованием умбональных лопастей, от Otoceratina — меньшим числом лопастных элементов. Нижний — средний триас (гангет — низы иллирия).

НАДСЕМЕЙСТВО DINARITACEAE MOJSISOVICS, 1882

[nom. transl. Shevyrev, 1968 (ex Dinaritidae Mojsisovics, 1882)]

СЕМЕЙСТВО KASHMIRITIDAE SPATH, 1930

(=Xenoceltitinae Spath, 1930)

Metophiceras Spath, 1935 (=Tomphoceras Popow, 1961; Hypophiceras Trümpy, 1969; Tompoites Ermakova, 1977); Pseudoceltites Hyatt, 1900 (=Kashmirites Diener, 1913; Anakashmirites Spath, 1930; Bernhardites Shevyrev, 1965; Eukashmirites Kummel, 1969); Xenoceltites Spath, 1930 (=Kariceltites Jeannet, 1959); Hanielites Welter, 1922; Protophiceras Hyatt, 1900; Glyptophiceras Spath, 1930; Sakhaites Vozin, 1972 (=Keltroceras Ermakova, 1975); Tozericeras Guex, 1978; ?Gyrophiceras Spath, 1934; ?Hemilecanites Spath, 1934

СЕМЕЙСТВО TIROLITIDAE MOJSISOVICS, 1882

[nom. transl. Mojsisovics, 1896 (ex Tirolitinae Mojsisovics, 1882)]

Tirolites Mojsisovics, 1879 (=Svilajites Kittl, 1903; Hololobus Kittl, 1903; Carniolites Arthaber, 1911; Tirolitoides Spath, 1934)

СЕМЕЙСТВО MELAGATHICERATIDAE TOZER, 1971

Juvenites Smith, 1927 (=Thermalites Smith, 1927); Melagathiceras Tozer, 1971; Proharpoceras Zhao, 1950 (=Tuyangites Zgao, 1950)

СЕМЕЙСТВО STEPHANITIDAE ARTHABER, 1896

Stephanites Waagen, 1895; Amphistephanites Zakharov, 1978

СЕМЕЙСТВО DINARITIDAE MOJSISOVICS, 1882

(=Dagnoceratinae Spath, 1934)

Dinarites Mojsisovics, 1882 (=Plococeras Hyatt, 1900; Pseudodinarites Hyatt, 1900; Hercegovites Kittl, 1903); Dagnoceras Arthaber, 1911; Bittnerites Kittl, 1903; Diaplococeras Hyatt, 1900 (=Liccaites Kittl, 1903); Balkanites Ganey, 1966; Stacheites Kittl, 1903

СЕМЕЙСТВО DORIKRANITIDAE ASTACHOVA, 1960

[nom. correct. Shevyrev, 1968 (pro Doricranitidae Astachova, 1960)]

Dorikranites Hyatt, 1889 (=Bogdoites Kittl, 1903; Subdoricranites Astachova, 1960)

СЕМЕЙСТВО COLUMBITIDAE SPATH, 1930

(=Hellenitidae Kummel, 1952)

Procolumbites Astachova, 1960; Columbites Hyatt et Smith, 1905; Neocolumbites Zakharov, 1968; Pseudharpoceras Waagen, 1895 (=Hellenites Renz et Renz, 1948; Pallasites Renz et Renz, 1948; Pseudarniotites Spath, 1951); Epiceltites Arthaber, 1911; Mangyshlakites Shevyrev, 1968; Subcolumbites Spath, 1930 (=Fengshanites Zhao, 1950); Paragoceras Arthaber, 1911 (=Arnautoceltites Diener, 1916); Paradinarites Zhao, 1950; Arianites Arthaber, 1911; Prenkites Arthaber, 1911; Tunglanites Zhao, 1959; Protopites Arthaber, 1911; Epiceltitoides Guex, 1978

СЕМЕЙСТВО KAZAKHSTANITIDAE FAM. NOV.

Платиконы с умеренно широким умбо и прямыми боковыми складками, сильно вздувающимися около умбонального края и постепенно затухающими к округленной вентральной стороне. Линия цератитовая, пятилопастная, с широкой вентральной лопастью. Один род Kazakhstanites из спатского яруса Мангышлака, Ирана и, возможно, Соляного кряжа. Отличается от других динаритацев сочетанием округленной вентральной стороны с боковыми складками и широкой вентральной лопастью. Верхи нижнего триаса (спат).

Kazakhstanites Shevyrev, 1968

СЕМЕЙСТВО SIBIRITIDAE MOJSISOVICS, 1896

Sibirites Mojsisovics, 1886 (=Parasibirites Popov, 1962)

НАДСЕМЕЙСТВО МЕЕКОСЕРАТАСЕАЕ WAAGEN, 1895

[nom. transl. Spath, 1934 (ex Meekoceratidae Waagen, 1895)]

СЕМЕЙСТВО OPHICERATIDAE ARTHABER, 1911

(=Dieneroceratidae Kummel, 1952)

Ophiceras Griesbach, 1880 (=Acanthophipiceras Diener, 1916; Lytophipiceras Spath, 1930; Griesbachoceras Miller, 1932; Wordieoceras Tozer, 1971); Discophipiceras Spath, 1935; Vishnuites Diener, 1897 (=Paravishnuites Spath, 1935); Dieneroceras Spath, 1934; Bajarunia Dagys, 1983; Nordophipiceras Popov, 1961 (=Pseudotirolites Popov, 1962, non Sun, 1939; Arctotirolites Popov, 1963; Lenophipiceras Ermakova, 1981)

СЕМЕЙСТВО PROPTYCHITIDAE WAAGEN, 1895

[nom. transl. Spath, 1930 (ex Proptychitinae Waagen, 1895)] (=Paranoritidae Spath, 1930)

Proptychites Waagen, 1892 (=Ussuriceras Spath, 1930; Eoptychites Spath, 1930); Koninckites Waagen, 1895 (=Kingites Waagen, 1895; Kumaonites Jeannet, 1959; Lekeerites Ermakova, 1981); Paranorites Waagen, 1895; Lingyunites Zhao, 1950; Dunedinites Tozer, 1963; Vavilovites Tozer, 1971 (=Tompoproptychites Vavilov et Zakharov, 1976); Paraspidites Spath, 1934; Clypeoceras Smith, 1913 (=Aspidites Waagen, 1895, non Peters, 1877; Aspiditella Strand, 1929); Pseudaspidites Spath, 1934; Hemiaspenites Kummel et Steele, 1962; Subflemingites Spath, 1934; Proptychitoides Spath, 1930; Boreomeekoceras Popov, 1961; Arctomeekoceras Popov, 1962; Pseudokymatites Spath, 1934; Paranoritoides Guex 1978; ?Dalmatites Kittl, 1903

СЕМЕЙСТВО FLEMINGITIDAE HYATT, 1900

Flemingites Waagen, 1892 (=Xenodiscoides Spath, 1930); Pseudoflemingites Spath, 1930; Anaflemingites Kummel et Steele, 1962; Euflemingites Spath, 1934; Preflorianites Spath, 1930; Preflorianitoides Wang, 1978; Anaxenaspis Kiparisova, 1956; ?Durvilleoceras Waterhouse, 1973

СЕМЕЙСТВО MEEKOCERATIDAE WAAGEN, 1895

(=Gyronitinae Waagen, 1895; Kymatitinae Waagen, 1895)

Gyronites Waagen, 1895 (=Prionolobus Waagen, 1895; Wyomingites Hyatt, 1900; Gyrolecanites Spath, 1934; Catalecanites Spath, 1934); Collignonites Bando, 1977; Palaeokazachstanites Zakharov, 1978; Meekoceras Hyatt, 1879 (=Ambites Waagen, 1895; Kymatites Waagen, 1895); ?Doaboceras Boulin, Bouyx, Termier et Termier, 1979

СЕМЕЙСТВО PRIONITIDAE HYATT, 1900

Prionites Waagen, 1895 (=Parastephanites Hyatt, 1900; Acrochordiceroides Strand, 1929; Subalbanites Zakharov, 1978); Anasibirites Mojsisovics, 1896 (=Goniodiscus Waagen, 1895, non Müller et Troschel, 1842; Pseudosibirites Arthaber, 1911; Hemiprionites Spath, 1929; Gurleyites Mathews, 1929); Arctoprionites Spath, 1930; Wasatchites Mathews, 1929 (=Anawasatchites McLearn, 1945); ?Albanites Arthaber, 1909; ?Proavites Arthaber, 1896

СЕМЕЙСТВО ARCTOCERATIDAE ARTHABER, 1911

[nom. transl. Zakharov, 1968 (ex Arctoceratinae Arthaber, 1911)] (=Pachyproptychitidae Archipov, 1974)

Arctoceras Hyatt, 1900 (=Pachyproptychites Diener, 1916; Submeekoceras Spath, 1934; Discoproptychites Kiparisova, 1956)

СЕМЕЙСТВО INYOITIDAE SPATH, 1934

[nom. transl. Shevryev, 1968 (ex Inyoitinae Spath, 1934)]

Inyoites Hyatt et Smith, 1905; Metinyoites Spath, 1930; Subinyoites Spath, 1930; Subvishnuites Spath, 1930 (=Parainyoites Popow, 1962)

СЕМЕЙСТВО USSURIIDAE SPATH, 1930

Ussuria Diener, 1895; Metussuria Spath, 1934; Parussuria Spath, 1934

СЕМЕЙСТВО LANCEOLITIDAE SPATH, 1934

[nom. transl. Kiparisova et Popow, 1958 (ex Lanceolitinae Spath, 1934)]

Lanceolites Hyatt et Smith, 1905

СЕМЕЙСТВО KHALYNYTIDAE SHEVYREV, 1968

[nom. transl. hic (ex Khvalynitinae Shevryev, 1968)]

Khvalynites Shevryev, 1968; Metadagnoceras Tozer, 1965; Ismitides Arthaber, 1914; Alanites Shevryev, 1968

ПОДОТРЯД SAGECERATINA SHEVYREV, 1983

Инволютные гладкие платиконы с уплощенной, двукилеватой, округленной или приостренной вентральной стороной. Примасура четырехлопастная. Взрослая линия цератитовая, в редких случаях гониатитовая, с многочисленными вентральными и умбональными лопастями. Дополнительные вентральные лопасти образуются делением медиального седла по типу $(V_1V^1V^2V^3...V^3V^2V^1V_1)LU^1U^2...I(D_1D_1)$. Одно надсемейство Sagecerataseae. Выделяется среди цератитов сложной вентральной лопастью. Нижний — верхний триас (гандар — юлий).

НАДСЕМЕЙСТВО SAGECERATACEAE HYATT, 1884

[nom. transl. Ruzhencev, 1957 (ex Sagecerae Hyatt, 1884)]

СЕМЕЙСТВО SAGECERATIDAE HYATT, 1884

[nom. correct. Hyatt, 1900 (pro Sagecerae Hyatt, 1884)]

Pseudosageceras Diener, 1895 (=Frechiceras Krafft, 1902; Cordillerites Hyatt et Smith, 1905; Epihedenstroemia Spath, 1934; Metasageceras Renz et Renz, 1948); Parasageceras Welter, 1915; Sageceras Mojsisovics, 1873

СЕМЕЙСТВО HEDENSTROEMIIDAE WAAGEN, 1895

[nom. transl. Hyatt, 1900 (ex Hedenstroemiinae Waagen, 1895)]

Clypites Waagen, 1895; Hedenstroemia Waagen, 1895 (=Anahedenstroemia Hyatt, 1900; Pseudohedenstroemia Kummel, 1957; Mesohedenstroemia Zhao, 1959); Tellerites Mojsisovics, 1902; ?Parakymatites Waagen, 1895

СЕМЕЙСТВО ASPENITIDAE SPATH, 1934

[nom. transl. Tozer, 1971 (ex Aspenitinae Spath, 1934)]

Aspenites Hyatt et Smith, 1905; Parahedenstroemia Spath, 1934; Pseudaspenites Spath, 1934; Beatites Arthaber, 1911

СЕМЕЙСТВО PROCARNITIDAE ZHAO, 1959

Procarnites Arthaber, 1911

СЕМЕЙСТВО BENECKEIIDAE WAAGEN, 1895

[nom. transl. Tozer, 1971 (ex Beneckeinae Waagen, 1895)]

Beneckea Mojsisovics, 1882

СЕМЕЙСТВО NORITIDAE KARPINSKY, 1889

[nom. transl. Waagen, 1895 (ex Noritinae Karpinsky, 1889)]

Metahedenstroemia Spath, 1934; Norites Mojsisovics, 1879; Ananorites Diener, 1907; Arthaberites Diener, 1900; Bosnites Hauer, 1896; Neoclypites Spath, 1951

ПОДОТРЯД ПТЫЧИТИНА HYATT ET SMITH, 1905

[nom. correct. Shevryev, 1983 (pro subordo Ptychitoidea Hyatt et Smith, 1905)]

Сфероконы, оксиконы и платиконы, обычно инволютные, гладкие или с продольными и поперечными ребрами. Примасу́тура четырехлопастная. Взрослая линия цератитовая или аммонитовая. Ее исходная формула $(V_1V_1)LU^1:U^2I(D_1D_1)$. Дальнейшее усложнение линии происходит за счет образования умбональных лопастей, со смещением четных элементов на внутреннюю сторону, а нечетных — на внешнюю по типу $(V_1V_1)LU^1U^3U^5...U^4U^2I(D_1D_1)$. Одно надсемейство Ptychitaceae. Отличается от остальных цератитов смещением в онтогенезе четных умбональных лопастей на внутреннюю сторону, а нечетных — на внешнюю. Нижний — верхний триас (джелам — рэт).

НАДСЕМЕЙСТВО ПТЫЧИТАСЕАЕ MOJSISOVICS, 1882

[nom. transl. Spath, 1951 (ex Ptychitinae Mojsisovics, 1882)]

СЕМЕЙСТВО PARANANNITIDAE SPATH, 1934

(=Owenitinae Spath, 1934; Prosphingitinae Zakharov, 1978; Chioceratidae Zakharov, 1978)

Paranannites Hyatt et Smath, 1905; Owenites Hyatt et Smith, 1905 (=Parowenites Spath, 1934; Pseudowenites Zhao, 1959; Subowenites Popow, 1962); Prosphingites Mojsisovics, 1886; Chioceras Renz et Renz, 1948; Isculitoides Spath, 1930; Chiotites Renz et Renz, 1948; Zenoites Renz et Renz, 1948; Vickohlerites Kummel, 1968; Popovites Tozer, 1965; Monacanthites Tozer, 1965

СЕМЕЙСТВО PARAPOANOCERATIDAE TOZER, 1971

Neopopanoceras Spath, 1951; Stenopopanoceras Popow, 1961; Parapopanoceras Haug, 1894 (=Dienerites Mojsisovics, 1902; Amphipopanoceras Voinova, 1947; Ptychopopanoceras Spath, 1951; Beaumontites Browne, 1952; Parasphingites Popow, 1961)

СЕМЕЙСТВО STURIIDAE KIPARISOVA, 1958

[nom. transl. Tozer, 1971 (ex Sturiinae Kiparisova, 1958)]

Eosturia Bando et Ehiro, 1982; Ziyunites Wang, 1978; Psilosturia Diener, 1916; Sturia Mojsisovics, 1882; Metasturia Spath, 1951; Parasturia Spath, 1951

СЕМЕЙСТВО ISCULITIDAE SPATH, 1951

Alloptychites Spath, 1951; Isculites Mojsisovics, 1886 (=Spitisculites Diener, 1916); Smithoceras Diener, 1907

СЕМЕЙСТВО PTYCHITIDAE MOJSISOVICS, 1882

[nov. transl. Zittel, 1884 (ex Ptychitinae Mojsisovics, 1882)]

Malletoptychites Diener, 1916; Aristoptychites Diener, 1916; Ptychites Mojsisovics, 1875 (=Sphaerites Arthaber, 1896, non Duftschmid, 1805; Ptychosphaerites Spath, 1951); Flexoptychites Spath, 1951; Discoptychites Diener, 1916; Arctoptychites Archipov, Korchinskaja et Tozer, 1974; Istreites Simionescu, 1913

СЕМЕЙСТВО CLADISCITIDAE ZITTEL, 1884

ПОДСЕМЕЙСТВО PROCLADISCITINAE GAMSJAGER, 1982

Procladiscites Mojsisovics, 1882; Phyllocladiscites Mojsisovics, 1902; Psilocladiscites Mojsisovics, 1896; Mesocladiscites Shevyrev, 1968; Neocladiscites Popow, 1961 (=Mesocladiscites Farsan, 1972, non Shevyrev, 1968); Sphaerocladiscites Popow, 1961

ПОДСЕМЕЙСТВО CLADISCITINAE ZITTEL, 1884

[nom. transl. Gamsjäger, 1982 (ex Cladiscitidae Zittel, 1884)]

Hypocladiscites Mojsisovics, 1896; Cladiscites Mojsisovics, 1879; Paracladiscites Mojsisovics, 1896

ПОДОТРЯД CERATITINA HYATT, 1884.

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

Раковина обычно плоскоспиральная, с широким умбо, но может быть шаровидной, линзовидной или башенковидной. Вентральная сторона округленная, приостренная, с медиальной бороздой или килем. В большинстве случаев хорошо выражены ребра и бугорки. Примасура четырехлопастная. Взрослая линия цератитовая, иногда аммонитовая или гониатитовая. Ее исходная формула $(V_1V_1)LU^1U^2:I(D_1D_1)$. Дальнейшее усложнение линии происходит за счет образования умбональных лопастей, со смещением четных элементов на внешнюю сторону, а нечетных — на внутреннюю по типу $(V_1V_1)LU^1U^2U^4...U^3I(D_1D_1)$. В некоторых филогенетических ветвях линия упрощается до пяти-, четырех- или даже трех-

лопастной (V_1V_1)LU¹:ID—(V_1V_1)L:ID—VL:ID—(V_1V_1)LD. Восемь надсемейств: Ceratitaceae, Danubitaceae, Nathorstitaceae, Trachycerataceae, Clydonitaceae, Celtitaceae, Tropitaceae и Choristocerataceae. Отличается от остальных подотрядов сильно развитой скульптурой и смещением в онтогенезе четных умбональных лопастей на внешнюю, а нечетных — на внутреннюю сторону оборота. Нижний — верхний триас (спат — рэт).

НАДСЕМЕЙСТВО CERATITACEAE MOJSISOVICS, 1879

[nom.transl. Mojsisovics, 1896 (ex Ceratitidae Mojsisovics, 1879)]

СЕМЕЙСТВО OLENIKITIDAE TOZER, 1971

Hyracanites Shevyrev, 1968; Tjururpites Shevyrev, 1968; Kiparisovites Astachova, 1964; Olenikites Hyatt, 1900 (=Subolenekites Zakharov, 1978); Svalbardiceras Frebold, 1930; Prohungarites Spath, 1934

СЕМЕЙСТВО KEYSERLINGITIDAE ZAKHAROV, 1970

Keyserlingites Hyatt, 1900 (=Robustites Philippi, 1901); Durgaites Diener, 1905 (=Anastephanites Spath, 1930)

СЕМЕЙСТВО ACROCHORDICERATIDAE ARTHABER, 1911

Eoacrochordiceras Wang, 1978; Proacrochordiceras Korchinskaja, 1983; Paracrochordiceras Spath, 1934; Acrochordiceras Hyatt, 1877 (=Silesiacrochordiceras Diener, 1916); Haydenites Diener, 1907; Peripleurocyclus Diener, 1907; Epacrochordiceras Spath, 1934

СЕМЕЙСТВО BEYRICHITIDAE SPATH, 1934

Hollandites Diener, 1905; Anagymnoceras McLearn, 1966 (=Anacrochordiceras Wang et He, 1976); Salterites Diener, 1907; Nicomedites Toula, 1896 (=Osmanites Toula, 1896; Solimanites Toula, 1896; Mohamedites Toula, 1896); Beyrichites Waagen, 1895; Gangadharites Diener, 1916; Philippites Diener, 1905; Gymnoceras Hyatt, 1987; Parafrechites Silberling et Nichols, 1982; Frechites Smith, 1932; Serpianites Rieber, 1973; Arctogymnites Popov, 1961

СЕМЕЙСТВО BALATONITIDAE SPATH, 1951

Unionvillites Silberling et Nichols, 1982; Balatonites Mojsisovics, 1879; Cuccoceras Diener, 1905; Huishuites Zhao et Wang, 1974; Reiflingites Arthaber, 1896; Bulogites Arthaber, 1912

СЕМЕЙСТВО CERATITIDAE MOJSISOVICS, 1879

(=Paraceratitinae Silberling, 1962; Alloceratitinae Kozur, 1973)

Paraceratites Hyatt, 1900; Parakellnerites Rieber, 1973; Stoppaniceras Rieber, 1973; Repossia Rieber, 1973; Semiornites Arthaber, 1912; Kellnerites Arthaber, 1912 (=Bosnites Frech, 1908, non Hauer, 1896; Popinites Salopek, 1915); Halilucites Diener, 1905; Eudiscoceras Hyatt, 1877; Eutomoceras Hyatt, 1877; Nevadites Smith, 1914; Xenoprotrachyceras Wang, 1983; Progonoceratites Schrammen, 1928 (=Campyloceratites, Caloceratites, Handroceratites, Leioceratites, Actinoceratites, Hoploceratites, Doloceratites, Cycloceratites, Nannoceratites Schrammen, 1928; Pachyceratites, Balioceratites, ?Archioceratites Schrammen, 1934); Gymnoceratites Schrammen, 1928; Acanthoceratites Schrammen, 1928 (=Opheoceratites Schrammen, 1928; Echinoce-

ratites Schrammen, 1928); Ceratites Haan, 1825 (=Haaniceras Bayle, 1878; Pata-giceratites Schrammen, 1928; Phalacroceratites Schrammen, 1928; Symboloceratites Schrammen, 1928); Discoceratites Schrammen, 1928 (=Cosmoceratites Schrammen, 1928); Austroceratites Wenger, 1957; Alloceratites Spath, 1934

СЕМЕЙСТВО HUNGARITIDAE WAAGEN, 1895

Paraceratitoides Parnes, 1975; Gevanites Parnes, 1975; Hungarites Mojsisovics, 1879; Iberites Hyatt, 1900 (=Israelites Parnes, 1962; Andalusites Parnes, 1977); Negebites Parnes, 1962; Perrinoceras Johnston, 1941

СЕМЕЙСТВО CARNITIDAE ARTHABER, 1911

Pseudocarnites Simionescu, 1913; Carnites Mojsisovics, 1879; Klamathites Smith, 1927; ?Dieneria Hyatt et Smith, 1905

СЕМЕЙСТВО RIMKINITIDAE WANG ET HE, 1976

Rimkinites Mojsisovics, 1902

НАДСЕМЕЙСТВО DANUBITACEAE SPATH, 1951

[nom.transl.Tozer, 1971 (ex Danubitidae Spath, 1951)]

СЕМЕЙСТВО DANUBITIDAE SPATH, 1951

Eodanubites Wang, 1978; Danubites Mojsisovics, 1893 (=Floriantes Hyatt, 1900; ?Rikuzenites Yabe, 1949); Paradanubites Shevyrev, 1968; Pseudodanubites Hyatt, 1900; Gosauites Shevyrev, 1968; Arctohungarites Diener, 1916; Czekanowski-kites Diener, 1915 (=Epiczekanowskites Popow, 1961; ?Subarctoceras Popow, 1961); Stannakhites Vavilov, 1978; Judicarites Mojsisovics, 1896; Ticinites Rieber, 1973; ?Langdaiceras Wang, 1983

СЕМЕЙСТВО APOCOCERATIDAE SPATH, 1951

Karangatites Popow, 1968; Laboceras Shevyrev, 1961; Metadinarites Spath, 1951; Aplococeras Hyatt, 1900 (=Pseudaplococeras Spath, 1951); Velebites Salopek, 1918; Apleuroceras Hyatt, 1900; Epiceratites Diener, 1915; ?Dobrogeites Kittl, 1908

СЕМЕЙСТВО PROTEUSITIDAE SPATH, 1951

Proteusites Hauer, 1888 (=Proteites Mojsisovics, 1893); ?Tropigastrites Smith, 1914; Tozerites Silberling et Nichols, 1982

НАДСЕМЕЙСТВО NATHORSTITACEAE SPATH, 1951

[nom.transl.Tozer, 1971 (ex Nathorstitidae Spáth, 1951)]

СЕМЕЙСТВО LONGOBARDITIDAE SPATH, 1951

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

ПОДСЕМЕЙСТВО GROENLANDITINAE ASSERETO, 1966

Groenlandites Kummel, 1953; Pearylandites Kummel, 1953; Koptoceras Spath, 1934; Lenotropites Popow, 1961

ПОДСЕМЕЙСТВО NOETLINGITINAE PARNES, 1975

Pronoetlingites Parnes, 1975; Noetlingites Hyatt, 1900

ПОДСЕМЕЙСТВО LONGOBARDITINAE SPATH, 1951

Grambergia Popow, 1961; *Longobardites* Mojsisovics, 1882 (= *Neodalmatites* Spath, 1951; *Longobarditoides* Shevyrev, 1961; *Intornites* Assereto, 1966)

СЕМЕЙСТВО NATHORSTITIDAE SPATH, 1951

Nathorstites Böhm, 1903 (= *Indigirites* Popow, 1946; *Paraindigirites* Popow, 1946; *Metasphingites* Popow, 1961; *Tsvetkovites* Vavilov et Korchinskaja, 1973; *Suordachites* Archipov, 1974; *Stolleites* Archipov, 1974)

НАДСЕМЕЙСТВО TRACHYCERATACEAE HAUG, 1894

[nom.transl.Kummel, 1952 (ex *Trachyceratidae* Haug, 1894)]

СЕМЕЙСТВО ARPADITIDAE HYATT, 1900

Arpadites Mojsisovics, 1879; *Argolites* Renz, 1939; *Hyparpadites* Spath, 1951; *Meginoceras* McLearn, 1930; *Silenticeras* McLearn, 1930; *Liardites* Tozer, 1963; *Anolcites* Mojsisovics, 1893; *Maclearnoceras* Tozer, 1963; *Muensterites* Mojsisovics, 1893; *Asklepioceras* Renz, 1911; *Frankites* Tozer, 1971; *Daxatina* Strand, 1929 (= *Dawsonites* Böhm, 1903); *Klipsteinia* Mojsisovics, 1882; *Trachystenoceras* Johnston, 1941; ?*Eosagenites* Tozer, 1971; ?*Sympolycyclus* Spath, 1951; ?*Hannaoceras* Tomlin, 1931 (= *Polycyclus* Mojsisovics, 1893, non Lamarck, 1815; *Smithoceras* Hanna, 1924, non Diener, 1907; *Polysphinctoceras* Spath, 1934); ?*Girthiceras* Diener, 1909; ?*Leconteiceras* Smith, 1914 (= *Leconteia* Hyatt et Smith, 1905, non Champion, 1893)

СЕМЕЙСТВО TRACHYCERATIDAE HAUG, 1894

(= *Protrachyceratinae* Tozer, 1971)

Eoprotrachyceras Tozer, 1980; *Protrachyceras* Mojsisovics, 1893; *Sirenotrachyceras* Krystyn, 1978; *Paratrachyceras* Arthaber, 1914; *Trachyceras* Laube, 1869; *Austrotrachyceras* Krystyn, 1978; *Neoprotrachyceras* Krystyn, 1978; *Dittmarites* Mojsisovics, 1893; *Edmundites* Diener, 1916; *Spirogmoceras* Silberling, 1956; *Trachysagenites* Mojsisovics, 1893

СЕМЕЙСТВО SIRENITIDAE TOZER, 1971

[nom.transl.Krystyn, 1982 (ex *Sirenitinae* Tozer, 1971)]

Diplosirenites Mojsisovics, 1893; *Sirenites* Mojsisovics, 1893; *Striatosirenites* Popow, 1961; *Neosirenites* Popow, 1961; *Glamocites* Diener, 1917; *Parahauerites* Diener, 1916 (= *Fremontites* Smith, 1927); *Arctosirenites* Tozer, 1961; *Yanosirenites* Bytschkov, 1982; *Pamphagosirenites* Popow, 1961; *Anasirenites* Mojsisovics, 1893; *Pterosirenites* Tozer, 1980; *Wangoceras* Tozer, 1980 (= *Pseudotibetites* Tozer, 1980, non Jeannot, 1959); ?*Dimorphotoceras* Spath, 1951

СЕМЕЙСТВО PALICITIDAE KRYSTYN, 1982

Pterotoceras Welter, 1915; *Palicites* Gemmellaro, 1904; *Mojsisovicsites* Gemmellaro, 1904 (= *Stikinoceras* McLearn, 1930)

СЕМЕЙСТВО DISTICHITIDAE DIENER, 1920

ПОДСЕМЕЙСТВО HERACLITINAE DIENER, 1920

[nom.transl.Krystyn, 1982 (ex *Heraclitidae* Diener, 1920)]

Heraclites Mojsisovics, 1879

ПОДСЕМЕЙСТВО DISTICHITINAE DIENER, 1920

[nom.transl.Krystyn, 1982 (ex Distichitidae Diener, 1920)]

Ectolcites Mojsisovics, 1893; Distichites Mojsisovics, 1893; Paradistichites Diener, 1916; Pleurodistichites Tozer, 1980 (=Dittmaritoides Archipov et Vavilov, 1980); Trachypleuraspidites Diener, 1906

ПОДСЕМЕЙСТВО SAGENITINAE SPATH, 1951

Sagenites Mojsisovics, 1879; Dionites Mojsisovics, 1893; Protoplatytes Cockrell, 1905 (=Platytes Mojsisovics, 1902, non Guenee, 1845); Gnomohalorites Tozer, 1979

СЕМЕЙСТВО CYRTOPLEURITIDAE DIENER, 1925

Thiniites Krystyn, 1982; Lipuites Jeannet, 1959; Gandakites Krystyn, 1982; Acanthinites Mojsisovics, 1893; Cyrtopleurites Mojsisovics, 1893; Drepanites Mojsisovics, 1893; Hauerites Mojsisovics, 1893 (=Pseudohauerites Arthaber, 1911); Xenodrepanites Diener, 1916; Pseudosirenites Arthaber, 1911; Argosirenites Popow, 1961; Himavatites Diener, 1906; Neohimavatites Tozer, 1980; Welterites Diener, 1923; Vredenburchites Diener, 1916; ?Indoclionites Diener, 1916

СЕМЕЙСТВО TIBETITIDAE HYATT, 1900

Nodotibetites Zhao et Wang, 1973; Ammotibetites Krystyn, 1982; Metacarnites Diener, 1908; Paratibetites Mojsisovics, 1896 (=Neotibetites Krumbeck, 1913); Tibetites Mojsisovics, 1896; Anatibetites Mojsisovics, 1896; ?Metatibetites Wang et He, 1976; ?Pseudotibetites Jeannet, 1959; ?Langpingoceras Liang, 1972

НАДСЕМЕЙСТВО CLYDONITACEAE MOJSISOVICS, 1879

[nom.transl.Miller et Furnish, 1954 (ex Clydonitidae Mojsisovics, 1879)]

СЕМЕЙСТВО CLIONITIDAE ARABU, 1932

[nom.correct.Tozer, 1971 (pro Clionitidae Arabu, 1932)]

Clionitites Strand, 1929 (=Clionites Mojsisovics, 1893); Buchites Mojsisovics, 1893; Daphnites Mojsisovics, 1893; Eosteinmannites Tatzreiter, 1980; Alloclionites Spath, 1951; Brouwerites Diener, 1923; Steinmannites Mojsisovics, 1893; ?Coeloceltites Spath, 1951

СЕМЕЙСТВО SANDLINGITIDAE TOZER, 1971

Eremites Mojsisovics, 1893; Sandlingites Mojsisovics, 1893; Traskites Hyatt et Smith, 1905 (=Californites Hyatt et Smith, 1905; Stantonites Hyatt et Smith, 1905; Neanites Hyatt et Smith, 1905)

СЕМЕЙСТВО NORIDISCITIDAE SPATH, 1951

Noridiscites Spath, 1951; Nairites Kiparisova et Azarian, 1963

СЕМЕЙСТВО CLYDONITIDAE MOJSISOVICS, 1879

Clydonites Hauer, 1860; Leislingites Tatzreiter, 1980; Baoenites Tatzreiter, 1981; Ophiceltites Tatzreiter, 1981

СЕМЕЙСТВО METASIBIRITIDAE SPATH, 1951

Helictites Mojsisovics, 1893; Metasibirites Mojsisovics, 1896; Nassichukites Tozer, 1979; Lissonites Tozer, 1979

СЕМЕЙСТВО THETIDITIDAE TOZER, 1971

Pseudothetidites Jeannet, 1958; Thetidites Mojsisovics, 1896; Parathetidites Tozer, 1971; Acanthothetidites Tatzreiter, 1980; Bihatites Tatzreiter, 1980

НАДСЕМЕЙСТВО CELTITACEAE MOJSISOVICS, 1893

[nom.transl.hic (ex Celtitidae Mojsisovics, 1893)]

СЕМЕЙСТВО CELTITIDAE MOJSISOVICS, 1893

Otoceltites Diener, 1916; Indoceltites Diener, 1919; Celtites Mojsisovics, 1882; Orthoceltites Spath, 1951

СЕМЕЙСТВО THANAMITIDAE TOZER, 1971

(=Drumoceratidae Wang et He, 1976)

Thanamites Diener, 1908 (=Pseudisculites Wang et He, 1976); Drumoceras Wang et He, 1976

СЕМЕЙСТВО NANNITIDAE DIENER, 1897

Nannites Mojsisovics, 1881

СЕМЕЙСТВО LECANITIDAE HYATT, 1900

Lecanites Mojsisovics, 1882; ?Palaeonoroceras D'Aversa, 1982

СЕМЕЙСТВО BADIOTITIDAE HYATT, 1900

Badiotites Mojsisovics, 1882

НАДСЕМЕЙСТВО TROPITACEAE MOJSISOVICS, 1875

[nom. transl. Mojsisovics, 1896 (ex Tropitidae Mojsisovics, 1875)]

СЕМЕЙСТВО TROPICELTITIDAE SPATH, 1951

Tornquistites Hyatt et Smith, 1905; Arnioceltites Mojsisovics, 1893; Tardeceras Hyatt et Smith, 1905; Arietoceltites Diener, 1916; Styrites Mojsisovics, 1893; Tropiceltites Mojsisovics, 1893; ?Haidingerites Mojsisovics, 1893

СЕМЕЙСТВО TROPITIDAE MOJSISOVICS, 1875

Gymnotropites Hyatt et Smith, 1905; Discotropites Hyatt et Smith, 1905 (=Eutomoceras Mojsisovics, 1879, non Hyatt, 1877; Pleuropinacoceras Wang et He, 1976); Paratropites Mojsisovics, 1893; Paulotropites Mojsisovics, 1893; Tropites Mojsisovics, 1875; Eusagenites Tozer, 1971; Hoplotropites Spath, 1929 (=Margarites Mojsisovics, 1889, non Gray, 1847); Platotropites Wang et He, 1976; Homerites Mojsisovics, 1893; Margaritropites Diener, 1916; Jovites Mojsisovics, 1893 (=Timorotropites Diener, 1916); Indonesites Welter, 1914; Tritropidoceras Schenk, 1935; Microtropites Mojsisovics, 1893; Anotropites Mojsisovics, 1893; Euisculites Spath, 1951; ?Sibyllites Mojsisovics, 1893

СЕМЕЙСТВО HALORITIDAE MOJSISOVICS, 1893

[nom. transl. Haug, 1894 (ex Haloritinae Mojsisovics, 1893)]

ПОДСЕМЕЙСТВО JUVAVITINAE TOZER, 1971

Bacchites Smith, 1927; Projuvavites Tozer, 1971; Goniojuvavites Krystyn, 1982; Tropijuvavites Krystyn, 1982; Gonionotites Gemmellaro, 1904; Griesbachites Mojsisovics, 1896 (=Molengraaffites Welter, 1914); Barrandeites Mojsisovics, 1893; Anatomites Mojsisovics, 1893; Hyattites Mojsisovics, 1902; Guembelites Mojsisovics, 1896; Dimorphites Mojsisovics, 1893; Malayites Welter, 1914 (=Heinrichites Diener, 1921); Pseudocardioceras Tozer, 1971; Miltites Mojsisovics, 1893; Waldthausenites Welter, 1914; Ptycharcestes Mojsisovics, 1893; Mirojuvavites Wang et He, 1976; Juvavites Mojsisovics, 1879; Indojuvavites Diener, 1916; Epijuvavites Krystyn, 1982

ПОДСЕМЕЙСТВО HALORITINAE MOJSISOVICS, 1893

Parajuavavites Mojsisovics, 1896; Amarassites Welter, 1914; Halorites Mojsisovics, 1879; Catenohalorites Tatzreiter, 1980; Paraguembelites Tozer, 1979

СЕМЕЙСТВО THISBITIDAE SPATH, 1951

Thisbites Mojsisovics, 1893; Siculites Gemmellaro, 1904; Parathisbites Mojsisovics, 1893; Jellinekites Diener, 1906; Phormedites Mojsisovics, 1893; Glyphidites Mojsisovics, 1893

СЕМЕЙСТВО DIDYMITIDAE HAUG, 1894

[nom. transl. Mojsisovics, 1896 (ex Didymitinae Haug, 1894)]

Didymites Mojsisovics, 1875 (=Paradidymites Diener, 1916; Timorodidymites Diener, 1916)

СЕМЕЙСТВО EPISCULITIDAE SPATH, 1951

[nom. transl. Tozer, 1971 (ex Episculitinae Spath, 1951)]

Episculites Spath, 1951; Hypisculites Spath, 1951; Martolites Diener, 1906; Timorisculites Bando et Kobayashi, 1981

НАДСЕМЕЙСТВО CHORISTOCERATACEAE HYATT, 1900

[nom. transl. Tozer, 1971 (ex Choristoceratidae Hyatt, 1900)]

СЕМЕЙСТВО RHABDOCERATIDAE TOZER, 1979

Rhabdoceras Hauer, 1860 (=Cyrtorhabdoceras Wiedmann, 1973); Peripleurites Mojsisovics, 1893

СЕМЕЙСТВО COCHLOCERATIDAE HYATT, 1900

Cochloceras Hauer, 1860; Paracochloceras Mojsisovics, 1893

СЕМЕЙСТВО CHORISTOCERATIDAE HYATT, 1900

Christoceras Hauer, 1866; Vandaites Tozer, 1979

СЕМЕЙСТВО CYCLOCELTITIDAE TOZER, 1979

Cycloceltites Mojsisovics, 1893

ПОДОТРЯД PINACOCERATINA WAAGEN, 1895

[nom. correct. Schindewolf, 1968 (pro subordo Pinacoceratidae Waagen, 1895)]

Платиконы и окиконы, с округленной или приостренной вентральной стороной, обычно гладкие, в редких случаях с боковыми ребрами и бугорками.

Примасура, по-видимому, четырехлопастная. Взрослая линия аммонитовая. Ее вероятная исходная формула $(V_1 V_1) LU^1 U^2 I_1 \dots I_1 I^1 (D_1 D_1)$. Дальнейшее усложнение линии происходит за счет образования дополнительных наружных и внутренних боковых лопастей по типу $(V_1 V_1) L^1 LU^1 U^2 I_1 \dots I_1 I^1 (D_1 D_1) - (V_1 V_1) L^4 L^3 L^2 L^1 LU^1 U^2 I_1 \dots I_1 I^1 (D_1 D_1)$. Одно надсемейство *Pinacocerataceae*. Отличается от остальных цератитов образованием дополнительных наружных и внутренних боковых лопастей. Нижний — верхний триас (спат — рэт).

НАДСЕМЕЙСТВО PINACOCERATACEAE MOJSISOVICS, 1879

[nom. transl. Mojsisovics, 1896 (ex *Pinacoceratidae* Mojsisovics, 1879).

СЕМЕЙСТВО JAPONITIDAE TOZER, 1971

Eogymnites Spath, 1951; *Aegeiceras* Fantini Sestini, 1981; *Japonites* Mojsisovics, 1893; *Caucasites* Shevyrev, 1968; *Tropigymnites* Spath, 1951; *Bukowskiites* Diener, 1907

СЕМЕЙСТВО GYMNITIDAE WAAGEN, 1895

[nom. transl. Mojsisovics, 1902 (ex *Gymnitinae* Waagen, 1895)] (= *Phyllytoceratidae* Wiedmann, 1970; *Placitinae* Wang et He, 1976)

Gymnites Mojsisovics, 1882; *Anagymnites* Hyatt, 1900; *Buddhaites* Diener, 1895; *Kiparisovia* Bytschkov, 1976; *Inaigymnites* Bando, 1967; *Xiphogymnites* Spath, 1951; *Parapinacoceras* Diener, 1916; *Epigymnites* Diener, 1916; *Phyllytoceras* Wiedmann, 1970; *Placites* Mojsisovics, 1896 (= *Paragymnites* Hyatt, 1900); *Paraplacites* Oravec, 1961; *Bambanagites* Mojsisovics, 1896

СЕМЕЙСТВО PINACOCERATIDAE MOJSISOVICS, 1879

Pompeckjites Mojsisovics, 1902; *Pinacoceras* Mojsisovics, 1873; *Eupinacoceras* Spath, 1951 (= *Parapinacoceras* Arthaber, 1928, non Diener, 1916); *Pinacoplacites* Diener, 1916

ПОДОТРЯД МЕГАФЫЛЛИТИНА SHEVYREV, 1983

Инволютные платиконы и сфероконы, гладкие, часто с пережимами. Примасура четырехлопастная. Усложнение линии в онтогенезе происходит за счет двучленного деления умбональной лопасти, расположенной на шве. Взрослая линия цератитовая, с многочисленными монофиллоидными седлами и литуидной дорсальной лопастью. Ее формула $(V_1 V_1) LU^1 U^2 U^3 U^4 \dots U^4 U^3 U^2 I (D_1 D_1)$. Одно надсемейство *Megaphyllitaceae*. Отличается от остальных цератитов четко выраженными монофиллоидными седлами, литуидной дорсальной лопастью и образованием парных умбональных лопастей. Нижний — верхний триас (спат — рэт).

НАДСЕМЕЙСТВО МЕГАФЫЛЛИТАСЕАЕ MOJSISOVICS, 1896

[nom. transl. Tozer, 1971 (ex *Megaphyllitidae* Mojsisovics, 1896)]

СЕМЕЙСТВО МЕГАФЫЛЛИТИДАЕ MOJSISOVICS, 1896

Digitophyllites Zhao, 1950; *Megaphyllites* Mojsisovics, 1879; ?*Humboldtites* Silberling et Nichols, 1982; *Nitanoceras* McLearn, 1937

ПОДОТРЯД ARCESTINA NYATT, 1884

[nom. correct. Schindewolf, 1968 (pro subordo *Arcestinae* Nyatt, 1884)]

Инволютные сфероконы, в редких случаях эволютные серпентиконы, с длинной жилой камерой, гладкие, обычно с пережимами. Примасура пятилопастная

VI U¹:ID. Усложнение линии в онтогенезе происходит путем образования дополнительных наружной и внутренних боковых лопастей. Взрослая линия аммонитовая, с глубоко рассеченными лопастями и седлами. Ее формула $(V_1V_1)L^1LU^1U^2I_1...I_1I^1I^1(D_1D_1)$. Одно надсемейство Arcestaceae. Отличается от других цератитов пятилопастной примасутой, а также образованием дополнительных наружной и внутренних боковых лопастей. Средний — верхний триас (пельсон — рэт).

НАДСЕМЕЙСТВО ARCESTACEAE MOJSISOVICS, 1875

[nom. transl. Mojsisovics, 1896 (ex Arcestidae Mojsisovics, 1875)]

СЕМЕЙСТВО ARCESTIDAE MOJSISOVICS, 1875

(=Proarcestidae Wiedmann, 1973)

Proarcestes Mojsisovics, 1893; Pararcestes Mojsisovics, 1893 (=Galeites Rollier, 1909); Anisarcestes Kittl, 1908; Arcestes Suess, 1865 (=Rhaetites Hyatt, 1900; Gonarcestes Diener, 1921); Stenarcestes Mojsisovics, 1895

СЕМЕЙСТВО SPHINGITIDAE ARTHABER, 1911

Sphingites Mojsisovics, 1879

СЕМЕЙСТВО JOANNITIDAE MOJSISOVICS, 1882

[nom. transl. Zittel, 1884 (ex Joannitinae Mojsisovics, 1882)]

Joannites Mojsisovics, 1879; Romanites Kittl, 1908

ПОДОТРЯД LOBITINA SCHINDEWOLF, 1968

Инволютные сфероконы, со сжатой и длинной жилой камерой, гладкие или слаборебристые. Примасутора четырехлопастная. Усложнение линии в онтогенезе происходит за счет двучленного деления первой умбональной, наружной и внутренней боковых лопастей. Взрослая линия гониатитовая или цератитовая, с ланцетовидными седлами. Ее формула $(V_1V_1)L_1L_1U_1^1U_1^2 : I_1I_1(D_1D_1)$. Одно надсемейство Lobitaceae. Отличается от остальных цератитов раздвоением первой умбональной, наружной и внутренней боковых лопастей. Верхи среднего — низы верхнего триаса (лангобард — юлий).

НАДСЕМЕЙСТВО LOBITACEAE MOJSISOVICS, 1882

[nom. transl. Hyatt, 1900 (ex Lobitinae Mojsisovics, 1882)]

СЕМЕЙСТВО LOBITIDAE MOJSISOVICS, 1882

[nom. transl. Mojsisovics, 1896 (ex Lobitinae Mojsisovics, 1882)]

Lobites Mojsisovics, 1875; Psilolobites Renz, 1911; Indolobites Renz, 1911; Paralobites Mojsisovics, 1902; Coroceras Hyatt, 1877; Orestites Renz, 1911

Ceratitida incertae sedis

Obrutchevites Vavilov, 1977; Paraganides Hyatt et Smith, 1905; Pseudomalorites Yabe, 1920

О Т Р Я Д PHYLLOCERATIDA ARKELL, 1950

[nom. transl. Ruzhencev, 1962 (ex subordo Phylloceratina Arkell, 1950)]

Эволютные и инволютные платиконы, с округленной вентральной стороной, обычно гладкие, иногда со слабыми ребрами. Примасутора от четырехлопастной

(VL : ID) у триасовых представителей до пятилопастной (VLU' : ID) у остальных филлоцератид. Взрослая линия с моно-, ди-, три- или тетрафиллоидными седлами и литуидной дорсальной лопастью. Исходная лопастная линия имеет формулу $(V_1V_1)LU^1U^2 : I(D_1D_1)$. Ее дальнейшее усложнение происходит за счет образования многочисленных умбональных лопастей. Два надсемейства: *Ussuritaceae* и *Phyllocerataceae*. Нижний триас — верхний мел.

НАДСЕМЕЙСТВО USSURITACEAE HYATT, 1900

[nom. transl. Zakharov, 1979 (ex Ussuritidae Hyatt, 1900)]

СЕМЕЙСТВО USSURITIDAE HYATT, 1900

(=Monophyllitidae Smith, 1913; Palaeophyllidae Popow, 1958)

Eophyllites Spath, 1930 (=Schizophyllites Renz et Renz, 1948; Ussuriphyllites Zakharov, 1967); *Burijites* Zakharov, 1978; *Meropella* Renz et Renz, 1948; *Palaeophyllites* Welter, 1922; *Leiophyllites* Diener, 1915; *Ussurites* Hyatt, 1900; *Spinoleiophyllites* Liao, 1978; *Monophyllites* Mojsisovics, 1879; *Indigirophyllites* Popow, 1961; *Simonyceras* Wiedmann, 1970; *Mojsvarites* Pompeckj, 1895; *Metatirolites* Mojsisovics, 1893; *Wopfungites* Wiedmann, 1970; *Eopsiloceras* Spath, 1930

СЕМЕЙСТВО DISCOPHYLLITIDAE SPATH, 1927

[nom. transl. Spath, 1934 (ex Discophyllitinae Spath, 1927)]

Discophyllites Hyatt, 1900; *Rhacophyllites* Zittel, 1884 (=Diphyllites Jullien, 1911; *Triphyllites* Jullien, 1911; *Tragorhacoceras* Spath, 1927)

Итак, отряд цератитов включает 10 подотрядов, 18 надсемейств и 88 семейств. Он охватывает 499 родов, из которых 29 пермских и 470 триасовых. К этому числу следует добавить еще 135 родовых названий, которые рассматриваются как объективные или субъективные синонимы. Пролеканитиды представлены в триасе двумя, а филлоцератиды — 16 родами. Таким образом, всего среди триасовых аммоноидей различаются 488 родов.

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ

По характеру происходивших в нем эволюционных процессов триас справедливо считается одним из интереснейших периодов в истории Земли. Как известно, ему предшествовали драматические события, которые в конце перми привели к массовому вымиранию многих групп беспозвоночных, игравших важную роль в морских сообществах палеозоя. На этом роковом рубеже исчезли фузулиниды, вымерли табуляты и ругозы, резко сократилось разнообразие мшанок и брахиопод, окончательно оборвалась летопись трилобитов. Кризис, разразившийся в самом конце палеозоя, затронул и аммоноидей (Шевырев, 1981). Среди них полностью вымер отряд гониатитов. На этой границе едва не закончилась история пролеканитов. Лишь одно крохотное семейство эписагецератид, представляющее данный отряд, перешло в триасовый период и просуществовало до конца наммала. По существу, только отряд цератитов в начале мезозоя получил дальнейшее развитие (рис. 81). Историю его следует рассмотреть более детально.

Первые цератиты появились на арене жизни в конце ранней перми, а именно в рондском веке. Их происхождение в известной мере остается дискуссионным. Два отряда палеозойских аммоноидей претендуют на роль их предков — пролеканиты и гониатиты. Спат (Spath, 1934), по-видимому, первый связал цератитов с пролеканитами. Обосновывая эту точку зрения, Шиндевольф (Shindewolf,

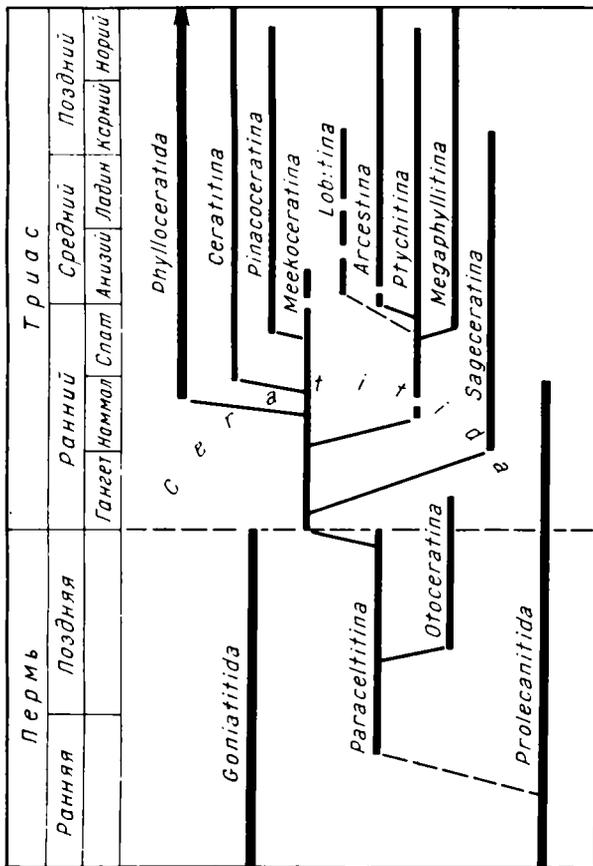


Рис. 81. Филогенетические связи между отрядами и подотрядами пермских и триасовых аммоноидей

1954b, c) выразил убеждение, что тех и других объединяет одинаковый тип морфогенеза лопастной линии, особенность которого заключается в отсутствии наружной боковой лопасти. Развивая эту идею дальше, Руженцев (1960) указал на род *Dagaelites* как на конкретного предка цератитов. Переход от дарелитид к цератитам, по его мнению, сопровождался превращением трехчленной центральной лопасти в двучленную и общим уменьшением числа умбональных лопастей.

Известный диссонанс в подобные представления внесли исследования американских палеонтологов (Spinosa et al., 1975). Они показали, что у самых ранних цератитов в процессе онтогенеза образуется наружная боковая лопасть (см. рис. 16). Иначе говоря, первые цератиты развивались по типу, характерному для гониатитов. Опираясь на изучение септальных трубок и сифона, некоторые отечественные палеонтологи начинают склоняться к мысли о гониатитовом происхождении цератитов (Друшиц и др., 1976а). Тем не менее, мне кажется, не следует спешить с ревизией традиционных представлений о связях цератитов с пролеканитами. Согласно данным тех же американских авторов (Spinosa et al., 1975), дарелитиды и другие пролеканиты вопреки мнению Карпинского, Шиндевольфа и Руженцева тоже развивались по гониатитовому типу. В таком случае предположение о пролеканитовом происхождении цератитов остается в силе. Это представление разделяют и американские авторы. Я стою на той же позиции (рис. 81, 82, см. вкл.).

Самые древние цератиты имеют гониатитовую лопастную линию и в этом отношении не являются еще настоящими цератитами. Они образуют семейство *Paraceltitidae*, существовавшее от роуда до конца кэпитена (см. рис. 82). У их истоков

стоял крайне изменчивый вид *Paracelites elegans*, почти незаметный в общей массе пермских гониатитов и пролеканитов. Первые представители этого вида обнаружены в рудских отложениях Западного Техаса. Они найдены здесь в формации Роуд-Каньон на юге Скалистых гор, формации Боун-Спринг гор Гуаделупе и сланцах Катофф гор Апаче (*Spinosa et al.*, 1975). Таким образом, "дебют" цератитов был довольно скромным. В поздней перми (ворде и кэпитене) парацельтитиды получили уже широкое распространение. Их находки известны в Британской Колумбии, Техасе, Мексике, Тунисе, Сицилии, Северной Италии, Югославии, Крыму, на Памире, в Афганистане, Южном Китае и Японии.

В начале амарассия от парацельтитид отделились ксенодисциды. Они отличаются от своих предков, по существу, лишь зазубренными лопастями. Это небольшое семейство, включающее всего пять родов, смогло дожить до конца перми. В чансине рассматриваемая группа аммоноидей, шедшая к вымиранию, дала неожиданную эволюционную вспышку, которая привела одновременно к образованию двух новых семейств: *Dzhulfitidae* (с тремя родами) и *Pseudotirolitidae* (с пятью родами), развивавшихся параллельно. Эволютные, грубо скульптурированные раковины этих семейств внешне близки между собой и отличаются только тем, что у джультитид нет медиального кия, который украшает псевдотиролитид. Основными районами распространения джультитид являются Закавказье и Иран (*Stoyanow*, 1910; *Шевырев*, 1965; *Teichert et al.*, 1973), а ареал псевдотиролитид почти полностью ограничен территорией Южного Китая (*Zhao et al.*, 1978). Как джультитиды, так и псевдотиролитиды вымерли в конце перми. Их неожиданный кратковременный расцвет был обусловлен, вероятно, исчезновением или сокращением большого числа потенциальных конкурентов — гониатитов, пролеканитов и араксocerатид. Все рассмотренные семейства входят в состав подотряда *Paracelitina*, который характеризуется отсутствием умбональных лопастей на взрослой стадии онтогенеза и усложнением линии за счет образования внутренних боковых лопастей.

Одновременно с ксенодисцидами от парацельтитид в амарассии отделились араксocerатиды, которые пошли по пути усложнения линии за счет образования умбональных лопастей. Это гладкие формы, с сильно оттянутым умбональным краем и цератитовой лопастной линией. Самые ранние араксocerатиды (*Kingoceras* и *Boaraxoceras*) обнаружены в амарасских слоях Ла-Колорада Мексики (*Miller*, 1944; *Spinosa et al.*, 1970). Расцвет этого семейства совпадает с джультинским веком, когда его ареал охватывал Закавказье, Иран, Южный Китай и Японию. В чансине араксocerатиды были представлены единственным родом *Julfoceras*, найденным в Иране (*Bando*, 1973, 1979). Вероятно, от парацельтитид ведут свое происхождение и андерссоцератиды, представленные тремя родами из джультинского яруса Южного Китая. Их отличает от араксocerатид гониатитовая лопастная линия. Араксocerатиды и андерссоцератиды образуют исходные группы подотряда *Otoceratina*. Это единственный подотряд цератитов, который смог пересечь верхнюю границу перми. В триасе его представляют *Otoceras* и *Anotoceras*, существование которых ограничено началом гангетского века (фазой *woodwardi*). Эта филогенетическая ветвь не получила дальнейшего развития.

Таким образом, на рубеже палеозоя и мезозоя в результате вымирания парацельтитин и отocerатин судьба цератитов, а вместе с ними и всех аммоноидей, буквально повисла на волоске (см. рис. 81, 82).

Начиная с прошлого века вплоть до 30-х годов нашего столетия все без исключения исследователи искали корни триасовых цератитов в глубинах палеозоя, связывая их многими нитями с разными родами каменноугольных и пермских аммоноидей и даже пытаясь выводить цератитов из климений (*Mojsisovics*, 1882b; *Haug* 1894, 1898; *Hyatt*, *Smith*, 1905; *Wedekind*, 1918; *Schindewolf*, 1931, 1932, 1934; *Smith*, 1932; *Arabu*, 1933). Спат (*Spath*, 1934) первый указал на позднепермских ксенодисцид как на единственный возможный источник триасовых цератитов. Тем самым он противопоставил прежним полифилетическим представ-

лениям идею монофилетического происхождения триасовых цератитов, которая в наши дни получила почти всеобщее признание.

Как шаг в сторону от этого правильного пути я рассматриваю недавнюю попытку Тозера (Tozer, 1981a) связать часть триасовых цератитов (надсемейство *Sagacerataceae*) с отоцератидами. Обосновывая свою точку зрения, канадский палеонтолог указывает на сходство взрослых лопастных линий отоцератид и сагечератид (сильная зазубренность лопастей, одинаковая форма лопастных элементов, образование дополнительных лопастей на приумбональных седлах). Все это верно. Однако определяющая особенность сагечератид, на мой взгляд, заключается в присутствии у них многочисленных вентральных лопастей, образующихся из медиального седла. Узкая вентральная лопасть отоцератид препятствует проявлению этой тенденции и не может быть основой для образования своеобразной вентральной лопасти сагечератид. Следует иметь в виду также специализированную форму раковины отоцератид, которая тоже наводит на мысль о тупиковом характере развития данного семейства. Эти возражения отпадают, если в качестве предков сагечератид рассматривать проптитид (см. рис. 82).

Корневым стволом всех триасовых цератитов является подотряд *Meekoceratina* (см. рис. 81). Он включает два надсемейства: *Dinagitaceae* (39 родов) и *Meekocerataceae* (55 родов). К динаритацам относятся, как правило, широкоумбональные, сильно скульптурированные аммоноидеи, с короткой жилой камерой и пятилопастной цератитовой линией. Исходную группу этого надсемейства составляют кашмиритиды, существовавшие на протяжении всего раннего триаса, т.е. в течение 5 млн. лет. Начиная с джеламы от них отделяется ряд боковых ветвей семейственного уровня: тиролитиды, меллагатицератиды, стефанитиды, динаритиды, дорикранитиды, колумбитиды, казахстанитиды и сибиритиды (см. рис. 82). Динаритацеи вымерли в конце раннего триаса. За время своего существования они дали большое разнообразие скульптурированных вариантов, сохранив при этом без изменения свою пятилопастную линию. В начале раннего триаса от кашмиритид отделились офицератиды — широкоумбональные, гладкие или слабо ребристые формы, с короткой жилой камерой и шестилопастной цератитовой линией. Они положили начало надсемейству *Meekocerataceae*. В течение раннего триаса офицератиды породили проптитид, микоцератид, флемингитид, прионитид, уссуриид, арктоцератид, иниотид, ланцеолитид и хвалынитид. Это гладкие или слабо скульптурированные цератиты, с округленной, уплощенной или приостренной вентральной стороной. Большинство из них имеет шестилопастную цератитовую линию. В некоторых случаях можно наблюдать тенденцию к образованию дополнительных лопастей около умбонального шва. Особое место среди микоцератацей занимают уссурииды. Это самые первые цератиты с аммонитовой лопастной линией. Время существования микоцератацей ограничено ранним триасом. Только хвалынитиды и, возможно, прионитиды еще продолжали развиваться в анизии.

В начале наммала появились сагечератиды — инволютные гладкие окисконы с дополнительными вентральными и многочисленными умбональными лопастями. Раньше их включали в отряд *Prolecanitida* и связывали либо с семейством *Medlicottiidae* (Basse, 1952; Kummel, 1952; Miller, Furnish, 1954), либо с семейством *Episagaceratidae* (Руженцев, 1960; Шевырев, 1968; Захаров, 1978). Однако сагечератиды резко отличаются от медликоттиид и эписагечератид совершенно иным характером усложнения лопастной линии в онтогенезе. Кроме того, они имеют четырехлопастную примасутуру, что роднит их с цератитами. Поэтому совершенно справедливо поступил Ю.Н. Попов (1961б), когда вычеркнул сагечератид из числа пролеканитов и включил их в отряд цератитов. Эта точка зрения сейчас приобретает все больше сторонников (Tozer, 1971a, 1981a; Glenister, Furnish, 1981).

Среди раннетриасовых цератитов проптитиды по форме раковины и строению лопастной линии стоят, пожалуй, наиболее близко к сагечератидам и могут рассматриваться как их предки. Почти одновременно с сагечератидами появились тесно связанные с ними хеденстремииды. В середине наммала от

сагецератид отделились аспенитиды, в спатском веке — прокарниитиды и, возможно, норитиды. В конце раннего триаса возникли своеобразные бенеккеиды, генетически связанные, вероятно, с аспенитидами. Все перечисленные семейства, включающие 19 родов составляют подотряд *Sageceratina*, который существовал до середины карния, т.е. примерно 23 млн. лет.

В середине наммала появились парананнитиды — гладкие, обычно инволютные платиконы и оксиконы с цератитовой лопастной линией. Это первые представители подотряда *Ptychitina*. Их характерная особенность заключается в расположении на внешней стороне раковины умбональных лопастей с нечетными индексами. Предков этого семейства, вероятно, следует искать среди меллагатицератид. Парананнитиды просуществовали до конца спатского века. В начале анизия от них отделились парапопаноцератиды, искулитиды, стурииды, птихитиды и кладисцитиды. Парапопаноцератиды — гладкие инволютные сфероконы с монофиллоидными седлами и зубуренными боковыми сторонами дорсальной лопасти. Искулитиды — гладкие сфероконы с цератитовой и аммонитовой лопастной линией. Стурииды — инволютные платиконы, со спиральными ребрами и аммонитовой лопастной линией. Птихитиды — платиконы и сфероконы, с поперечными боковыми ребрами и аммонитовой лопастной линией. Кладисцитиды — сфероконы и платиконы, гладкие или со спиральными ребрами, с монофиллоидными или рассеченными седлами. Всех их объединяет общий тип развития лопастной линии, который можно выразить формулой $(V_1 V_1) LU^1 U^3 U^5 \dots U^4 U^2 I (D_1 D_1)$. Подотряд *Ptychitina* из 38 родов вымер почти в самом конце триаса, в середине фазы *marshi*.

Самым крупным среди триасовых аммонойд является подотряд *Ceratitina*. Он охватывает восемь надсемейств, 42 семейства и 274 рода — более половины всего родового состава цератитов. За исходную группу этого подотряда я принимаю семейство *Olenikitidae* — небольшие эволютные платиконы с короткой жилой камерой, приумбональными бугорками и гониатитовой или цератитовой лопастной линией. Оленикитиды, отделившиеся, вероятно, от флемингитид, проявились в начале спатского века и вымерли в его конце. Вместе с кейзерлингитидами, акрохордицератидами, бейрихитидами, балатонитидами, цератитидами, хунгаритидами, карнитидами и римкинитидами они образуют надсемейство *Ceratitaceae*, существовавшее до конца карния. Хорошо развитая скульптура из бугорков и ребер составляет особенность этого надсемейства. Лопастная линия у большинства его представителей цератитовая, но может быть и аммонитовой (бейрихитиды, карнитиды, римкиннитиды). При ее усложнении умбональные лопасти с четными индексами располагаются на внешней стороне раковины.

Вероятно, от оленикитид берут начало данубитиды, появившиеся, по-видимому, в самом конце спатского века. Вместе с аплоцератидами и протеузитидами они составляют надсемейство *Danubitaceae*. Простые поперечные ребра и цератитовая лопастная линия — определяющие особенности этого надсемейства, существовавшего до конца карния.

Лонгобардитиды и натгорститиды образуют надсемейство *Nathorstitaceae*. Первые представлены гладкими или слабо скульптурованными оксиконами, с короткой жилой камерой, а вторые — гладкими сфероконами с приостренной вентральной стороной или оксиконами, с длинной жилой камерой. Как те, так и другие имеют цератитовую лопастную линию, в онтогенезе которой умбональные лопасти с четными индексами смещаются на внешнюю сторону оборота. Лонгобардитиды, предками которых были, вероятно, оленикитиды, появились в начале анизия и развивались до середины ладина (конца фассана). От них отделились натгорститиды, существовавшие в позднем ладине (лангобарде) и, возможно, в самом начале карния.

В раннем ладине появились арпадитиды — эволютные скульптурованные платиконы с медиальной бороздой и цератитовой лопастной линией. На филогенети-

ческих схемах их обычно связывают с цератитидами (Kummel, 1957a; Tozer, 1981a), вероятно, потому, что, подобно последним, они орнаментированы ребрами и бугорками. Однако арпадитиды по сравнению с цератитидами имеют лопастную линию с меньшим числом элементов. В этом отношении они ближе стоят к данубитидам, от которых, вероятно, и берут начало. Я рассматриваю арпадитид как исходную группу надсемейства *Trachycerataceae*. В конце ладинского века от них отделились палицитиды — инволютные платиконы, сохранившие цератитовый характер лопастной линии своих предков. Одновременно с арпадитидами появились тесно связанные с ними трахicerатиды, которые унаследовали их богатую скульптуру и медиальную борозду, но приобрели уже аммонитовую лопастную линию. На рубеже ладина и карния от трахicerатид произошли сиренитиды, положившие начало филогенетическому ряду *Sirenitidae—Cyrtopteuritidae—Tibetitidae*, в эволюции которого определяющими и наиболее яркими были изменения первого наружного седла от зазубренного до отчетливо двураздельного. Этот ряд прервался в раннем рэте. В начале алауна появились дистихитиды — боковая ветвь сиренитид со слегка зазубренным, как и у них, первым наружным седлом. С их исчезновением в середине рэта вымерло надсемейство трахicerатацей.

Вероятно, от данубитид, а не от цератитид, как считает Тозер (Tozer, 1981a), берут свое начало и клионитиды — первые представители надсемейства *Clydonitaceae*, появившиеся в середине ладинского века. Это эволютные, сильно скульптурированные платиконы и серпентиконы с медиальной бороздой и пятилопастной цератитовой или гониатитовой линией. Клионитиды без каких-либо заметных изменений дожили до раннего рэта. В начале карния от них отделились зандлингитиды. В среднем нории клионитиды послужили источником норидисцитид и клидонитид, а последние дали начало метасибиритидам и тетидитидам. Все эти семейства оказались недолговечными. Одни из них вымерли в алауне (норидисцитиды и тетидитиды), другие — в самом начале рэта. По уровню своей морфологической организации они недалеко ушли от клионитид.

В позднем ладине появились цельтитиды — ребристые серпентиконы, с округленной вентральной стороной и пятилопастной гониатитовой линией. Во многих отношениях они напоминают клионитид, но отличаются от них еще большей простотой своей организации, а именно: округленной вентральной стороной и отсутствием бугорков. Их предками тоже, вероятно, являются данубитиды. Цельтитиды просуществовали до середины юлия. В начале карния от них отделились леканитиды, бадититиды и наннитиды, которые унаследовали ту же простоту организации. Время их развития ограничено фазой *aonoides*. Все эти цератиты входят в состав надсемейства *Celtitaceae*. Возможно, в близком родстве с ними находятся танамитиды, которые, вероятно, вместе с цельтитидами отделились от данубитид.

В середине карнийского века появились одновременно тропицельтитиды и тропитиды — первые представители надсемейства *Tropitaceae*. К тропицельтитидам относятся широкоумбональные ребристые платиконы с гониатитовой или цератитовой лопастной линией. Тропитиды — это эволютные или инволютные скульптурированные платиконы, сфероконы и оксиконы с аммонитовой лопастной линией. Как те, так и другие имеют длинную жилую камеру и медиальный киль.

Происхождение тропитацей загадочно. На филогенетических схемах их изображают обычно в виде группы семейств, висящих в воздухе (Kummel, 1957a; Tozer, 1981a). Решение этого вопроса затрудняется отсутствием данных о полном морфогенезе лопастной линии тропитацей. На ранних стадиях онтогенеза ее развитие происходит по типу $VL : ID - VLU^1 : ID - VLU^1U^2 : ID$ (см. рис. 63). Дальнейший ход усложнения линии неясен. Предки тропитацей, вероятно, находятся среди данубитид или близких к ним семейств. Тропицельтитиды и тропитиды вымерли одновременно в самом начале нория. В конце карния первые из них породили

тисбитид — семейство килеватых платиконов, с пережимами, серповидными ребрами и цератитовой лопастной линией. Это семейство существовало до раннего рэта. В середине тувала от тропитид отделились халоритиды — инволютные сфероконы и платиконы, с длинной жилой камерой, поперечными ребрами, иногда с бугорками, и обычно с аммонитовой лопастной линией. Халоритиды развивались до середины рэта. В середине нория они дали начало двум небольшим семействам — дидимитидам и эпискулитидам. Дидимитиды представлены слабо-ребрыстыми, почти гладкими сфероконами, со сложной расчлененной аммонитовой лопастной линией, а эпискулитиды — мелкими, инволютными, реже эволютными, гладкими или ребрыстыми платиконами, с гониатитовой или цератитовой лопастной линией. Дидимитиды жили в раннем, а эпискулитиды — в позднем алауне.

В самом конце триаса появились первые гетероморфы — цератиты с полуразвернутой, развернутой или башенковидной раковиной и очень простой, обычно гониатитовой четырехлопастной линией. В зависимости от формы раковины и характера скульптуры они делятся на четыре семейства (*Rhabdocerataceae*, *Choristoceratidae*, *Cochloceratidae* и *Cycloceltitidae*), которые Тозер (Tozer, 1971a) объединил в надсемейство *Choristocerataceae*. Все современные исследователи единогласно признают монофилетический характер триасовых гетероморф. Однако между ними существуют расхождения в вопросе о предках хористоцератацей. Большинство авторов связывает их непосредственно с родом *Hannaoceras* (Mojsisovics, 1893; Spath, 1951; Kummel, 1957a; Wiedmann, 1969, 1973a, b). Такому допущению противоречит значительный временной перерыв между указанным родом, который я условно отношу к арпадитидам, и рэтскими гетероморфами. Этот интервал охватывает самый конец карния, ранний и средний норий, т.е. более 10 млн. лет. Не выдерживают критики и попытки связать хористоцератацей через *Hannaoceras* с тисбитидами (Mojsisovics, 1893; Spath, 1951; Kummel, 1957a). Как показал Видман (Wiedmann, 1973a, b), этому противоречит отсутствие медиального кия, столь характерного для тисбитид, на всех стадиях онтогенеза хористоцератид. По мнению немецкого палеонтолога (Wiedmann, 1973a, b), характер внутренних оборотов и их скульптура сближают род *Choristiceras* с бухитидами и цельтитидами (в понимании Каммела) или метасибиритидами (в понимании Тозера), которые, сверх того, тоже имеют упрощенную лопастную линию. Действительно, такое сходство существует. Однако, принимая во внимание палеонтологическую летопись гетероморфных цератитов, исходными для них следует считать рабдоцератид, а не хористоцератид (рис. 83). Таким образом, проблема происхождения триасовых гетероморф сводится прежде всего к поискам возможного предка рода *Rhabdoceras*. Раковина у этого рода совершенно прямая или слегка согнутая. Только на самых ранних стадиях она плотно свернута в плоскую спираль из полутора-двух оборотов (Janensch, 1906). Поверхность ее покрыта прямыми кольцевыми ребрами. Приведенные особенности рабдоцератид затрудняют решение вопроса о происхождении этого семейства. Ясно только, что непосредственных предков рабдоцератид и, стало быть, всех триасовых гетероморф нужно искать среди клидонитид, тетидитид или метасибиритид, которые по характеру скульптуры и строению лопастной линии стоят к ним наиболее близко. Таким предком мог быть *Helictites* (семейство *Metasibiritidae*), известный из алауна и, вероятно, низов рэта. К рабдоцератидам относится также *Regipleurites* из зоны *suessi*. Он отличается от номинативного рода тем, что его обороты более сильно изогнуты, причем не в одной плоскости, а винтообразно. Эта тенденция могла привести к образованию в конце раннего рэта плотно свернутой башенковидной раковины кохлоцератид, более похожих на гастропод, чем на аммоидей (см. рис. 83). Род *Choristoceras* появился, вероятно, в конце раннего рэта. Он отличается от рабдоцератид нормально свернутой раковиной, которая начинает раскручиваться только на последнем обороте. Кроме того,

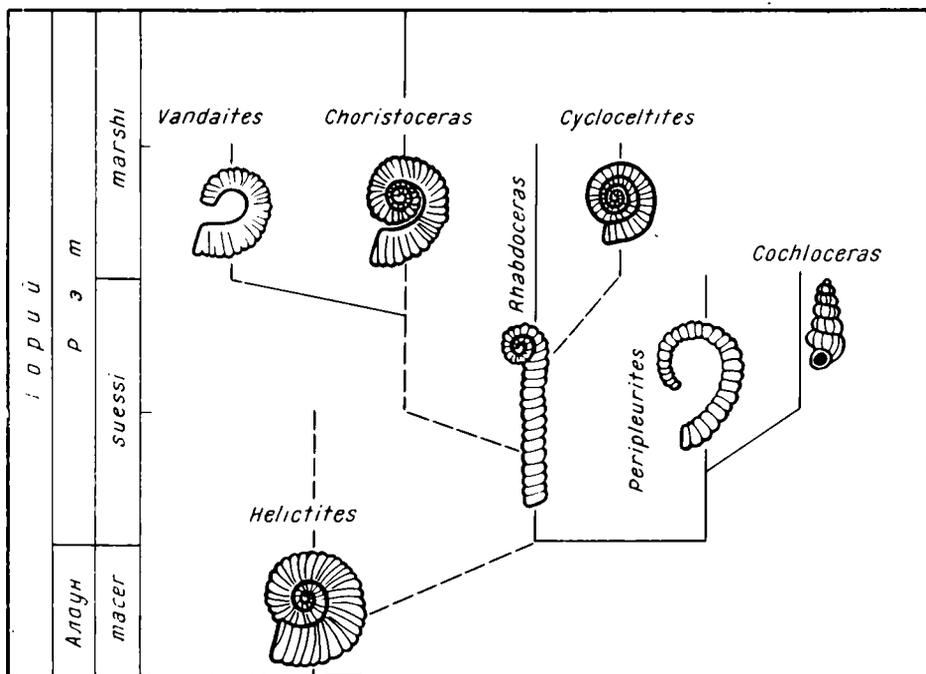


Рис. 83. Филогенетические связи гетероморфных цератитов

ребра у него прерываются на ветральной стороне фрагмокона, образуя бугорки, а не пересекают ее, как у рабдоцератид. Происхождение этого рода неясно. Условно его можно связать с родом *Rhabdoceras*. По особенностям скульптуры к роду *Choristoceras* близок *Vandaites*, который отличается своей геликоидальной раковиной. Особое место среди гетероморфных цератитов занимает *Cyclocelites* из низов зоны *marshi*. Этот род детально изучен Колларовой-Андрусовой (Kollárová-Andrusovová, 1973). Он имеет нормально свернутую, очень эволютную раковину, с радиальными ребрами и неразделенной ветральной лопастью. Ребра прерываются на ветральной стороне фрагмокона и пересекают ее на жилой камере. Вероятно, *Cyclocelites* филогенетически связан с родом *Rhabdoceras*.

Появившись неожиданно в самом начале эрты, хористоцератацей быстро исчезли в конце триаса, просуществовав всего лишь около 5 млн. лет. В этом отношении они напоминают девонских климений, уступая им только в своем разнообразии. С исчезновением хористоцератацей окончательно вымер подотряд *Ceratitina*.

В конце спатского века от флемингитид分离了 японитиды, образующие корневое семейство подотряда *Pinacoseratina*. У их истоков стоит род *Eogymnites* из субколумбитовых слоев Албании и Китая. Это широкоумбональные гладкие платиконы, с округленной ветральной стороной и довольно простой аммонитовой линией. Расцвет семейства падает на анизийский век, в котором оно было представлено пятью родами. Анизийские японитиды сохранили широкоумбональный характер раковины зогимнитов. Некоторые из них приобрели поперечные ребра, боковые бугорки и более сложную лопастную линию. У одних японитид ветральная сторона стала приостренной (*Tropigymnites*), у других появилась медиальная борозда (*Bukowskiites*). Эволюция семейства продолжалась недолго. Уже в конце анизия японитиды вымерли.

Еще в эгее от них分离了 гимнитиды — более involyтные платиконы и оксиконы, гладкие или с боковыми ребрами и бугорками. Они делятся на 12 родов.

В эволюции гимнитид, продолжавшейся почти до конца рэта, проявляется тенденция к усложнению линии за счет образования дополнительных наружных боковых и приумбональных лопастей.

Свое крайнее выражение эта тенденция получила у пинакоцератид, отделившихся от гимнитид в конце ладина или начале карния и развивавшихся параллельно с ними до начала позднего рэта. Она привела к образованию сильно расчлененной лопастной линии, самой сложной не только среди цератитов, но всех аммоноидей вообще. Пинакоцератиды включают четыре рода. Это инволютные окисконы, обычно гладкие, иногда слабребристые. Среди них род *Pinasoceras* выделяется своей наиболее крупной и плоской раковиной, а также непревзойденной по степени расчленения лопастной линией.

В самом конце спата появились мегафиллитиды — инволютные гладкие платиконы и сфероконы с монофиллоидными седлами и литуидной дорсальной лопастью. Примечательная особенность их онтогенеза заключается в образовании парных умбональных лопастей. Мегафиллитиды, отделившиеся, вероятно, от парананнитид и составляющие самостоятельный подотряд, включают всего лишь четыре рода. Самый ранний из них род *Digitophyllites*, известный только из слоев с *Procarinites-Leiophyllites* Китая, обычно относят к прокарнитидам (Chao, 1959; Tozer, 1971a, 1981a), от которых он отличается однако более вздутой раковиной, широкоокругленной или уплощенной вентральной стороной и проткрытым умбо, а также простой вентральной лопастью. Большинство этих признаков сближает *Digitophyllites* с мегафиллитидами. Другой представитель семейства — его типовой род *Megaphyllites* поражает необычайно длительным существованием. Он появился в начале анизия и исчез в конце рэта. Таким образом, временной интервал этого рода составляет 40 млн. лет — беспримерный случай долголетия в истории цератитов. Причем за это время ни раковина, ни лопастная линия его не претерпели каких-либо серьезных морфологических изменений. *Humboldtites* из верхнего анизия США выделяется своими расчлененными седлами и относится к мегафиллитидам условно. Род *Nitanoceras* — четвертый представитель семейства — описан из верхнего ладина (зона *meginae*) Британской Колумбии.

Подотряд *Arcestina* включает три семейства: *Arcestidae*, *Sphingitidae* и *Joannitidae*. Арцестиды — это инволютные сфероконы, реже платиконы, с длинной жилой камерой и часто видоизмененным устьевым краем, обычно с пережимами, реже с поперечными ребрами. У них пятилопастная примасура, а взрослая лопастная линия состоит из сильно расчлененных элементов с треугольными очертаниями. Арцестиды, подобно мегафиллитидам, произошли, вероятно, от парананнитид путем значительных преобразований на ранних стадиях морфогенеза. Исходным для них является род *Proarcestes*, первые представители которого известны из среднего анизия, а последние — из верхнего карния. Кроме него, среди арцестид различаются еще четыре рода. Из них *Arcestes* жил от карния до конца рэта, т.е. на протяжении 25 млн. лет. Этот род один из наиболее богатых в триасе. Он охватывает около 100 видов. По-видимому, в середине ладина арцестиды дали начало сфингитидам — монотипическому семейству широкоумбональных платиконов, с длинной жилой камерой, косыми пережимами, слабыми ребрами и лопастной линией арцестидного типа. Одновременно с ними от арцестид отделились джоаннитиды — инволютные платиконы, с длинной жилой камерой, с пережимами или спиральными ребрами и двураздельными седлами сильно расчлененной лопастной линии, дугообразно выгнутой к устью. В их составе только два рода. Как сфингитиды, так и джоаннитиды вымерли в начале карния.

Подотряд *Lobitina* представлен одним семейством и шестью родами. К нему принадлежат инволютные, гладкие или слабребристые сфероконы с длинной и сжатой жилой камерой. Лопастная линия лобитид гониатитовая или цератитовая.

Она образуется путем двучленного деления первой умбональной, наружной и внутренней боковых лопастей. Время существования подотряда ограничивается поздним ладином и ранним карнием. Своеобразный морфогенез лопастной линии, впервые прослеженный Бранко (Branco, 1879), а позже подтвержденный Шиндевольфом (Schindewolf, 1968), четко выделяет лобитид среди всех цератитов. Не имея аналогов, он в то же время затрудняет решение вопроса о происхождении этого семейства. Хайэтт (Hyatt, 1900) и Артгабер (Arthaber, 1927) искали корни лобитид среди палеозойских гониатитов (в частности, среди агатицератид), усматривая сходство между лопастными линиями этих аммоноидей. На филогенетической схеме, приведенной в "Traité de paléontologie" (Basse, 1952), лобитиды показаны как надсемейство, которое имеет единое происхождение с трахицератацеями и тропитацеями. Однако у лобитид нет ничего общего с этими надсемействами ни в характере скульптуры, ни в морфогенезе лопастной линии. Каммел (Kummel, 1957a) вслед за Мойсисовичем и рядом других исследователей выводил их из арцестид. Но еще Спат (Spath, 1951) подчеркивал, что лобитиды наряду с особым строением своей лопастной линии резко отличаются от арцестид мелким протоконхом ($B = 0,35$ мм) и относительно толстым субвентрально расположенным сифоном. Он обратил внимание на сходство незрелой лопастной линии *Paralobites* со взрослой линией рода *Tanamites*. Но поскольку морфогенез танамитов неизвестен, трудно сказать, является ли это сходство случайным или отражает родственные связи. Шиндевольф (Schindewolf, 1968) возвел лобитид в ранг подотряда и связал их со своими филлоцератинами, к которым он отнес всех пермских и большинство триасовых цератитов. Тозер (Tozer, 1981a) тоже отвергает арцестидную гипотезу происхождения лобитид. На своей филогенетической схеме он выводит их из раннетриасовых ксенодисцид, которые соответствуют кашмиритидам в моем понимании. Однако большой временной перерыв, разделяющий лобитид и кашмиритид (анизий — ранний ладин), а также отсутствие промежуточных форм между ними делают малообоснованным это предположение канадского палеонтолога. Среди раннетриасовых цератитов, которые могли быть предками лобитид, меня больше всего привлекают парананнитиды. Как те, так и другие имеют шаровидную, инволютную и гладкую раковину. Лопастная линия парананнитид достаточно проста. На мой взгляд, из нее могла развиться сутура лобитид. Но это предположение остается в такой же мере гипотетичным, как и предположение Тозера. Таким образом, проблема происхождения лобитид еще ждет своего решения.

Цератиты были господствующей, но не единственной группой триасовых аммоноидей. Уже в намале появились представители отряда *Phylloceratida*. Им суждено было сыграть в момент нового кризиса на рубеже триаса и юры ту же выдающуюся роль в обеспечении дальнейшей эволюции аммоноидей, которая выпала в свое время на долю позднепермских цератитов. Самые ранние филлоцератиды объединяются в семейство *Ussuritidae*. Это эволютные, обычно гладкие, иногда ребристые платиконы, с округленной вентральной стороной, зазубренными лопастями и монофиллоидными седлами. У истоков уссуритид стоит род *Eophyllites*, наиболее древним видом которого является, по-видимому, *E. ascoldiensis* из зоны *Hedenstromia bosphorensis* (= *gracilitatis*) Южного Приморья (Захаров, 1968). Кроме зофиллитов, к этому семейству, существовавшему до середины позднего рэта, относятся еще 11 родов. Для ранних из них характерна шестилопастная линия, с зазубренными основаниями лопастей и еще слабо выраженной монофиллоидностью седел. У поздних уссуритид увеличивается число умбональных лопастей, возрастает степень расчлененности лопастных элементов, более четко обозначается монофиллоидность седел, а в некоторых случаях намечается даже двучленное деление первого наружного седла (*Worffingites*, *Eopsiloceras*). Раковина постепенно становится более инволютной. Раннетриасовые уссуритиды по своей морфологии очень близки к флемингитидам, которые вполне

справедливо считаются их предками. Сходство между этими семействами настолько велико, что Захаров (1978) объединил их в одно надсемейство *Ussuritaceae*. В начале карния от уссуритид отделились дискофиллитиды, которые развивались до конца триаса. Их эволюция сопровождалась делением седел на две или три части. Дискофиллитиды включают два рода, из которых *Rhacophyllites* просуществовал от начала карния до конца рэта, т.е. 25 млн. лет. Это семейство, по-видимому, было тем источником, из которого началось развитие юрских филлоцератид (Suess, 1865; Zittel, 1884; Arkell et al., 1957).

Однако есть и другие мнения на этот счет. Так, Басс (Basse, 1952) и Шиндewolf (Schindewolf, 1961) считали, что предками филлоцератид были уссуритиды. Видман (Wiedmann, 1970, 1973a) связывает дискофиллитид с лейасовыми юрафиллитидами, объединяя их в одно семейство, а уссуритид — с филлоцератидами. Несмотря на эти расхождения, все без исключения исследователи признают, что корни отряда *Phylloceratida* покоятся в триасе. Это единственная прочная нить, соединяющая триасовых и юрских аммоноидей (Diener, 1922; Tozer, 1971b).

Другие триасовые формы, выдвигавшиеся на роль предков, не выдержали испытания временем. *Trachyphyllites*, считавшийся норийским представителем отряда *Lytoceratida* (Schindewolf, 1961; Wiedmann, 1966, 1970, 1973a, c; Wiedmann, Kullmann, 1981; Teichert, 1967; Шевырев, 1968), оказался лейасовым (Krystyn, 1978, 1982), а точнее — синемюрским (Tozer, 1981a). Серьезные сомнения в качестве представителя отряда *Ammonitida* вызывает род *Phyllytoceras*. Эту роль отводит ему Видман (Wiedmann, 1970, 1973a). К указанному роду относятся два вида. Оба они представлены мелкими, незрелыми раковинами. *Ph. zlabachense* из рэта Австрии, по заключению Кристина (Krystyn, 1974b), принадлежит к роду *Rhacophyllites*, а типовой вид *Ph. intermedium* из карния Ирана, скорее всего, гимнитид (Tozer, 1971a). Вместе с тем, опираясь на внешнее сходство лопастных линий, Тозер (Tozer, 1981a) предполагает, что гимнитиды или японитиды, оставаясь цератитами, могли быть предками некоторых юрских псилоцератид. Однако эта гипотеза мало обоснована. По-видимому, аммонитиды, как и литоцератиды, произошли от юрских филлоцератид.

Такова общая картина исторического развития триасовых аммоноидей. Ее анализ дает возможность выявить ряд особенностей в их эволюции.

Прежде всего интересно проследить процесс становления отрядов *Ceratitida* и *Phylloceratida*. Как уже указывалось ранее, предками цератитов были, по-видимому, дарелитиды из отряда пролеканитов. При общем сходстве в морфологии раковины между ними существуют большие различия в строении лопастной линии (рис. 84). Дарелитиды имеют трехраздельную вентральную лопасть и большое число умбональных элементов, причем главные лопасти зазубрены в основаниях. У ранних цератитов линия значительно проще, гониатитовая, с двураздельной вентральной лопастью и двумя приумбональными лопастями, которые генетически являются внутренними боковыми. Между дарелитидами и цератитами нет переходных форм. Их лопастные линии сходны только на самых ранних стадиях онтогенеза (Spinosa et al., 1975). Таким образом, на пути от дарелитид к цератитам произошли значительные онтогенетические изменения, а именно: были устранены поздние онтогенетические стадии предков и решающую роль в морфогенезе приобрели внутренние боковые лопасти. Совершенно иной характер имеет переход от цератитов к отряду *Phylloceratida*. Между ранними филлоцератидами и их предками — флемингитидами нет существенных различий ни в форме раковины, ни в строении лопастной линии (рис. 85). Этот переход был постепенным и почти неуловимым. Он сопровождался тенденцией ко все большей монофиллоидности седел, которая составляет существенную особенность ранних филлоцератид.

Общеизвестно, что эволюция аммоноидей сопровождалась последовательным усложнением лопастной линии. Эта тенденция нашла свое отражение и в истори-

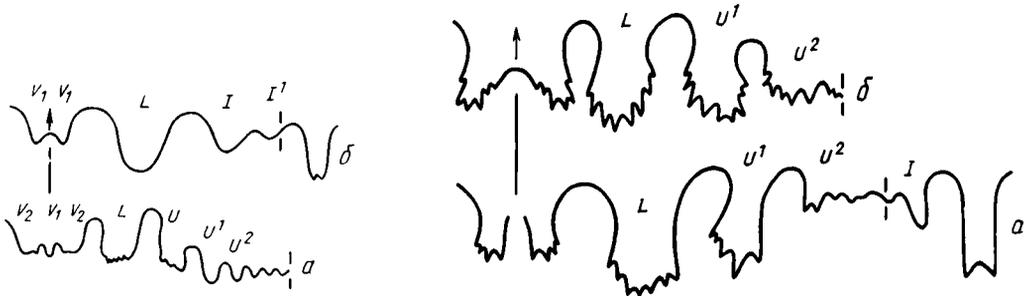


Рис. 84. Лопастные линии дарелитид и ранних цератитов

a — *Daraelites elegans* Tchernov; артинский ярус; Урал; *б* — *Paracelites elegans* Girty; поуд; Техас (*a* — Ружнец, 1960; *б* — Spinoza et al., 1975)

Рис. 85. Лопастные линии флемингитид и ранних филлоцератид

a — *Flemingites radiatus* Waagen; джелам; Приморье; *б* — *Eophyllites ascoldiensis* Zakharov; джелам; Приморье (*a* — Захаров, 1978; *б* — Захаров, 1968)

ческом развитии цератитов, пермские представители которых имеют значительно более простую линию, чем подавляющая часть поздне триасовых форм. Особенно ярко она проявилась в подотрядах *Ptychitina* и *Pinacoceratina*, надсемействах *Trachycerataceae* (*Ceratitina*) и *Ussuritaceae* (*Phylloceratida*). Вместе с тем в отдельных группах цератитов лопастная линия оказалась на редкость консервативным признаком, почти не подверженным изменениям. К ним можно отнести надсемейства *Dinapitaceae* и *Meekocerataceae*, подотряды *Megaphyllitina*, *Arcestina* и *Lobitina*. Наконец, в некоторых случаях наблюдается даже тенденция к упрощению лопастной линии, как например в филогенетическом ряду *Danubitaceae* — *Clydonitaceae* — *Choristocerataceae*, где она прошла путь от шестилопастной цератитовой до четырехлопастной гониатитовой. Таким образом, усложнение лопастной линии было главной, но не единственной тенденцией в эволюции цератитов.

Интересные результаты для понимания некоторых сторон эволюции триасовых аммоноидей может дать количественный анализ на родовом уровне. Прежде всего следует рассмотреть распределение аммоноидей по векам триасового периода. В гангете всего было 8 родов, в том числе 7 новых, в наммале — соответственно 64 и 61, спате — 79 и 68, анизии — 109 и 105, ладине — 66 и 50, карнии — 102 и 86, нории — 117 и 101. Кривые, отражающие это распределение, круто поднимаются от своей исходной точки в начале триаса к анизийскому пику, после чего резко падают вниз в ладине, чтобы начать новый крутой подъем к последнему норийскому пику (рис. 86).

Скорость эволюции, определяемая темпами родовой дифференциации с учетом абсолютного времени, составляла для триасовых аммоноидей в среднем около 11 родов на 1 млн. лет. Однако она значительно колебалась на протяжении периода и в раннем триасе достигала 27, анизии — 20, ладине — 5, карнии — 8,5 и нории — 7 родов на 1 млн. лет, т.е. была максимальной в начале триаса и минимальной в ладине (рис. 87). Эти цифры получены из расчета, что при общей продолжительности триаса в 45 млн. лет на долю раннего триаса и анизии падает по 5 млн. лет, ладина и карния — по 10 млн. лет, а нория — 15 млн. лет (Webb, 1981). По другим данным (Odin, Kennedy, 1982), продолжительность триаса оценивается в 40 млн. лет за счет сокращения главным образом ладинского века, которому отводят не 10, а только 5 млн. лет. В этом случае средняя скорость эволюции аммоноидей в триасе составит 12, а в ладине — 12,5 рода на 1 млн. лет, т.е. будет несколько выше, чем в карнии и нории. Кривая, изображенная на рис. 87, примет вид плавно падающей линии. При средней скорости эволюции триасовых цератитов около 10 родов на 1 млн. лет она была наиболее высокой в подотрядах *Meekoceratina* (19) и *Ceratitina* (около 7), а наиболее низкой — в подотряде *Megaphyllitina* (0,07).



Рис. 86. Количественное распределение родов аммонидей по векам триасового периода
1 — общее число родов, 2 — число новых родов

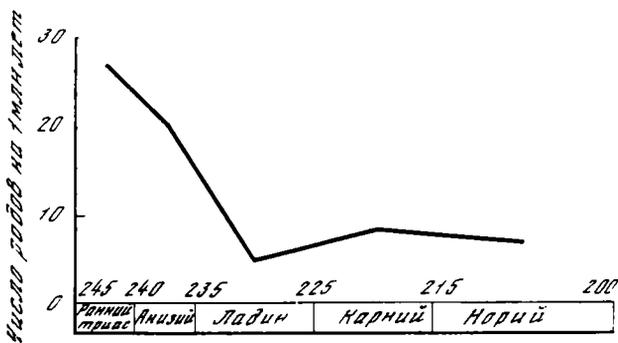


Рис. 87. Темпы родовой дифференциации триасовых аммонидей с учетом абсолютного времени

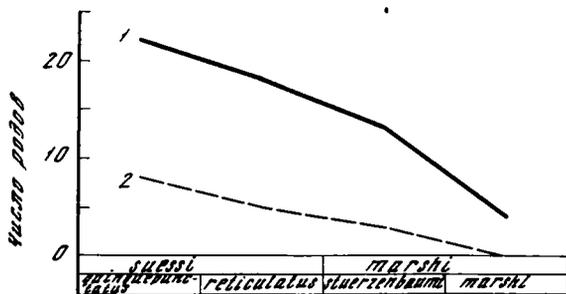


Рис. 88. Количественное распределение родов аммонидей в рэте
1 — общее число родов, 2 — число новых родов

В остальных подотрядах цератитов скорости эволюции распределялись следующим образом: Sagesceratina — 0,8, Ptychitina — 0,9, Pinacoceratina — 0,55, Arcestina — 0,2 и Lobitina — 0,6. Триасовые представители отряда Phylloceratida развивались со средней скоростью 0,4 рода на 1 млн. лет.

Неизменный интерес всегда вызывает поведение аммонидей на драматических рубежах геологической истории. Одним из них является граница триаса и юры. Существует представление, что вымирание организмов на подобных рубежах происходило чуть ли не молниеносно (Schindewolf, 1954a, 1958). В этой связи я попытался проследить развитие триасовых аммонидей в рэте — на заключительном этапе их эволюции. В самом начале рэта (фаза quinquepunctatus)

существовало 22 рода, принадлежащих к 15 семействам. Большинство их перешло из алауна, и только 8 родов появились здесь впервые (рис. 88). На следующем этапе (фаза *reticulatus*) общее число родов сократилось до 18, а число семейств до 12. В этом комплексе лишь 5 новых родов. В начале позднего рэта (фаза *stuerzenbaumi*) отмечается дальнейшее падение уровня таксономического разнообразия. На этом этапе насчитывается 13 родов, представляющих 10 семейств. Из них 3 рода являются новыми. В самом конце рэта (фаза *marshi*) уцелело только 4 рода (*Choristoceras*, *Arcestes*, *Megaphyllites* и *Rhacophyllites*). Все они поднялись с предыдущего уровня. Каждый из указанных родов представляет одно семейство. Ни один из них не перешел в юру. Таким образом, процесс вымирания аммоноидей в конце триаса шел довольно постепенно, что хорошо видно на приведенном графике (см. рис. 88).

ЭКОЛОГИЯ ТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ

Экология аммоноидей, как и многих других животных, тесно связана с характером их движения. Не удивительно, что именно эта сторона жизни вымерших наружнораковинных головоногих в первую очередь вызывала и вызывает ныне интерес у исследователей.

Большинство палеонтологов прошлого века, среди которых были такие авторитетные специалисты, как Квенштедт и Неймайр, считали аммоноидей свободноплавающими моллюсками. Глобальное распространение этих вымерших головоногих они объясняли их способностью к активному передвижению.

Столетие назад Хайэтт (Huatt, 1889) положил начало другому взгляду на образ жизни аммоноидей. Он заметил, что раковины мезозойских форм утратили вентральный (гипономический) синус, который был у их палеозойских предков и соответствовал вырезу для воронки у современного наутилуса. Его заменил у них вентральный выступ, или ростр. Отсюда американский палеонтолог сделал вывод, что мезозойские аммоноидеи лишились воронки и целиком перешли к ползающему или даже сидячему образу жизни. В конце прошлого и начале нынешнего века этот взгляд на аммоноидей как бентосных животных получил довольно широкое распространение. Среди его приверженцев наиболее яркой фигурой был Вальтер (Walther, 1897). Среди отечественных ученых подобную точку зрения разделяли Борисяк (1905) и Жирмунский (1914). Сторонники этого направления в своих выводах опирались на зоологические исследования Вилли (Willey, 1895, 1897а, 1902) и Дина (Dean, 1901), согласно которым нынеживущий наутилус как будто бы преимущественно ползает по дну.

С развернутой критикой подобных представлений выступил Динер (Diener, 1912b). Он считал, что современный наутилус, по-видимому, имел свободноплавающих предков и лишь недавно перешел к донному существованию. Кроме того, значительное морфологическое разнообразие аммоноидей и существенные отличия в строении их раковины заставляют осторожно использовать аналогию с наутилусом. По мнению Динера, вся конструкция раковины у большинства аммоноидей была подчинена свободному плаванию. На это указывают их легкий гидростатический аппарат, часто приостренная вентральная сторона, свободно рассекавшая воду, полые иглы и шипы, которые обеспечивали парение и равновесие животного в толще воды, двусторонняя симметрия раковины. Аммоноидей, достигавших порой размеров тележного колеса, легче представить плавающими, чем ползающими по дну. Против бентосного существования свидетельствуют также нередко украшающие аммоноидей тонкие и длинные боковые выросты устья — ушки, а также относительная независимость этих моллюсков от характера отложений, в которых они встречаются. Признавая подавляющее

большинство аммоноидей свободноплавающими животными, Динер полагал, что формы с тонкой и гладкой раковиной, подобно триасовому роду *Arcestes*, были обитателями открытого моря, а формы с толстой и сильно скульптурированной раковиной населяли мелководные прибрежные участки моря. Вместе с тем некоторые аммоноидеи могли вести и ползающий образ жизни. Прежде всего к ним принадлежат различные гетероморфы. Вероятно, к бентосу следует относить также нормально свернутые формы со смещенным сифоном и асимметричной лопастной линией. Однако гетероморфы и асимметричные формы составляют лишь незначительную часть аммоноидей.

Статья Динера имела большой резонанс среди специалистов. С ее подробным изложением в отечественной литературе выступил Розанов (1914). Он сопроводил выводы венского палеонтолога рядом замечаний. Главные из них сводятся к тому, что нельзя приписывать всем аммоноидеям одинаковый образ жизни; даже поведение одного животного могло меняться в различные периоды его существования.

Кроме указанных ученых, возможный образ жизни аммоноидей рассматривали и другие авторы (Jaekel, 1902; Rothpletz, 1909; Scupin, 1912; Frech, 1915; Naef, 1921; Bubnoff, 1922; Dunbar, 1924; Schmidt, 1925; Berry, 1928; Currie 1957; Руженцев, 1962). Почти все они считали нормально свернутых аммоноидей в той или иной мере плавающими моллюсками, а гетероморф — либо ползающими по дну, либо пассивно парящими в толще воды. Признавая наличие ростра у мезозойских форм, большинство специалистов не согласилось с выводом Хайэтта о редукции воронки. В частности, Шмидт (Schmidt, 1930) предполагал, что она могла быть двураздельной, расположенной по обе стороны от вентрального выступа.

В большинстве случаев выводы об образе жизни аммоноидей носили умозрительный характер. Они не выходили из области догадок. Поэтому большой интерес среди палеонтологов вызвали исследования Трумэна (Trueman, 1941), направленные на выяснение прижизненного положения аммоноидей с помощью математических расчетов. Они показали, что объем жилой камеры обычно в 2—3 раза превышает объем воздушных камер. Положение аммонита в состоянии покоя зависело от расстояния между центрами тяжести и плавучести (рис. 89). У эволютной раковины с длинной жилой камерой оба центра почти совпадают (рис. 89, а), что делает ее положение в воде неустойчивым. Вероятно, аммонит мог легко придавать такой раковине различное положение, хотя в состоянии покоя ее устье было обращено немного кверху. У инволютных форм, подобных наutilusу, центр тяжести лежит значительно ниже центра плавучести, что должно придавать раковине большую устойчивость в воде. В состоянии покоя устье таких аммонитов, вероятно, почти полностью было направлено вверх (рис. 89, в). Гетероморфы с полуразвернутой или крючковидной раковиной, по-видимому, занимали в воде довольно устойчивое положение, причем их устье было слегка или полностью обращено кверху (рис. 89, г, д). Башенковидная раковина, возможно, слегка отклонялась от вертикального положения (рис. 89, е).

В наши дни интерес к образу жизни аммоноидей не угас, а, напротив, значительно увеличился. Современные палеонтологи высказывают по этому поводу самые различные точки зрения. Широкий диапазон взглядов на образ жизни аммоноидей можно проиллюстрировать двумя примерами. Шнипп (Schnierr, 1976) сравнил по маневренности уплотненную гладкую раковину мезозойских аммонитов с "ультрасовременной атомной подводной лодкой", а Рихтер (Richter, 1980) назвал этих вымерших животных "сонными каннибалами", которые лениво ползали по дну, поедая собственных детенышей.

Биркелунд (Birkelund, 1981) считает, что вся скульптура аммонитов отражает тенденцию к экономии материала, необходимой при nektonном образе жизни. По представлению Лемана (Lehmann, 1971, 1975, 1976), аммониты, напротив,

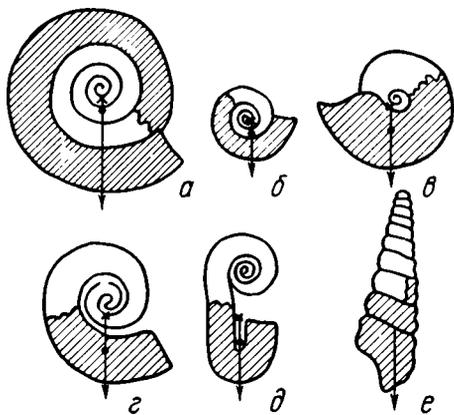


Рис. 89. Возможное положение различных аммоноидей в состоянии покоя

a — *Dactyloceras commune*, *б* — *Promicroceras marstonense*, *в* — *Ludwigia* sp., *г* — *Crioceras duvali*, *д* — *Macroscaphites ivanii*, *е* — *Turritiles* sp. Жилая камера заштрихована. Крестиком отмечено положение центра плавучести, кружком — положение центра тяжести (Trueman, 1941)

жили на дне, медленно передвигаясь в поисках пищи. Они занимали экологическую нишу современных гастропод на глубине 50—200 м. Иванов (1979) отстаивает планктонный образ жизни аммонитов, рассматривая их при этом как охотников-засадчиков. Прогрессирующее усложнение их перегородок он связывает с совершенствованием прикрепления тела к раковине во избежание его отрыва при броске на добычу. Барсков (1979), исходя из разнообразия формы раковины, считает, по-видимому, что среди аммонитов могли быть представители всех адаптивных типов современных цефалопод, т.е. бентосные, бентопелагические, нектобентосные, нектонные и планктонные.

Однако большинство современных зоологов и палеонтологов полагают, что нормально свернутые аммониты по своему образу жизни были близки к ныне живущему наутилусу, т.е. основную часть времени они висели над дном, занимаясь поисками пищи (Ziegler, 1963, 1967; Mutvei, Reyment, 1973; Mutvei, 1975; Несис, 1975; Захаров, 1978; Müller, 1978; Зуев, Махлин, 1979). Форма их раковины была подчинена, вероятно, не целям обеспечения большей скорости, а задаче приобретения лучшей маневренности, т.е. способности быстро менять направление движения (Baeyer, 1982). По-видимому, аммониты совершали вертикальные суточные миграции, причем, по мнению одних авторов, они могли опускаться на глубину более 1000 м (Mutvei, 1975), по мнению других, глубина обитания аммонитид не превышала 100—200 м, в то время как филлоцератиды и литоцератиды, имеющие более прочный сифон, могли жить, подобно наутилусу, значительно глубже (Westermann, 1971, 1982).

Что касается аммоноидей с гетероморфной раковиной, то им обычно приписывают либо бентосный, либо планктонный образ жизни (Кушлин, 1965; Wiedmann, 1973b; Dietl, 1978; Dietl et al., 1978; Иванов, 1979; Какабадзе, 1981; Klinger, 1981). Каким же в действительности был образ жизни аммоноидей? Для ответа на этот вопрос мы имеем, по крайней мере, четыре возможности: сравнение с ныне живущими головоногими (актуалистический метод), опытное моделирование ("инженерный метод"), морфофункциональный анализ и тафономические наблюдения. Рассмотрим каждую из этих возможностей отдельно.

ЭКОЛОГИЯ СОВРЕМЕННЫХ ЦЕФАЛОПОД

Нынеживущие головоногие моллюски представлены наутилидами, каракатицами, кальмарами, осьминогами и вампироморфами (Voss, 1977b; Несис, 1982). Они насчитывают около 150 родов и 650 видов (Voss, 1977a). Из этого числа почти половина родов (46%) содержат по одному, 30 родов (20%) по два вида и лишь два рода (*Seria* и *Octopus*) охватывают каждый более чем 100 видов. Монотипические роды представлены в основном океаническими формами, а роды с большим числом видов — донными обитателями мелких или глубоких вод.

Сложная нервная организация дала головоногим право на звание "приматов моря". Они приобрели реактивный способ плавания. Изгибая воронку и с силой

выбрасывая из нее воду, кальмар может двигаться вперед, назад, вверх и вниз головой или хвостом.

Считается, что пелагические кальмары, имеющие стреловидное тело, развивают скорость до 40—55 км/час (Акимушкин, 1963). Поэтому их называют "живыми ракетами" или "спринтерами моря" (Зуев, 1970). Вероятно, подобные представления могут быть справедливыми лишь в отношении небольшой группы (около 10 видов) "летающих" кальмаров. Преследуя жертву или, наоборот, спасаясь от врагов, эти кальмары выскакивают из воды и пролетают 50—60 м на высоте 4—5 м над поверхностью океана, иногда падая на палубы больших кораблей. Как показывают расчеты, при таком прыжке скорость кальмара должна быть около 30 км/час (Зуев, 1970). Однако основная масса кальмаров плавает значительно медленнее. Так, скорость струи, выбрасываемой из воронки кальмаров рода *Loligo*, составляет 25 км/час, а сам кальмар перемещается в противоположном направлении всего лишь со скоростью немногим более 4 км/час (Trueman, Paskard, 1968). Наблюдения, сделанные с палубы корабля, свидетельствуют, что кальмар развивает максимальную скорость не более 7—8 км/час, т.е. плывет со скоростью быстро идущего человека (Несис, 1974). Таким образом, в своей подвижности головоногие значительно уступают рыбам и морским млекопитающим.

В биологической организации головоногих есть один существенный изъян: они совершенно глухие (Акимушкин, 1963). В какой-то мере отсутствие слуха возмещается у них хорошо развитым зрением. Все головоногие — активные и прожорливые хищники. Они питаются в основном ракообразными, но не брезгают и падалью. Многие из них каннибалы. Своими крепкими хитиновыми челюстями, имеющими вид клюва попугая, они легко дробят панцирь краба или раковину моллюска, ломают кость рыбы и могут перекусить даже стальную леску для ловли тунцов (Акимушкин, 1963).

Современные головоногие моллюски широко распространены в Мировом океане — от Арктики до Антарктиды (Акимушкин, 1963; Зуев, 1970; Зуев, Несис, 1971). Это стеногалинные организмы. Они живут в морях с соленостью 30—39⁰/_∞ и очень чувствительны к понижению или повышению ее уровня. Среди головоногих различаются как эвритермные, так и стенотермные формы. Однако основная часть их обитает в теплых тропических и субтропических морях. По направлению к полюсам в обоих полушариях число видов этих моллюсков постепенно сокращается. Многие виды головоногих склонны к сезонным миграциям. Летом в поисках корма они перемещаются на север, в boreальные моря, а осенью возвращаются в южные широты. Головоногие населяют всю толщу океана — от поверхностных вод до абиссальных глубин (7—8 тыс. м). Многие из них совершают вертикальные суточные миграции, ночью поднимаясь в верхние слои океана, а днем опускаясь в его глубины.

Головоногие — раздельнополые животные. Однако у большинства из них, кроме аргонавтов, половой диморфизм выражен слабо. Яйца головоногих обычно овальные, реже сферические. Они окружены плотной эластичной оболочкой. У кальмаров их размеры не превышают 2,5—3 мм, у осьминогов и каракатиц достигают 30 мм. Самки кальмаров откладывают от нескольких десятков до нескольких сотен тысяч яиц, осьминогов — до 150 тыс., а самки каракатиц — до 300 яиц (Акимушкин, 1963; Зуев, Несис, 1971). Кладки головоногих имеют вид студенистых шнуров, стручков или лент, внутри которых находятся многочисленные яйца. Они могут быть донными или пелагическими. Донные кладки прикрепляются самками к субстрату. Обычно они располагаются в верхней сублиторали. Пелагические кладки свободно парят в толще воды. Часто под действием ветров, волн и течений они разрываются на шаровидные куски, которые широко рассеиваются в океане. Расселению головоногих способствует и их склонность нереститься в струях течений.

Продолжительность инкубационного периода зависит от температуры: чем она выше, тем он короче. В общем процесс инкубации у головоногих длится от 18 до 40—45 дней. Все современные головоногие имеют прямое развитие. Они не проходят в онтогенезе стадии трохофоры или велигера. Из яичевой оболочки головоногих выходит уже вполне сформированное животное. В своих основных чертах оно похоже на взрослого моллюска и отличается от него только размерами. Обычно эту стадию называют "личинкой", хотя в настоящем смысле слова она таковой не является. Поэтому говорить о личинках головоногих можно лишь условно (Акимускин, 1963; Voletzky, 1974). Вылупившееся из яйца молодое животное имеет в длину всего несколько миллиметров. Спирула выходит из яйца, вероятно, с одной или двумя воздушными камерами (Bandel, Voletzky, 1979). Наши знания о поведении молодых цефалопод почти целиком основаны на лабораторных наблюдениях. Нектонные головоногие, к которым относятся все кальмары, сразу после выхода из яйца переходят к активному плаванию (Voletzky, 1977). Почти все каракатицы с самого начала своего послезембрионального развития ведут бентосный (или нектобентосный) образ жизни, днем закапываясь в мягкое дно. Только карликовая каракатица известна в юности как планктонное животное. Некоторые осьминоги сразу после вылупления начинают ползать по дну. Однако среди них есть много видов, "личинка" у которых некоторое время ведет планктонное существование, а позже опускается на дно.

Судя по развитию кальмаров, рост головоногих неравномерен: сначала они растут быстрее, а затем медленнее. На фоне этой общей тенденции отмечается чередование периодов ускоренного роста летом и замедленного — зимой. Такое чередование имеет, по-видимому, не только сезонный характер, но связано также с этапами полового созревания, поскольку отмечается и у тропических форм. Продолжительность жизни у головоногих небольшая — от 1 года до 3 лет. Многие кальмары, как самцы, так и самки, уже к концу второго года достигают полной половой зрелости и после размножения умирают. На их нерестилищах часто наблюдаются массовые скопления трупов. Крупные кальмары и осьминоги живут, по-видимому, дольше (Зуев, Несис, 1971).

Общепринятой экологической классификации головоногих еще нет. Фосс (Voss, 1967) пытался построить ее на батиметрической основе. Он различал эпипелагические, мезопелагические, батипелагические, литоральнобентосные, мезобентосные, батибентосные формы и т.д. Несис (1973, 1975), положив в основу классификации характер биотопа, способ передвижения и род пищи, разделил всех современных головоногих на 23 экологические группы, которые объединил в пять основных адаптивных типов (или жизненных форм): бентосный, бентопелагический (придоннопелагический или придоннопланктонный), нектобентосный, нектонный и планктонный. Границы между отдельными жизненными формами не всегда четки. Особенно это касается бентопелагических и нектобентосных моллюсков.

Среди нынеживущих головоногих пристальное внимание палеонтологов всегда привлекали "живые ископаемые" — наутилусы. Впервые они были описаны немецким естествоиспытателем Георгом Румфиусом еще в середине XVIII века. Но особенно возрос интерес к биологии и экологии этих моллюсков в последние два десятилетия. Наиболее интенсивно их изучают в морских аквариумах Монако, Новой Каледонии и Японии (Несис, 1978). Наутилусы представлены в современных морях единственным родом, в котором различают обычно пять или шесть видов (Шиманский, 1948, 1962; Stenzel, 1964; Saunders, 1981b). К ним следует добавить еще один недавно описанный вид *Nautilus belauensis* (Saunders, 1981a), пойманный у берегов Палау (Каролинские острова). Раковина наутилуса достигает в диаметре 25 см. Она состоит из трех оборотов, которые разделены перегородками на 27—38 камер. Жилая камера занимает менее половины оборота. Остальные камеры заполнены газовой смесью, состоящей из азота, кислорода,

аргона и двуокиси углерода. Внутри воздушных камер на любой глубине поддерживается постоянное давление (0,9 атм). Последние 9—10 из них, кроме того, содержат жидкость, количество которой уменьшается от новых камер к старым (Bidder, 1962; Denton, Gilpin-Brown, 1966; Denton, 1974). Образующаяся камера заполняется жидкостью целиком. Эта жидкость отличается от морской воды пониженной концентрацией солей. В центре фрагмакона проходит сифон — упругий тяж, заключенный в твердую пористую оболочку. Его длина 20 см, диаметр 3 мм. Сифонный тяж — отросток задней части мантии. Он состоит из соединительной ткани, окруженной эпителием. Внутри сифона проходят кровеносные сосуды (крупная вена и мелкие артерии). Твердая оболочка сифона состоит из двух пористых трубок: внутренней (роговой) и внешней (меловой). Сверху сифон окружен тонкой конхиолиновой пленкой, которая выстилает изнутри и воздушные камеры.

Раковина у наутилуса выполняет две основные функции. Прежде всего она представляет собой средство пассивной защиты. В случае опасности наутилус полностью втягивает свое мягкое тело в жилую камеру, прикрывая вход в нее капюшоном. Его раковина очень прочная. Как показывают опыты, она выдерживает давление до 73 атм, что соответствует глубине 730 м (Denton, Gilpin-Brown, 1966; Saunders, Wehmann, 1977). По другим данным, раковина взрослого наутилуса разрушается лишь при давлении от 73 до 90 атм, т.е. на глубине 730—900 м (Westermann, 1973; Kanie et al., 1980; Ward, Martin, 1980; Ward et al., 1980; Westermann, Ward, 1980). При этом самыми слабыми ее местами являются фрагмакон и сифон. Молодые раковины (20—30 мм) обладают еще большим запасом прочности. Они выдерживают давление до 136 атм (Saunders, Wehmann, 1977).

По-видимому, еще более важна роль раковины как гидростатического аппарата. Определенное сочетание газов и жидкости в воздушных камерах обеспечивает нейтральную плавучесть животного (Denton, Gilpin-Brown, 1966, 1973; Denton, 1974), а расположение центра тяжести в 6 мм ниже центра плавучести придает ему устойчивость при плавании. Подобно остальным головоногим, наутилус может плавать и взад и вперед. При движении он ритмично раскачивается, как маятник, поскольку каждый выброс струи из воронки сопровождается толчком, выводящим наутилуса из равновесного состояния (Bidder, 1962; Chamberlain, 1976, 1981). Размах этих колебаний составляет около 10° в каждую сторону. В такт колебаниям раковины мягкое тело животного то втягивается в жилую камеру, то слегка выступает из нее. Как показывают опыты, каждое втягивание тела несколько уменьшает коэффициент торможения (Chamberlain, 1980). Плавают наутилусы очень медленно, с максимальной скоростью около 0,9 км/час (Chamberlain, Westermann, 1976; Ward et al., 1977; Chamberlain, 1981).

Внутрикамерная жидкость несет двойную нагрузку. Во-первых, она участвует в процессе образования новой перегородки, физически поддерживая ее, пока она не сформировалась полностью. Во-вторых, жидкость служит балластом, от которого наутилус постепенно освобождается по мере роста его раковины и тканей. Тем самым постоянно поддерживается состояние нейтральной плавучести. У молодых наутилусов объем внутрикамерной жидкости составляет до 32% объема фрагмакона или в среднем 8,7 мл (Ward, 1979; Collins et al., 1980). С возрастом количество жидкости уменьшается до 1,1 мл. У взрослых животных, уже переставших расти, воздушные камеры практически сухие. Решающая роль в удалении жидкости из камер принадлежит сифону. Его пористая трубка, подобно фитилю, под действием осмотического давления выкачивает из воздушных камер жидкость, которая через сифонный эпителий поступает в кровеносные сосуды и через почки выводится наружу (Denton, Gilpin-Brown, 1966; Collins, Minton, 1967; Chamberlain, 1978).

До недавнего времени большой популярностью пользовалась гипотеза, сог-

ласно которой наутилус перемещается вертикально в толще воды по принципу подводной лодки. Заполняя воздушные камеры жидкостью, он погружается, а выкачивая ее, всплывает (Bidder, 1962; Denton, Gilpin-Brown, 1966; Heptonstall, 1970; Mutvei, Reyment, 1973; Зуев, Махлин, 1979). Однако Уорд и его коллеги подвергли серьезному сомнению подобные представления. Они показали, что, во-первых, вследствие плохой проницаемости сифонной трубки процесс выкачивания жидкости из воздушных камер идет чрезвычайно медленно, со скоростью 1 мл в день, а во-вторых, раковина взрослого наутилуса содержит очень мало жидкости или не имеет ее вообще (Ward et al., 1977, 1980; Martin et al., 1978; Ward, 1979, 1980; Collins et al., 1980). Если бы наутилус использовал механизм пассивного вертикального перемещения, то он тратил бы три часа, чтобы преодолеть 100 м, в то время как при реактивном способе движения ему требуется на это только 7 мин (Chamberlain, 1981). Поэтому логичнее предположить, что наутилус всплывает и погружается, используя воронку.

Раковина наутилуса имеет разные формы окраски в зависимости от возраста животного. На юных стадиях она окрашена в однообразный светло-коричневый цвет. Позже раковина становится поперечно-полосатой, причем красновато-коричневые полосы равномерно покрывают всю поверхность. Наконец, у взрослого наутилуса цветные полосы располагаются только на фрагмоконе, а большая часть жилой камеры (особенно ее вентральная сторона) совершенно белая. Такой характер окраски хорошо маскирует наутилуса сверху (Cowan et al., 1973).

Взрослые наутилусы живут на значительной глубине (200—600 м) при относительно низкой температуре (15—16°). Днем они неподвижно лежат на дне в темных укрытиях или висят, прикрепившись щупальцами к подводным скалам. С заходом солнца наутилусы пробуждаются. В поисках пищи, вытянув щупальца, они медленно плавают около самого дна или перемещаются вверх. В лунную ночь, следуя за поднимающейся приманкой, посаженной на леску, наутилус всплывает на поверхность, где его легко можно поймать рукой (Denton, Gilpin-Brown, 1966). Новые наблюдения, проведенные с использованием телеметрии (Ward et al., 1984), показали, однако, отсутствие периодов дневного покоя у *N. belauensis*. Представители этого вида, обитающие около острова Палау, находятся в непрерывном движении, не задерживаясь подолгу на одной глубине. Днем они опускаются, а ночью поднимаются, в среднем преодолевая за сутки около 200 м по вертикали.

Питаются наутилусы раками-отшельниками, крабами, креветками, моллюсками и рыбами, используя свой мощный клюв (Saunders et al., 1978; Ward, Wicksten, 1980). Не пренебрегают они и падалью (Hamada et al., 1980).

Половой диморфизм у наутилусов выражен слабо. Самки обычно меньше самцов. Для размножения они используют теплые мелководья около берегов (глубина 10 м, температура 25—30°). Самка откладывает поодиночке 10—11 яиц, прикрепляя их щупальцами ко дну. Яйца овальные, крупные (до 40 мм), окруженные плотной оболочкой. Как в природных, так и искусственных условиях до сих пор не удалось наблюдать ранний онтогенез наутилуса. В аквариумах яйца не развиваются, вероятно, из-за низких температур, при которых живут взрослые наутилусы и не могут вызывать их яйца. Инкубационный период продолжится, по-видимому, полгодом. Как и у остальных современных головоногих, развитие наутилуса прямое. По мнению большинства исследователей, окончание эмбриональной стадии совпадает с образованием непнионического пережима при диаметре раковины 25—27 мм (Willey, 1897a, b; Шиманский, 1962; Stenzel, 1964). Предполагается, что выход из яйца сопровождается сближением перегородок. При этом одни авторы считают, что в яйце образуется раковина с семью воздушными камерами (Иванов, Стумбур, 1975; Cochran et al., 1981; Taylor, Ward, 1983), а другие полагают, что с четырьмя (Stenzel, 1964; Denton, Gilpin-Brown, 1966; Blind, 1976).

С этой точки зрения представляют интерес три молодых наутилуса, пойманных у островов Фиджи (Davis, Mohorter, 1973). Они имели раковину диаметром 23—24 мм с 8—9 перегородками, из которых две последние были сближены. Их устьевой край совпадал с непнионическим пережимом. Жилая камера занимала от четверти до трети оборота. Там же были выловлены пустые раковины с семью перегородками без признаков сближения между ними. Эти раковины еще не успели приобрести непнионический пережим. По-видимому, сближение седьмой, восьмой и девятой перегородок, действительно, коррелирует с образованием непнионического пережима. К сожалению, авторам так и не удалось выяснить, выходит ли наутилус из яйца в период образования непнионического пережима и сближения перегородок или раньше.

Свет на решение этого вопроса в какой-то мере проливают исследования сотрудников института палеонтологии Боннского университета Эйхлера и Риштедта (Eichler, Ristedt, 1966), которые использовали при изучении начальных стадий развития *N. pompilius* изотопный анализ. Они обнаружили два резких изменения в соотношении изотопов кислорода и углерода, содержащихся в раковине. Первое изменение отмечается в стенке раковины между пятой и шестой перегородками. Эта начальная стадия охватывает примерно половину оборота. Она характеризуется максимальной кривизной раковины, сетчатой скульптурой и однообразной окраской. На данной стадии образуются две-три перегородки, которые отличаются низким содержанием изотопов C^{13} и O^{18} . Второе изменение в соотношении изотопов наблюдается в стенке раковины около непнионического пережима, а также между седьмой и восьмой перегородками. Немецкие исследователи предполагают, что первое изменение связано с окончанием эмбриональной стадии, а второе — со сменой биотопа. По их мнению, из яйца выходит "личинка", имеющая раковину в пол оборота с 2—3 перегородками. Некоторое время она живет в теплом мелководье (на глубине 80—100 м при температуре 24°), а затем, достигнув определенного возраста, перемещается в более глубокие (200—300 м) и холодные воды (13—17°). На этом этапе образуется непнионический пережим одновременно со сближением седьмой и восьмой перегородок. Аналогичных взглядов на раннее развитие наутилуса придерживаются и японские авторы (Hamada et al., 1980).

Однако наблюдения, проведенные на островах Фиджи и в Новой Каледонии, показали, что молодые особи *N. pompilius* и *N. macromphalus* встречаются только на глубинах, превышающих 300 м, в то время как взрослые особи могут жить и в мелких водах (Ward, Martin, 1980). Поэтому не исключено, что раннее развитие наутилуса проходит в более глубоких и холодных водах, чем обычно принимается.

О темпах роста раковины наутилуса существуют разные мнения. Некоторые исследователи, исходя из косвенных соображений и гипотетических предположений, считают, что каждая камера образуется либо за две недели (Denton, Gilpin-Brown, 1966), либо за один месяц (Kahn. Pomrea, 1978). Прямые наблюдения над ростом наутилуса в аквариумах показали, что формирование каждой камеры продолжается от двух до четырех месяцев (Ward, 1980; Ward, Chamberlain, 1983), причем суточный прирост раковины составляет 0,15—0,25 мм. При изучении наутилусов, живущих в естественных условиях у берегов Палау, установлено, что юные особи *N. belauensis* растут со скоростью 0,1 мм, а более взрослые — со скоростью 0,04 мм в сутки (Saunders, 1983). Каждая линия роста образуется в среднем за 1,5 дня, а у молодых особей — за 6,8 дня. У половозрелых наутилусов рост практически прекращается.

Продолжительность жизни наутилусов не установлена. В морском аквариуме "Иомуриленда" (Токио) один из них прожил более года. Предполагается, что в природных условиях наутилусы могут жить либо до шести лет (Martin et al., 1978; Ward et al., 1981), либо более 20 лет (Saunders, 1983), из которых от пяти до десяти лет

падают на взрослую стадию. Если эти оценки верны, то наутилусы должны сильно отличаться по продолжительности жизни от остальных головоногих.

Почти все наутилусы обитают в тропических водах западной части Тихого океана. Их ареал протягивается от островов Самоа, Фиджи и Новая Каледония до о-ва Лусон на севере Филиппин (Stenzel, 1964). Лишь один вид *N. repertus* живет в Индийском океане около южных и западных берегов Австралии. Некоторые наутилусы, по-видимому, склонны к миграциям. Интересный опыт провели американские палеонтологи Сондерс и Спиноза (Saunders, Spinosa, 1979). У берегов Палау (Каролинские острова) на глубине 90—215 м они выловили живых наутилусов, пометили их и там же снова пустили в воду. Восемь из этих меченых наутилусов были пойманы через 5—11 месяцев на поверхности океана около тех мест, где их выпустили. Четырех наутилусов выловили 10—12 месяцев спустя у тех же островов Палау, но в 40—150 км от исходных пунктов. Скорость передвижения этих путешественников составляла 0,11—0,45 км в день. По другим наблюдениям (Ward et al., 1984), один из наутилусов проплыл вдоль рифов у берегов Палау 16 км за 10 дней. Только в очень редких случаях наутилусы покидают пределы своего ареала. Так, весной 1978 г. живая, почти взрослая самка *N. pompilius* была поймана в зал. Кагосима, у южного берега о-ва Кюсю (Hamada et al., 1980), т.е. в 2000 км от мест своего обитания. По-видимому, случайно ее занесло сюда теплое течение Куроисио.

Площадь распространения мертвых наутилусов значительно больше. Их пустые раковины встречаются на береговых отмелях островов Кермадек, Новой Зеландии и юго-восточной Австралии, Тайваня, островов Окинава, Кюсю и Хонсю, Кокосовых островов, ряда островов Бенгальского залива и даже Мадагаскара, т.е. в 6000 км от Филиппинского моря — одного из основных районов обитания ныне живущих наутилусов (Stenzel, 1964; Hamada, 1966, 1977; Toriyama et al., 1966; Teichert, 1970). Такой обширный некропланктонный дрейф этих головоногих связан с направлением основных океанических течений. Во время плавания пустых раковин на их поверхности, а чаще внутри жилой камеры, успевают поселиться различные обрастающие организмы: мшанки, устрицы, спирорбисы, серпулы и баянусы (Hamada, 1966). Раковина наутилуса, пойманного у островов Палау, помеченного и снова выпущенного живым там же в воду, была обнаружена пустой через 138 дней в Хосе-Абад-Сантосе на филиппинском о-ве Минданао, т.е. в 1000 км от исходной точки своего путешествия (Saunders, Spinosa, 1979). Подхваченная течением, эта раковина дрейфовала со скоростью 7 км в день. По-видимому, такой длительный дрейф является исключением. Вне ареала наутилуса его пустые раковины встречаются довольно редко. Так, за 120 лет на японских островах зафиксированы находки всего лишь около 40 раковин (Hamada et al., 1980). По-видимому, в большинстве случаев после смерти наутилуса раковина быстро освобождается от мягкого тела вместе с частью сифонного тяжа, но не успевает всплыть на поверхность, так как ее воздушные камеры через пористую сифонную трубку заполняются водой. Раковина становится тяжелой и погружается на дно (Weaver, Chamberlain, 1976; Chamberlain et al., 1981).

Опыты показывают (Reyment, 1958), что пустая раковина *N. umbilicatus* быстро заполняется водой и опускается на дно. Более инволютная раковина *N. pompilius* может долгое время плавать в вертикальном положении у поверхности воды. Однако в этих опытах не учтен глубоководный характер наутилуса, раковина которого после смерти, находясь в условиях высокого гидростатического давления, быстро заполняется водой и не может всплыть на поверхность. Таким образом, после смерти наутилусы, как правило, остаются в пределах своего ареала. Представление о широком и обязательном некропланктонном дрейфе спирально свернутых раковин головоногих моллюсков, проникшее даже в общие руководства по палеонтологии (Рауп, Стэнли, 1974), является одним из глубоко укоренившихся заблуждений.

Первые опыты по выяснению степени плавучести аммоноидей провел Шмидт (Schmidt, 1930). Для этой цели он использовал различные модели, имитирующие раковины четырех видов мезозойских аммоноидей, в том числе двух цератитов. Поместив свои модели в струю воды, Шмидт определил степень сопротивления каждой из них. Опыты показали, что наибольшей обтекаемостью обладают узкоумбональные сдавленные формы, а наименьшей — широкоумбональные раковины. Однако самыми активными пловцами Шмидт считал аммоноидей с узкоумбональной вздутой раковиной, предполагая, что они имели более крупную воронку, чем оксиконы.

Четверть века спустя подобные же опыты с гипсовыми слепками аммоноидей повторили Каммел и Ллойд (Kummel, Lloyd, 1955). Они нашли, что наименьший коэффициент торможения среди 20 изученных ими видов имеют инволютные гладкие и эволютные, сильно уплощенные раковины. Несколько большим коэффициентом торможения обладают эволютные вздутые раковины. Самый большой коэффициент торможения, как и следовало ожидать, отмечается у эволютных, богато скульптурированных форм. Таким образом, наилучшими пловцами были, по-видимому, аммониты с инволютными гладкими раковинами, а наихудшими — эволютными раковинами, несущими ребра и бугорки.

Особенно широкий размах получили опытные исследования гидромеханической конструкции ископаемых головоногих в последние годы. Для этой цели используются плексигласовые модели различных раковин аммоноидей (Chamberlain, 1969). Новые эксперименты подтвердили основные результаты прежних исследований. Они показали, что величина коэффициента торможения зависит в первую очередь от ширины оборотов и диаметра умбо. Самый низкий коэффициент торможения (0,2) имеют инволютные оксиконы, а самый высокий (1,1) — эволютные кадиконы (Chamberlain, 1976, 1981). Между ними в порядке увеличения этого коэффициента стоят широкоумбональные оксиконы (0,25—0,30), наутилоны (0,48), литоцератиты (0,50) и серпентиты (0,54). Судя по расчетам, скорость плавания аммоноидей с оксиконовой раковиной была немногим более 1 км/час, а с кадиконной раковиной — 0,36 км/час. Таким образом, самые быстрые аммоноидеи по скорости плавания, должно быть, уступали пелагическим кальмарам в 4—8 раз, а рыбам — в десятки раз.

Кроме геометрии раковины, на скорость движения аммоноидей определенное воздействие, по-видимому, оказывали и некоторые другие факторы. Как и наутилусы, аммоноидеи при плавании, вероятно, тоже ритмично раскачивались, что должно было вызывать в какой-то степени тормозящий эффект. Напротив, периодические вытягивания тела из устья придавали им более обтекаемую форму и в среднем на 12%, как показывают опыты, могли уменьшить коэффициент торможения (Chamberlain, 1980). Более осязаемое влияние на плавучесть аммоноидей оказывала скульптура. Грубый рельеф на поверхности раковины почти на треть увеличивает коэффициент торможения по сравнению с гладкой моделью аналогичной формы. Напротив, тонкие ребра, высота которых по отношению к диаметру раковины составляет до 1%, уменьшают этот коэффициент на 25—36%. В данном случае скульптура способствует превращению ламинарного пограничного потока воды, омывающего раковину, в турбулентный при наименьшей скорости плавания.

Другая серия опытов, которую осуществил Реймент (Mutvei, Reument, 1973; Reument, 1973, 1980), была направлена на выяснение плавучести и положения в воде пустых раковин аммонитов. Эксперименты с пластиковыми моделями умеренно эволютных цератитов (Ceratites, Discoceratites, Acanthoceratites) показали, что по сравнению с раковиной наутилуса они меньше погружаются в воду, т.е. обладают большей плавучестью. Чтобы модель раковины цератита целиком погру-

зилась в воду, необходима нагрузка, втрое превышающая усилия, требующиеся для погружения раковины наутилуса. Положение в воде сильно эволютных раковин (серпентиконов) зависит от длины жилой камеры. Модель раковины *Dactyloceras* с жилой камерой, занимающей $7/8$ оборота, плавает на боку, оставаясь на поверхности, а с камерой в $1,3$ оборота занимает вертикальное положение и значительно погружается в воду, как раковина наутилуса. В целом опыты показали, что относительная плавучесть раковины увеличивается вместе с ростом ее эволютности и уменьшением длины жилой камеры.

Один из выводов Реймента (Mutvei, Reyment, 1973) сводился к тому, что у эволютных аммоноидей при жизни более половины камер последнего оборота и, вероятно, все нижние камеры предыдущего оборота были заполнены жидкостью для поддержания нейтральной плавучести в толще воды. Это заключение оспорил Вестерман (Westerman, 1975a), который показал, что в расчетах Реймента допущена ошибка. Чтобы цератит находился в состоянии нейтральной плавучести, ему достаточно было заполнить жидкостью только 10—15% (а не 26—31%) общего объема фрагмокона, т.е. от одной до трех последних камер. По-видимому, следует признать неправильными и расчеты Хептоншталла (Heptonstall, 1970), который полагал, что у аммонитов жидкость могла занимать до половины объема фрагмокона. В этой связи представляют интерес последние опыты Реймента (Reyment, 1980). Они показывают, что наиболее устойчиво плавают вздутые эволютные кадиконы. Гладкие кадиконы плавают в вертикальном положении как с пустым фрагмоконом, так и с заполненными водой одной—тремя воздушными камерами. Кадиконы с грубыми вентролатеральными бугорками сохраняют плавучесть и тогда, когда у них заполнены четыре камеры. Инволютные оксиконы становятся устойчивыми лишь после того, как три последние камеры фрагмокона заполняются водой. Эволютные серпентиконы сохраняют горизонтальное положение до тех пор, пока не заполнится водой четвертая камера фрагмокона. Тогда они принимают вертикальное положение. Гладкие кадиконы и оксиконы погружаются на дно после заполнения водой их четвертых камер, а скульптурированные кадиконы и серпентиконы — после заполнения пятых камер.

Математические расчеты, проведенные недавно на условной модели с целью выяснения способности аммонитов к парению в воде (Ebel, 1983), показали, что раковины этих головоногих были слишком тяжелыми для свободного плавания.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ

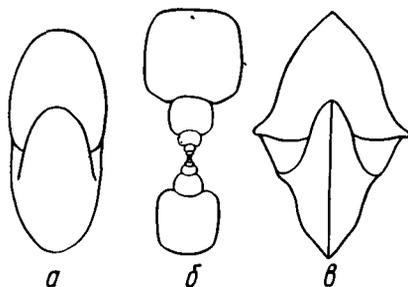
Морфофункциональный анализ давно рассматривается специалистами как один из важнейших путей, ведущих к пониманию образа жизни вымерших организмов. Я остановлюсь на характеристике лишь некоторых особенностей раковины триасовых аммоноидей и попытаюсь оценить их функциональное значение.

Форма и размеры раковины. Взрослая раковина триасовых аммоноидей состоит обычно из 6—8 оборотов, но иногда число их может достигать 9—10 (например, у просфингитов и парапаноцератид). Первый оборот, как правило, имеет эллипсовидное сечение. Он образует широкоумбональную раковину с первичным пережимом. На последующих стадиях онтогенеза форма раковины и сечение оборотов обычно меняются в той или иной степени. Раковина становится более инволютной, а сечение оборотов принимает овальную, прямоугольную или треугольную форму (рис. 90). Широкоовальные и округленные обороты с инженерной точки зрения представляют наиболее прочные конструкции, выдерживающие высокие внешние давления. Именно такую форму оборотов имеет глубоководный наутилус. Обороты иной формы нуждаются в дополнительных укреплениях. Этой цели у аммоноидей служат ребра и перегородки. В некоторых

случаях на вентральной стороне образуется киль или борозда. Порой эти элементы выступают в различных сочетаниях: киль, окруженный с обеих сторон бороздами (тропитацей), или два кия, разделенные бороздой (трахицератацей). Образование их направлено на обеспечение сохранности сифона. Киль, кроме того, придает раковине более обтекаемую форму. Возможно, он помогал животному занимать устойчивое положение при погружении в мягкий песок или ил (Westermann, 1971).

На терминальной стадии развития форма раковины иногда претерпевает значительные модификации, особенно хорошо заметные на оксиконах и сфероконах. Они выражаются в том, что на этой стадии исчезает киль и вентральная сторона становится округленной, как у анизийских арктохунгаритов. У сфероконов часто уменьшается высота и ширина взрослой жилой камеры по сравнению с остальными оборотами, в результате чего раковина становится более эволютной и, по-видимому, более устойчивой. Подобные изменения можно видеть у некоторых колумбитид, парананнитид, искулитид, тропитид, халоритид, дидимитид и лобитид.

Рис. 90. Формы поперечного сечения взрослого оборота у триасовых аммоноидей
 а — овальное (*Ptychites*), б — прямоуголь-
 ное (*Tirolites*) в — треугольное (*Otoceras*)



Устьевой край на раковинах аммоноидей сохраняется довольно редко. О его характере можно судить по струйкам роста. У большинства триасовых аммоноидей устье очень простое. Оно образует небольшой вентральный выступ (ростр) и неглубокие боковые синусы. Исключение из этого правила, насколько мне известно, составляют лишь *Metadagnoceras* (Tozer, 1965b), *Nordophiceras* и *Karangatites* (Захаров, 1978), у которых струйки роста на последнем обороте образуют вместо ростра вентральный синус. В некоторых случаях наряду с вентральным ростром или синусом наблюдаются слабые боковые выступы. Функциональное назначение ростра у мезозойских аммоноидей не поддается объяснению. Он должен был мешать оперативному действию воронки в той ее форме, в какой она известна у ныне живущего наутилуса. Возможно, справедливо предположение Шмидта о двураздельном характере воронки у цератитов. Очертания струек роста, по-видимому, меняются в онтогенезе. Так, у *Keyserlingites* прослеживаются изменения на разных стадиях роста от вентрального выступа к синусу, а от него снова к выступу (Захаров, 1978). Иногда удается наблюдать пережим, отделяющий устье от остальной части жилой камеры. Лишь в редких случаях у триасовых аммоноидей образуется более сложный устьевой край. Примером может служить *Arcestes*, у которого устьевое отверстие заметно сужено с вентральной и боковых сторон.

Размеры раковины у триасовых аммоноидей варьируют в значительных пределах: от 6—13 мм у *Nannites* до 550 мм у *Hedenstroemia* и *Sturia*. К числу карликовых форм, кроме наннитов, принадлежат также *Tardeceras* (10 мм), *Paraganides* (10 мм), *Microtropites* (11 мм), *Vadiotites* (12 мм), *Glyphidites* (13 мм), *Homertites* (15 мм) и *Cogoceras* (15 мм). Ряд гигантских аммоноидей, возглавляемых хеденстремией и стурией, образуют *Pinascoceras* (400 мм), *Paranorites* (400 мм),

Arctoceras (350 мм), Arcestes (300 мм), Epigymnites (300 мм), Flemingites (290 мм), Clypeoceras (290 мм), Discoptychites (260 мм), Otoceras (250 мм), Proptychites (250 мм), Paratibetites (240 мм), Joannites (215 мм), Hypocladiscites (210 мм), Vavilovites (200 мм) и Ptychites (200 мм). Подавляющее большинство триасовых аммоноидей имело раковины диаметром от 40 до 80 мм. Крупные животные, вероятно, легче выдерживали сильные волнения в море.

На фоне нормально свернутых аммоноидей резко выделяется необычной формой своей раковины небольшая группа рэтских гетероморф — полуразвернутых (*Choristoceras*, до 35 мм), прямых (*Rhabdoceras*, длиной 50—80 мм), винтообразно изогнутых (*Peripleurites*, до 45 мм; *Vandaites*, около 35 мм) и башенковидных (*Cochloceras*, высотой немногим более 20 мм). Вряд ли животные с такой раковиной могли быть хорошими пловцами. По-видимому, они вели преимущественно бентосное существование.

Скульптура. Столетие назад Мойсисович (*Mojsisovics*, 1882b) разделил всех триасовых аммоноидей на две группы: трахиостраковую (со скульптурой) и лейостраковую (с гладкой раковиной). Первая группа более многочисленная. На ее долю приходится 3/4 всех родов. Скульптура триасовых аммоноидей поражает своим разнообразием. Это могут быть прямые или изгибающиеся, простые или раздваивающиеся поперечные ребра, которые либо пересекают вентральную сторону, либо прерываются на ней. Иногда развивается продольная (спиральная) ребристость, особенно хорошо выраженная у стуриид и кладисцитид. Широко распространены среди триасовых аммоноидей различные формы бугорков, которые могут быть умбональными, боковыми или вентролатеральными. Порой бугорки превращаются в острые шипы. У крупного экземпляра *Tirolites gossicus* из тарталинской свиты Мангышлака я наблюдал вентролатеральные шипы длиной около 30 мм, что составляет почти четверть его диаметра. Во многих случаях ребра и бугорки выступают вместе в различных сочетаниях. Иногда на поперечных ребрах сидят многочисленные бугорки, образующие спиральные ряды. Особенно сильно развита скульптура у цератитид, клионитид, циртоплеуритид, тропитид и халоритид.

Бакмен в 1892 г. на примере юрских аммоноидей попытался установить связь между формой раковины и характером скульптуры. Он пришел к выводу, что наиболее грубая скульптура обычно украшает раковины с широким умбо и вздутыми оборотами. Позже Вестерман (*Westermann*, 1971) распространил эту зависимость на всех мезозойских аммоноидей и назвал ее "первым законом сопряженного изменения Бакмена". Действительно, чаще всего наиболее сильно выражена скульптура у вздутых, обычно эволютных раковин. Но можно найти исключения. Например, инволютные, уплощенные раковины сиренитид и тибетитид несут хорошо развитые ребра и бугорки. Поэтому лучше говорить о правиле, а не о законе Бакмена.

Какова функциональная роль скульптуры у аммоноидей? Во-первых, она служила, очевидно, средством укрепления раковины, защищая ее либо от гидростатического давления (*Spath*, 1919), либо, что более вероятно, от врагов или ударов о каменистое дно (*Westermann*, 1971; *Ward*, 1981); во-вторых, она могла регулировать плавучесть, придавая устойчивость раковине (*Teichert*, 1967); в-третьих, она, возможно, маскировала раковину (*Cowen et al.*, 1973); в-четвертых, тонкая скульптура понижала коэффициент торможения и способствовала большей гидродинамической эффективности раковины (*Chamberlain*, *Westermann*, 1976).

Перегородка и лопастная линия. Поверхность перегородки триасовых аммоноидей имеет неровный рельеф, образованный чередованием выпуклых и вогнутых складок, которые обычно расположены радиально. Внешний край ее образует лопастную линию, которая обладает различной степенью сложности. У большинства триасовых аммоноидей лопастная линия цератитовая (отоцератины, микроцератины, сагеллератины, мегафиллитины, многие цератитины

и птихитины). У пинакоцератин и арцестин она аммонитовая, у цельтитацей и хористоцератацей — гониатитовая, причем у последних линия достигает крайней степени упрощения, становясь четырех- или трехлопастной.

Некоторые исследователи усматривали прямую коррелятивную связь между характером лопастной линии и формой поперечного сечения оборотов (Pfaff, 1911; Arkell et al., 1957). Однако их вывод не получил поддержки, поскольку аммоноидеи с одинаковой формой оборотов могут иметь совершенно различные перегородки и лопастные линии (Westermann, 1958; Руженцев, 1960). Более устойчивой выглядит обратная связь между проявлением ребристости и степенью рассеченности лопастной линии. Она выражается в том, что скульптурированные раковины в целом имеют простую лопастную линию, а гладкие — сложную. В общей форме подобная корреляция усматривается среди триасовых аммоноидей. Самая простая линия характерна для скульптурированных гетероморф (хористоцератацей), а самая сложная — для гладкораковинных пинакоцератид. Вестерман (Westermann, 1971) условно назвал эту зависимость между скульптурой и лопастной линией "вторым законом сопряженного изменения Бакмена", предполагая, что указанный английский ученый первым обратил на нее внимание в 1892 г. Однако десятию годами раньше Мойсисович (Mojsisovics, 1882b) подчеркнул, что трахиостраковые (скульптурированные) аммоноидеи имеют более простую лопастную линию, чем лейостраковые (гладкораковинные). Поэтому более справедливым кажется назвать корреляцию между скульптурой и лопастной линией правилом сопряженного изменения Мойсисовича.

Усложнение рельефа перегородки и рисунка лопастной линии у аммоноидей объясняется различными причинами, как механическими, так и физиологическими. Наиболее популярная гипотеза приписывает это усложнение целям укрепления стенки фрагмокона и самой перегородки против внешнего давления (Pfaff, 1911; Spath, 1919; Руженцев, 1946; Westermann, 1958, 1971, 1975b; Чернов, 1961; Рауп, Стэнли, 1974; Seilacher, 1975). Ее противником в настоящее время является Байер (Baeyer, 1978). Он считает, что перегородки не могут рассматриваться как опорные конструкции, укрепляющие раковину, поскольку во время роста наблюдаются сильные колебания межперегородочных расстояний, которые не связаны с формой раковины. Вторая гипотеза связывает усложнение перегородки с более прочным прикреплением к ней мягкого тела. Лопасты и седла рассматриваются в этом случае как места прикрепления или контуры мускулов и связок (Spath, 1919; Попов, 1959; Blind, 1975; Иванов, 1979). Однако никакие следы прикрепления мускулов не обнаружены на перегородках аммоноидей. Сторонники третьей гипотезы считают, что усложнение перегородки было направлено на увеличение общего веса раковины с целью регулирования ее плавучести (Reyment, 1958; Teichert, 1967). Эта точка зрения кажется несостоятельной, поскольку вместе с усложнением перегородки уменьшается толщина ее зубчатого края, так что вес раковины остается, возможно, без изменения.

Из гипотез, объясняющих усложнение перегородки физиологическими причинами, я приведу две. Одна из них связывает складчатость перегородки с отражением задней поверхности мантии, увеличение которой должно было способствовать более эффективному дыханию или выделению жидкости и газа (Newell, 1949). Подобный механизм, однако, у современных головоногих не известен. Кроме того, складчатость заднего края мантии в данном случае должна была равномерно затронуть всю поверхность перегородки, а не только ее края. Другая гипотеза объясняет усложнение перегородки необходимостью увеличения способного увлажняться конхиолинового слоя, покрывающего поверхность перегородок (Mutvei, 1967). Предполагается, что в этом случае механизм удаления жидкости из камер был бы более эффективным и, следовательно, более совершенным было бы регулирование плавучести. Хотя у аммоноидей камеры фрагмокона, вероятно, и в самом деле выстилались органической пленкой (Schindewolf,

1967; Bayer, 1975), однако складчатые перегородки невыгодны, поскольку они удлиняют путь движения жидкости к сифону (Westermann, 1971).

Таким образом, гипотеза, связывающая складчатость перегородки и расщепление лопастной линии с потребностью укрепления раковины против гидростатического давления остается наиболее правдоподобной.

ТАФОНОМИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ

Единой сводки по тафономии триасовых аммоноидей, к сожалению, еще нет. Создание ее — дело будущего. Отдельные сведения об условиях захоронения цератитов можно найти в многочисленных стратиграфических и палеонтологических работах регионального характера. Краткий обзор 47 из них четверть века назад составил Каммел (Kummel, 1957c). К приведенному им списку я хотел бы добавить еще несколько публикаций, которые увидели свет уже после упомянутого обзора. В них рассматриваются обстановки осадконакопления и условия захоронения аммоноидей в нижнем триасе Айдахо и прилегающих территорий на западе США (Kummel, 1957b), в среднем триасе Тессинских Альп Швейцарии (Zorn, 1971; Kuhn-Schwyder, 1974), раковинном известняке германского бассейна (Müller, 1950, 1955, 1956, 1959; Seilacher, 1963, 1966, 1968, 1971; Voßmerbäumer, 1972; Düringer, 1982), кассианских слоях Доломитов (Fürsich, Wendt, 1977), халльштаттских известняках Югославии и Греции (Wendt, 1970, 1973), дахштайнских известняках Северных Альп (Zankl, 1969) и верхненорийской формации Габбс Невады (Laws, 1982). Из работ отечественных авторов следует отметить монографии Захарова (1968, 1978), Архипова (1974), Дагиса и Ермаковой (1981), в которых значительное внимание уделено условиям захоронения триасовых аммоноидей Сибири и Дальнего Востока.

Триасовые аммоноидеи встречаются практически во всех типах нормально морских осадочных отложений. Исключение составляют лишь грубообломочные песчаники, конгломераты и рифовые известняки, в которых они либо неизвестны, либо крайне редки.

В Тетической области большинство местонахождений триасовых аммоноидей связано с карбонатными породами, а в Бореальной и Нотальной областях они приурочены, как правило, к терригенным отложениям. В этом факте нашла свое отражение климатическая зональность, обусловившая в первую очередь различный характер триасового осадконакопления на нашей планете.

Другая особенность, уже давно подмеченная Мойсисовичем (Mojsisovics, 1882b, 1896) и Динером (Diener, 1895), заключается в том, что гладкораквинные цератиты доминируют в красных известняках с низким содержанием глини, а скульптурированные формы — в серых и черных, более глинистых разностях. Так, в халльштаттских известняках Северных Альп преобладают лейостраки, а в разновозрастных глинистых венгенских и кассианских слоях Южных Альп господствуют трахиостраки. В среднетриасовых красных известняках экзотических утесов Тибета основной фаунистический фон составляют лейостраки, а в более глинистых серых известняках Гималаев — трахиостраки. Эти различия скорее всего связаны с фаціальными особенностями местонахождений. Аммоноидеи с гладкими раковинами обычно рассматриваются как обитатели открытого и более глубокого моря (Diener, 1912b; Kummel, 1954; Ziegler, 1967).

В триасовых отложениях порой встречаются захоронения очень мелких цератитов. Их малорослость может иметь различные причины (Mancini, 1978). Это могут быть скопления юных раковин, не успевших достигнуть взрослого состояния. Но это могут быть и захоронения настоящих карликов, задержавшихся в своем росте (Kummel, 1948). Самое известное из них находится в нижнекарнийских кассианских слоях Доломитовых Альп, из которых описано около 1000 видов

различных беспозвоночных, в том числе 400 видов гастропод. Эти слои представлены мергелями, глинистыми мергелями и мергельными известняками. Встречающиеся в них раковины цератитов (*Lobites*, *Paralobites*, *Megaphyllites*, *Proactestes*, *Badiotites*, *Daxatina*, *Trachyceras*, *Clionitites* и др.) обычно не превышают 15 мм в диаметре и лишь иногда достигают 25 мм (Ziegler, 1963). Как показал Урлихс (Urlichs, 1974), самые маленькие цератиты с признаками взрослой раковины приурочены к глинистым мергелям. Часто они пиритизированы. Размеры паралобитов в этих слоях не превышают 9 мм. В мергелях и мергельных известняках они несколько крупнее (12—14 мм). Сопутствующие гастроподы, двустворки, брахиоподы, иглокожие в кассианских слоях тоже характеризуются малыми размерами. Карликовость цератитов в рассматриваемом случае определенно связана с какими-то экологическими причинами. В свое время Фукс (Fuchs, 1871), опираясь на личные наблюдения в Мессинском заливе, предположил, что малорослость фауны объясняется ее существованием в густых зарослях морских водорослей. Возможно, она была обусловлена нехваткой пищи. На эту мысль наводят опыты над современными головоногими. Каракатицы, посаженные на "голодную диету", растут почти вдвое медленнее, чем те же животные в нормальных условиях, причем расстояния между перегородками у них сокращаются в пять раз (Voletzky, Wiedmann, 1978). Местонахождения с мелкими аммоноидеями известны также в верхнем анизици Западных Татр (Kotanski, 1973a,b), ладине Коттских Альп Италии (Michard, Sturani, 1963), карнии гор Пилиш в Венгрии (Berczine, 1969), карнии и нории Котела в Болгарии (Bakalow et al., 1958; Захариева-Ковачева, 1967, 1970), рэте Украинских Карпат (Чернов, Славин, 1971) и т.д. Все они нуждаются в серьезном тафономическом анализе.

Несмотря на свое значительное фаціальное разнообразие, все известные типы триасовых отложений с аммоноидеями являются, по-видимому, осадками шельфа, т.е. они образовались на глубинах, не превышающих 200 м, скорее всего, на сублиторали. До сих пор вызывает споры лишь батиметрическая оценка халльштаттских известняков, распространенных исключительно в области Тетиса. В прошлом многие исследователи считали их отложениями батинальных глубин моря (от 400 до 2000 м). Динер (1934) рассматривал халльштаттские известняки как фораминиферовые осадки, которые могли отлагаться на разных глубинах, но лишь в обстановках, исключающих приток терригенного материала. Однако большинство современных авторов считает их образованиями неритической зоны моря, допуская для них глубины не более 100—200 м (Zapfe, 1959; Zankl, 1967; Wendt, 1973). Об этом свидетельствуют строматолиты, встречающиеся в халльштаттских известняках Боснии, условия захоронения головоногих и географическая обстановка того времени (Wendt, 1973). По-видимому, халльштаттские известняки образовались в открытых бассейнах, имевших свободное сообщение с океаном Тетис. Непрерывная циркуляция воды поддерживала на дне этих бассейнов окислительную обстановку, в которой формировался гематит, придающий красный цвет халльштаттским известнякам. Напротив, многие серые и черные цефалоподовые известняки, часто с признаками битуминозности, отлагались, вероятно, в полузамкнутых бассейнах, отделенных от океана барьерными рифами или порогами (Tozer, 1971a).

Раковины триасовых аммоноидей местами образуют скопления, характеризующиеся большим таксономическим разнообразием. Например, из тропитового известняка Бианса в Гималаях мощностью всего лишь около 1 м описано более 50 родов цератитов, распространенных от верхнекарнийской зоны *subbullatus* до средненорийской зоны *tasae*. Таким образом, этот маломощный известняк включает восемь зон. Другим примером может служить линза с *Lobites ellipticus* в халльштаттских известняках Фойеркогеля в Австрии. Из нее известно более 55 родов аммоноидей верхнего ладина — среднего нория. Подобные скопления аммоноидей разного геологического возраста Тозер (Tozer, 1971a)

называет кладбищами. Они представляют собой результат стратиграфической конденсации. В естественных триасовых захоронениях (отдельных слоях и конкрециях) Канады число родов, по оценке Тозера, никогда не превышает 10, причем в каждом отдельном комплексе можно обнаружить раковины самой разнообразной формы: сфероконы, оксиконы, кадиконы, серпентиконы и т.д. По неопубликованным данным, подобные же соотношения справедливы для триасовых отложений США. Очевидно, такие комплексы приближаются к реальным биоценозам, в которых аммониты с различными раковинами занимали свои экологические ниши.

Интересные тафономические исследования в низовьях р. Оленек провел Захаров (1978). Он изучил более 100 конкреций, переполненных цератитами, из черных сланцев нижнетриасовой зоны *spiniplicatus*. В некоторых конкрециях были найдены раковины только одного вида, в других — различные сочетания раковин нескольких видов, причем максимальное число видов и родов в каждой отдельной конкреции не превышало четырех. Обычно в одной конкреции сочетаются раковины, близкие по форме и скульптуре (*Olenikites* и *Keyserlingites*, *Nordophiceras* и *Svalbardiceras*), но могут быть и ассоциации разных морфологических типов (*Olenikites*, *Nordophiceras*, *Sibirites* и *Keyserlingites* или *Keyserlingites*, *Arctomeekoceras* и *Boreomeekoceras*). Из этих наблюдений Захаров сделал вывод, что комплексы ископаемых в конкрециях отражают некроценозы отдельных участков моря и что аммоноидеи вели придонный образ жизни.

В триасовых отложениях юга СССР известны различные типы захоронения аммоноидей. Обычно они приурочены к прослоям или линзам известняков, реже встречаются в конкрециях (например, в аликагарской свите Дарваза и сахрайской серии Северо-Западного Кавказа) или песчаниках (васмикухской свите Дарваза). В ряде случаев захоронения практически состоят из раковин лишь одного рода. Таковы нижнетриасовые дорикранитовые слои Большого Богдо и Мангышлака, анизийские мегафиллитовые и смитоцеровые слои Северо-Западного Кавказа. В этих слоях среди сотен и тысяч раковин руководящих родов можно встретить лишь одну или две раковины какого-либо другого рода. Очевидно, в триасовых морях цератиты порой составляли огромные стаи, массовая смерть которых, вероятно, наступала после нереста. Однако чаще в линзе или одном слое известняков встречается целый комплекс разнообразных цератитов. Так, в слое 28 (мощностью 9 см) тарталинской свиты около колодцев Долнапа на Мангышлаке обнаружены представители семи родов: *Tirolites*, *Kashmirites*, *Columbites*, *Albanites*, *Manгыshlakites*, *Pseudosageceras* и *Procarnites*. Особенно богатый оказался здесь слой 40 (мощностью 10 см), из которого собраны 1123 раковины девяти родов. Количественно они распределяются следующим образом: *Albanites* — 450 (40%), *Dinarites* — 419 (37,3%), *Columbites* — 175 (15,6%), *Kazakhstanites* — 24 (2,1%), *Pseudosageceras* — 21 (2%), *Leiophyllites* — 16 (1,4%), *Procarnites* — 8 (0,7%), *Tirolites* — 6 (0,5%) и *Khvalynites* — 4 (0,4%). Из приведенного списка видно, что подавляющую часть (92,9%) этого комплекса составляют раковины трех родов: *Albanites*, *Dinarites* и *Columbites*. Остальные шесть родов занимают в нем по числу раковин подчиненное положение. Вместе с аммоноидеями в указанном слое встречаются редкие наутилоидеи, двустворки и брахиоподы. По простиранию этот слой постепенно превращается в брахиоподовый ракушечник, в котором исчезают как аммоноидеи, так и двустворки. В некоторых слоях тарталинской свиты вместе с аммоноидеями обнаружены кости амфибий. В тюрупинской серии с ними найдены остатки плауновидных — плевромей.

Обычно раковины цератитов занимают в слое горизонтальное положение. Однако в дорикранитовых слоях Мангышлака они иногда располагаются под разными углами к плоскости напластования, вплоть до прямого. Расчеты и опыты показывают, что вертикальное захоронение аммоноидей возможно на глубине, не превышающей 10 м (Raup, 1973). В более глубоком бассейне высокое гидро-

статическое давление приводит к заполнению фрагмокона водой и вытеснению газа из воздушных камер, в результате чего раковина, достигнув дна, опрокидывается на бок.

К числу интересных триасовых местонахождений относится гора Большое Богдо. Она примечательна тем, что здесь в зеленовато-серых глинах и светло-серых известняках богдинской свиты вместе с цератитами, двустворками и остракодами встречаются зубные пластинки двоякодышащих рыб, кости лабиринтодонтов и остатки плевромей (Ефремов, 1928; Мазарович, 1939; Липатова и др., 1972; Мовшович, 1977). В конце раннего триаса здесь располагалась мелко-водная бухта, вероятно, достаточно изолированная от Тетиса. Реки сносили в нее трупы позвоночных и остатки наземных растений. На илистом дне этой бухты, по-видимому, в какой-то мере опресненной, жилы преимущественно мелкие и довольно однообразные двустворки, в основном митилусы и аноднтофоры. Иногда они образуют "ракушечные мостовые". Среди цератитов безраздельно господствуют дорикраниты. Они представлены исключительно ядрами, воздушные камеры которых обычно пустые, а жилые камеры заполнены вмещающей породой. Лучше всего дорикраниты сохраняются на поверхности известняковых прослоев. Одной стороной, правой или левой, они прочно прикрепляются к известнякам, наполовину погружаясь в них. Другая сторона раковины покрыта глинами и почти без препарирования легко освобождается от них. Хорошая сохранность ядер говорит об отсутствии длительного посмертного переноса и спокойных условиях захоронения. По-видимому, дорикраниты жили в богдинской бухте или же их раковины после смерти животных были принесены сюда течением из прилежащих более глубоких частей моря. Как большая редкость в сообществе дорикранитов встречаются тиролиты.

Теперь следует подвести некоторые итоги. Все факты, рассмотренные выше, позволяют сделать вывод, что триасовые аммоноидеи, подобно современному наутилусу, были придонными животными, обитателями морей с нормальной соленостью. Используя воронку, они медленно плавали в поисках пищи, которой им служили главным образом мелкие бентосные организмы и падаль. Цератиты с грубо скульптурированными раковинами, преобладавшие среди триасовых аммоноидей, жили, по-видимому, на верхней сублиторали, ближе к берегу, в довольно беспокойной обстановке. Ребра и бугорки спасали их от врагов и предохраняли от ударов. Аммоноидеи с гладкой раковиной и сложной лопастной линией были обитателями более глубокого и открытого моря. Они тяготели к нижней сублиторали. Эти формы обладали несколько лучшей плавучестью. Стабильная обстановка была, вероятно, залогом их сравнительно медленной эволюции. Немногочисленные триасовые гетероморфы вели, по всей вероятности, исключительно бентосный образ жизни (Wiedmann, 1969, 1973b; Dietl et al., 1978). Их жесткой конкуренцией, вероятно, объясняется почти полное отсутствие гастропод в верхне-норийских (рэтских) отложениях Невады (Laws, 1982). Широкое расселение гетероморф, как и всех аммоноидей вообще, происходило, очевидно, на ранней планктонной стадии развития, получившей название "аммонителлы" (Друщиц, Хиами, 1970). Подхваченные сильными океанскими течениями, они разносились по всем морям земного шара.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ

Основы морской палеозоогеографии столетие назад заложил Неймайр. В своих реконструкциях он опирался на распределение юрских аммоноидей Европы. Для триасовых морей первые наброски зоогеографического районирования были сделаны Мойсисовичем (Mojsisovics, 1886, 1896), который различал Средиземноморскую, Индийскую и обширную Арктическо-Тихоокеанскую провинции. Однако эти новаторские исследования не получили должного признания среди современников. Многие специалисты встретили их с большими сомнениями и оговорками. При том уровне палеонтологической изученности они считали подобные исследования преждевременными и недостаточно обоснованными. Последней попыткой рассмотреть зоогеографию триасовых морей явилась в тот период работа Динера (Diener, 1916a), в которой были выделены четыре области: Бореальная, Средиземноморская, Гималайская и Андийская.

Новый интерес к палеозоогеографическим исследованиям пробудился лишь полвека спустя. В немалой степени этому способствовал своей известной монографией Аркелл (1961), который проследил зоогеографические изменения на протяжении юрского периода. Большое стимулирующее воздействие оказали на палеозоогеографию идеи новой глобальной тектоники и заметные успехи современной зоогеографии. В наши дни палеозоогеография как наука, по существу, переживает процесс своего второго рождения. Идет разработка ее методов и принципов зоогеографического районирования. Как во всякой формирующейся науке, в ней особенно много нерешенных и спорных вопросов.

В частности, нет единства во взглядах на принципы палеозоогеографического районирования. Ранг зоогеографических подразделений (зоохорионов), как правило, определяется степенью эндемизма их фаун, причем существуют разные способы оценки этого эндемизма. Количественный метод хорологического анализа связан с определением индексов (коэффициентов) фаунистического сходства. Как наиболее простой обычно используется при этом индекс Симпсона, который рассчитывается в процентах по формуле $N_1/C \times 100$, где C — число таксонов, общих для сравниваемых фаун, а N_1 — число таксонов в меньшей из фаун (Kummel, 1969; Ross, 1974). Если индекс сходства на родовом уровне составляет 0—50%, то сравниваемые комплексы относятся к разным областям, при индексе 51—75% они принадлежат к разным провинциям, при большем сходстве они находятся в пределах одной провинции (Gordon, 1976). При качественном методе ранг хориона определяется уровнем эндемичного таксона. Например, эндемичные виды характеризуют зоогеографические провинции, эндемичные роды и семейства — области и т.д. Именно этим методом я пользуюсь при зоогеографическом районировании триасовых морей.

По современным представлениям, которые своими корнями уходят к идеям Вегенера, в начале триаса существовал единый гигантский материк Пангея, со всех сторон окруженный океаном Панталасса (Диц, Холден, 1974). С востока в этот материк глубоким клином вдавался огромный залив — океан Тетис, замыкавшийся около Гибралтара (рис. 91). В северной части Пангеи располагался бореальный залив Синус Бореалис. Южный залив Тетиса — Синус Австралис — отделял Индию от Австралии. Вероятно, в среднем триасе Пангея раскололась на два больших материка — Лавразию и Гондвану. В результате Тетис протянулся между ними до другого края Панталассы.

Морские триасовые отложения приурочены к трем крупным регионам земного шара. Они широко распространены в Арктике и прилегающих районах, вдоль Тихоокеанского кольца и по всей зоне Тетиса. Небольшие выходы морских нижнетриасовых отложений известны в северной части Мадагаскара и на западе

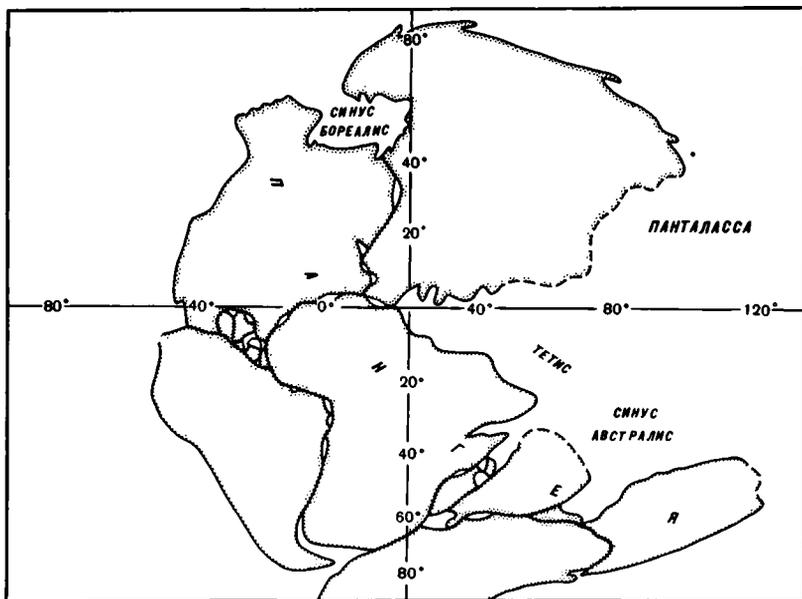


Рис. 91. Предполагаемое положение континентов в начале триаса (Диц, Холден, 1974)

Австралии. По-видимому, сюда в раннем триасе протягивались рукава Тетиса. Вдоль берегов современной Атлантики и в осадочном чехле, покрывающем ее базальтовое ложе, морские триасовые отложения отсутствуют. Из этого факта следует вывод, что в триасе Атлантического океана еще не было (Дю-Гойт, 1963; Harland, 1966; Sutton, 1968; Диц, Холден, 1974). На остальной территории Лавразии и Гондваны известны только континентальные и вулканогенные триасовые породы.

Современные палеонтологи придерживаются различных схем зоогеографического районирования триасовых морей. Но все они без исключения признают Тетическую и Бореальную (или Арктическую) области. Со среднего триаса намечаются неясные контуры Нотальной (или Маорийской, Антибореальной, Австральной) области, охватывающей Новую Зеландию и Новую Каледонию (Дагис, 1974, 1976; Дагис и др., 1979; Дагис, Шевырев, 1981). Многие авторы различают еще Тихоокеанскую область (Бурий, Жарникова, 1977; Худoley, 1981) или Западнотихоокеанскую и Восточнотихоокеанскую области (Kummel, 1969, 1973b; Tozer, 1971a, 1981b). Выделение этих меридионально вытянутых хорионов в таком высоком ранге кажется мне неоправданным, поскольку они не вяжутся с общим принципом широтного районирования. Тихоокеанские комплексы триасовых аммоноидей легко распределяются между Тетической, Бореальной и Нотальной областями. В палеозоогеографической схеме Захарова (19776) все эти области получили ранг поясов, а Западнотихоокеанская и Восточнотихоокеанская области вошли в состав Тетического пояса.

Наибольшим разнообразием отличается биота Тетиса. Она охватывает почти 90% родового состава триасовых аммоноидей. Лишь около 20% всех родов, известных в триасе, падает на долю бореальных аммоноидей. 46 родов (менее 1%) являются космополитами. Сокращение таксономического разнообразия от экватора к полюсам, наблюдаемое в триасе, составляет характерную особенность современной морской фауны (Фишер, 1964; Pianka, 1966; Stehli et al., 1967).

Вопрос о причинах широтной дифференциации морских фаун прошлых геологических эпох вызывает много споров. В свое время Динер (Diener, 1916a) объяс-

нял особенности пространственного распределения морских триасовых фаун чисто географическими факторами (направлениями морских течений, очертаниями берегов и т.д.). Один из ведущих западноевропейских палеозоогеографов Хэллем (Hallam, 1969) предполагал вначале, что существование Бореальной области в юре было связано с пониженным уровнем солености арктических бассейнов. Позже как главную причину провинциальности он рассматривал стабильность окружающей среды (Хэллем, 1978). Эта гипотеза, предложенная Сандерсом (Sanders, 1968), а затем развитая Бретским и Лоренцом (Bretsky, Lorenz, 1970), связывает разнообразие морских фаун с устойчивостью экологической обстановки: чем стабильнее среда, тем разнообразнее фауна. Поскольку в бореальных морях условия жизни подвергались большим изменениям, их фауна менее разнообразна. Однако в своих последних работах Хэллем (Hallam, 1977, 1978) объясняет дифференциацию морских фаун уже эвстатическими колебаниями уровня Мирового океана. Понижение этого уровня создает препятствия для миграции морских организмов и ведет к увеличению эндемизма. Повышение уровня океана сопровождается противоположным эффектом. Разумеется, при хорологическом анализе следует учитывать соленость вод, наличие географических барьеров, существование течений, стабильность пищевых ресурсов и целый ряд других факторов. Однако все же решающую роль в распределении тетических и бореальных фаун, по-видимому, играла климатическая зональность и в первую очередь температура бассейнов (Strauch, 1972; Kummel, 1973b; Дагис, 1974, 1976; Gordon, 1976; Tozer, 1981b). По предварительным оценкам, основанным на соотношении изотопов кислорода в рострах белемнитов и раковинах аммонитов, она составляла для западного Тетиса в позднем триасе от 17 до 30° (Fabricius et al., 1970; Kaltenecker et al., 1971), для бореальных бассейнов — от 12,7 до 25,4° (Захаров, 1978).

Подтверждением климатической зональности в триасе может служить характер распределения осадочных отложений. В Тетисе широко распространены биогенные карбонатные породы — индикаторы теплых вод. В Бореальной и Нотальной областях господствуют терригенные отложения. Исключение из этого правила составляют только разрезы Южной Аляски и Юкона, сложенные карбонатами. Присутствие биогермных известняков в столь высоких широтах объясняется смещением к северу блока Западных Кордильер в послетриасовое время (Tozer, 1971a, 1981b). Следует отметить, что и в современных морях карбонатные осадки приурочены к умеренным и тропическим широтам (Лисицын, Виноградов, 1982). Все эти факты указывают на то, что различия в таксономическом разнообразии триасовых аммоноидей высоких и низких широт связаны прежде всего с температурой морских вод.

Интересно проследить, как менялась географическая дифференциация аммоноидей на протяжении триасового периода.

РАННИЙ ТРИАС

Гангетский век. В самом начале триаса во всех акваториях земного шара господствовали аммоноидеи и двустворки. После драматических событий позднепермской эпохи, приведших к вымиранию ряда палеозойских групп, многие ниши в раннетриасовых морях, по-видимому, все еще оставались свободными. Гангетский комплекс аммоноидей включает всего лишь восемь родов: *Episageceras*, *Otoceras*, *Anotoceras*, *Metopficeras*, *Ophiceras*, *Discopficeras*, *Vishnuites* и *Proptychites*. Их представители известны в Центральном Иране (Taraz, 1969, 1971; Taraz et al., 1981), Афганистане (Fischer, 1971; Ishii et al., 1971; Bando, 1980), Соляном кряже (Kummel, 1966b, 1970a), Кашмире (Nakazawa et al., 1970, 1975, 1980; Bando, 1981), Центральных Гималаях (Krafft, Diener, 1909;

Diener, 1912a; Kummel, 1972, 1973a), Таиланде (Chonglakmani, 1982), Вьетнаме (Bùi Phú Mỹ, Vũ Khúc, 1980), Юго-Восточном Китае (Mu et al., 1973; Wang, He, 1976, 1980; Wang et al., 1979; Yang, Li, 1980), на Северо-Востоке СССР (Попов, 1961b; Захаров, 1971, 1978; Бычков, 1972; Архипов, 1974; Бычков и др., 1976), о-ве Западный Шпицберген (Петренко, 1963; Buchan et al., 1965), в Восточной Гренландии (Spath, 1930, 1935; Grasmück, Trümpy, 1969; Trümpy, 1969), Арктической Канаде (Tozer, 1967), на северо-востоке Аляски (Kummel, 1959), в Юго-Западной Альберте (Waagen, 1945), Юго-Восточном Айдахо и Юго-Западной Монтане (Newell, Kummel, 1942; Kummel, 1954). Аммоноидеи этого возраста, возможно, присутствуют также в Закавказье (Ростовцев, Азарян, 1971; Ростовцев, 1980; Азарян, Ростовцев, 1981), на Малом Хингане (Окунева, 1976a; Окунева, Железнов, 1976) и в Центральном Забайкалье (Окунева, 1969).

Полностью гангетский комплекс представлен в отложениях Тетиса. В северных районах не известен только *Anotoceras*. Географическая дифференциация аммоноидей в самом начале триаса была выражена еще очень слабо. Она проявлялась лишь на видовом уровне. Так, в Тетисе известны *Episagoceras dalailamae* и *Otoceras woodwardi*, а в Бореальной области — *E. antiquum* и *O. boreale*. Граница этих областей пролегла на тихоокеанском побережье Азии севернее Японии, а в Америке — между Альбертой и Аляской (рис. 92).

Наммальский век. В начале наммальского века (гандаре) аммоноидеи были представлены 18 родами. Распространение пяти из них ограничено Тетической областью (*Latisagoceras*, *Lingyunites*, *Paraspidites*, *Collignonites*, *Clypites*). Только в Бореальной области встречается *Dunedinites*. Почти все виды рода *Vavilovites*, кроме одного, приурочены к северным бассейнам. Остальные гандарские аммоноидеи являются космополитами (*Episagoceras*, *Discophiceras*, *Proptychites*, *Koninckites*, *Paranogites*, *Clypeoceras*, *Gyronites* и др.). В восточном полушарии распространение гандарских аммоноидей совпадает с ареалом гангетского комплекса (рис. 93). Возможно, его следует несколько расширить за счет северо-западной части Мадагаскара (Bando, 1977). В западном полушарии их местонахождения известны на островах Элсмир и Аксель-Хейберг (Tozer, 1967), северо-востоке Британской Колумбии (Tozer, 1967), в штатах Монтана и Невада (Muller, Ferguson, 1939; Kummel, 1954). Граница между зоогеографическими областями сохраняла свое прежнее положение.

Поздненаммальский (джеламский) комплекс аммоноидей втрое богаче гандарского. Он охватывает 56 родов, преобладающая часть которых относится к подотрядам *Meekocerotina* (42) и *Sagocerotina* (8). Местонахождения джеламских аммоноидей довольно многочисленны в северном полушарии и редки в южном (рис. 94). Они известны в Черногории (Петковић, Михаилович, 1935), на Северо-Западном Кавказе (Воинова и др., 1947; Попов, 1962a; Шевырев, 1968), Дарвазе (Bittner, 1899; Власов, 1963; Лучников, 1979), в Афганистане (Kummel, 1968a; Kummel, Erben, 1968; Ishii et al., 1971; Collignon, 1973), на севере Мадагаскара (Collignon, 1933, 1934; Kummel, 1966c), в Пакистане (Waagen, 1895; Kummel, Steele, 1962; Kummel, 1966b; Guex, 1978), Кашмире (Nakazawa et al., 1970, 1975; Bando, 1981; Diener, 1913), Центральных Гималаях (Krafft, Diener, 1909; Diener, 1897, 1912a), Непале (Kummel, 1970b), Юго-Восточном Китае (Chao, 1959; Wang, He, 1980, 1981), Северо-Восточном Вьетнаме (Nguyen, 1977; Бу Хук, 1980), Западной Малайзии (Hada, 1966), на о-ве Тимор (Wanner, 1911; Welter, 1922a; Kummel, Steele, 1962; Kummel, 1968b; Nakazawa, Bando, 1968), в Австралии (Dickins, McTavish, 1963; McTavish, Dickins, 1974; Runnegar, 1969; Skwarko, Kummel, 1974), Новой Зеландии (Kummel, 1959), Японии (Yehara, 1926, 1928; Shimizu, Jimbo, 1933; Sakagami, 1955; Kummel, Sakagami, 1960; Bando, 1964, f—c, 1966, 1970; Nakazawa, 1971), Южном Приморье (Динер, 1895; Кипарисова, 1961; Бурий, Жарникова, 1962, 1972; Захаров, 1968, 1978), на Малом Хингане (Окунева, 1976a), в Центральном Забайкалье (Окунева, 1969, 1975), Северо-Восточной

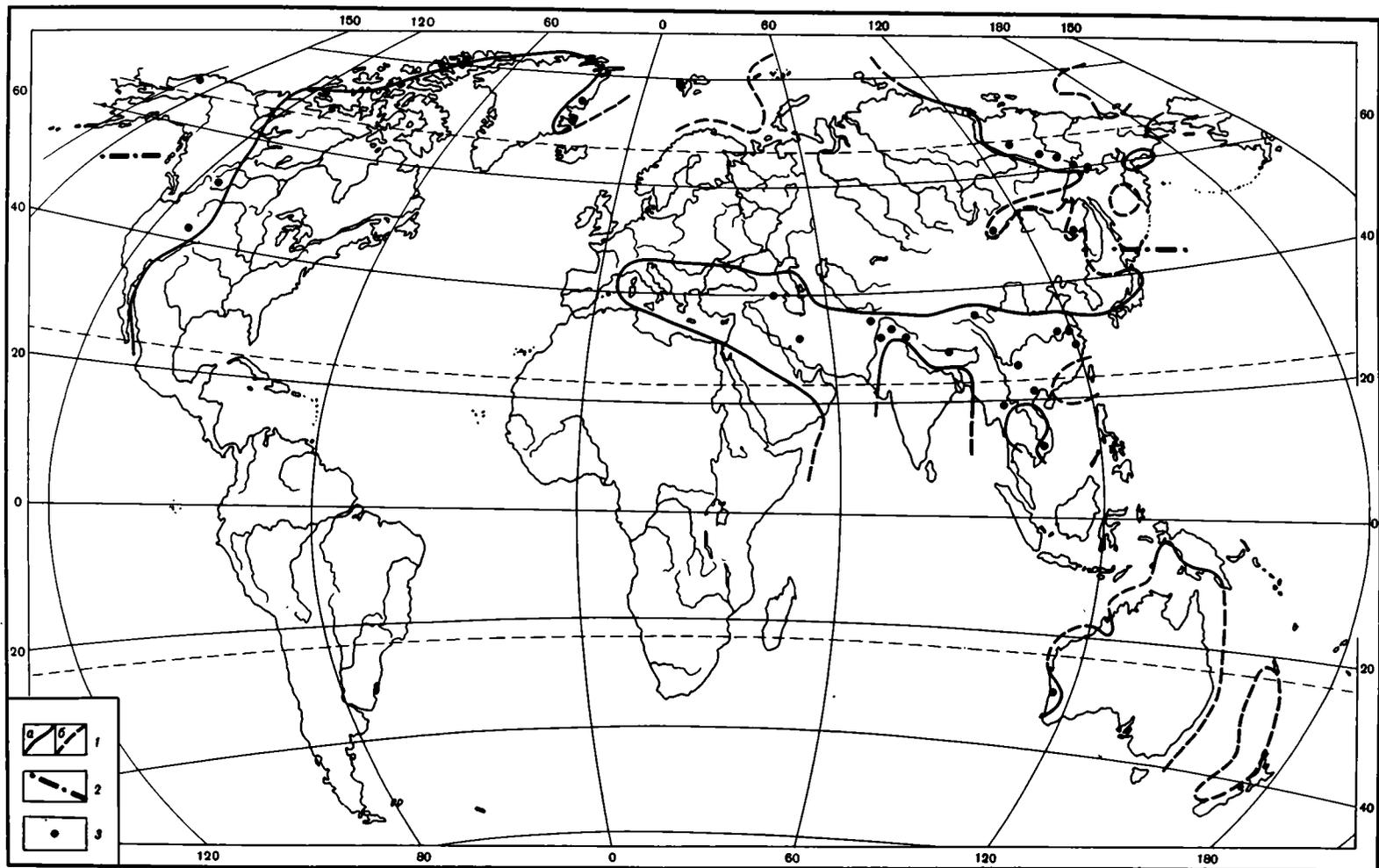


Рис. 92. Географическое распределение аммонидей в гангте. На рис. 92—100 приняты следующие условные обозначения: 1 — граница суши и моря:

a — фактическая, *b* — предполагаемая; 2 — граница зоогеографических областей; 3 — местонахождения аммонидей

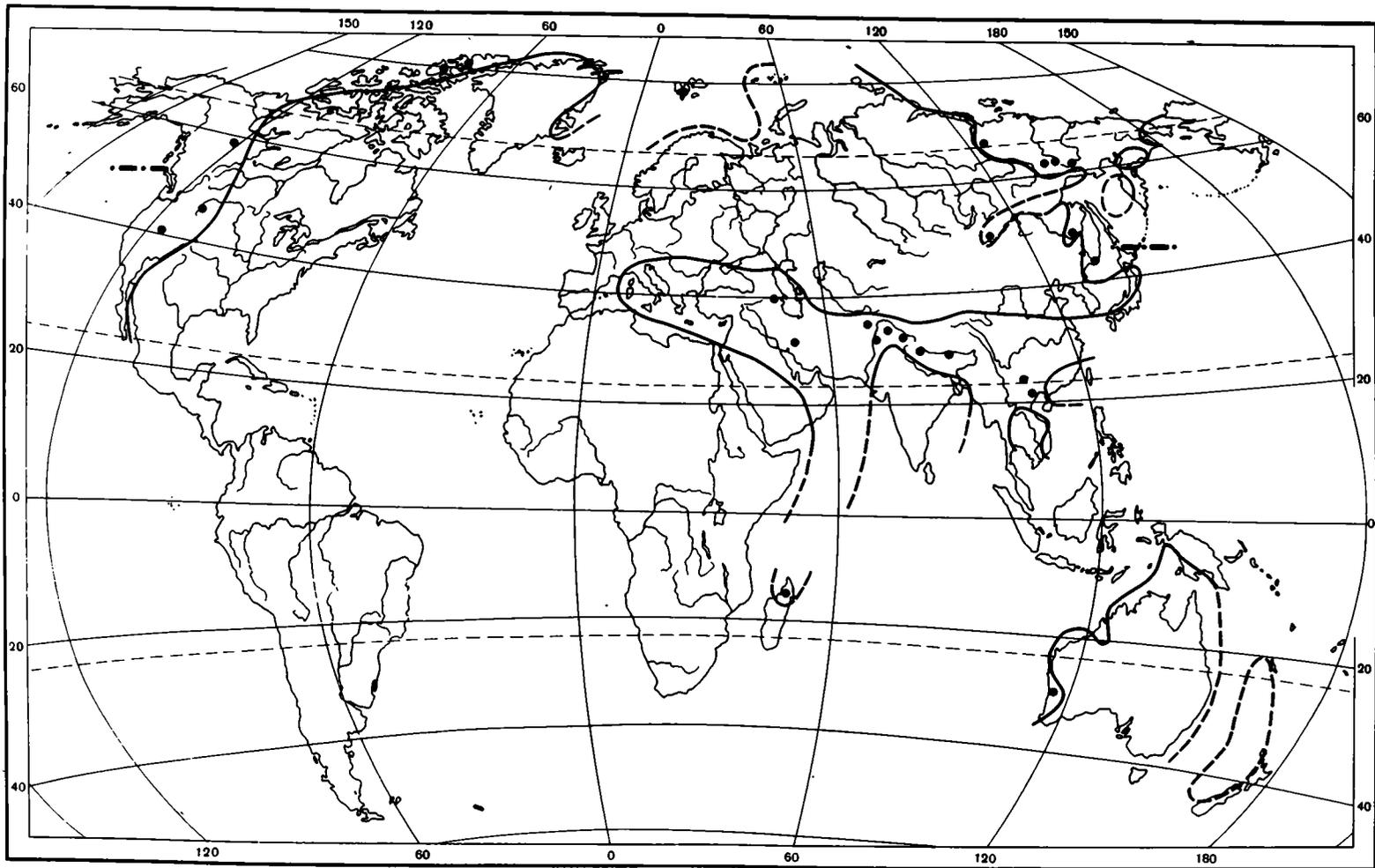


Рис. 93. Географическое распределение аммонойд в гандаре

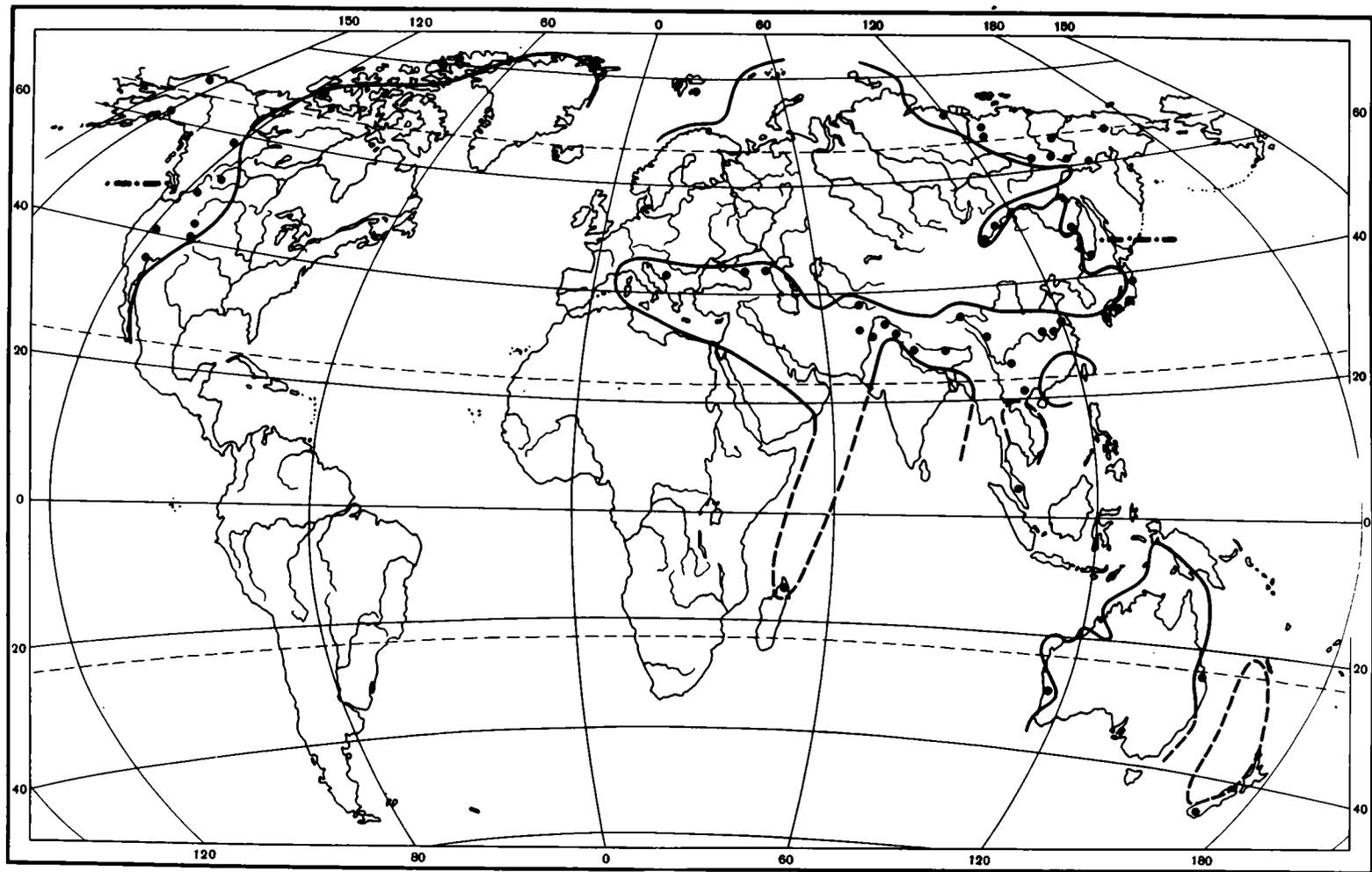


Рис. 94. Географическое распределение аммонидей в джеме

Монголии (Зоненшайн и др., 1971), на Северо-Востоке СССР (Попов, 1961б; Вавилов, 1965; Возин, 1972; Архипов, 1974; Бычков и др., 1976; Ермакова, 1981; Дагис и др., 1979), Шпицбергене (Lindström, 1865; Öberg, 1877; Mojsisovics, 1886; Frebold, 1930; Kummel, 1961; Корчинская, 1970, 1975, 1982; Weitschat, Lehmann, 1978), в Северной Гренландии (Kummel, 1953), островах Элмир и Аксель-Хейберг (Tozer, 1967), на Аляске (Nichols, Silberling, 1979), на северо-востоке Британской Колумбии и юго-западе Альберты (Tozer, 1967), в штатах Вашингтон, Айдахо, Невада, Юта и Калифорния (Mathews, 1929; Smith, 1932; Kummel, 1954; Kummel, Steele, 1962). Возможно присутствие джеламских аммоноидей в Восточном Предкавказье.

Среди форм, распространение которых ограничено Тетисом, можно назвать *Episageceras*, *Latisageceras*, *Pseudoceltites*, *Hanielites*, *Stephanites*, *Hemiaspenites*, *Pseudoflemingites*, *Anaflemingites*, *Preflorianites*, *Inyoites*, *Metinyoites*, *Subinyoites*, *Subvishnuites*, *Ussuria*, *Metussuria*, *Parussuria*, *Lanceolites*, *Aspenites*, *Parahedestroemia*, *Paranannites* и *Owenites*. Только в северных районах встречаются *Sakhaites* и *Tellerites*. Большинство остальных джеламских аммоноидей имеет планетарное распространение. Самый характерным для Тетической области в рассматриваемое время, бесспорно, был *Owenites*. В Тетисе его представители известны от Кавказа до Тимора, в западной части Тихого океана — от Приморья и Японии до Новой Зеландии, на восточном побережье Тихого океана — от штата Вашингтон до Калифорнии. Опираясь на распределение этого рода, границу между Тетической и Бореальной областями на востоке Пангеи следует проводить севернее Владивостока и Японии, а на западе — между США и Канадой. Нарушение в эту схему вносят джеламские аммоноидеи Аляски. По своему географическому положению они попадают в Бореальную область, но по систематическому составу представляют типичный тетический комплекс (*Owenites*, *Paranannites*, *Metussuria*, *Lanceolites* и др.). Этот хорологический парадокс объясняется смещением Аляски к северу в послетриасовое время (Tozer, 1981b). Джеламские аммоноидеи южного полушария (Мадагаскара, Австралии и Новой Зеландии) принадлежат к Тетической области.

Спатский век. На заключительном этапе раннего триаса число родов среди аммоноидей увеличилось почти до 80. Более половины из них приходится на долю подотряда *Meekoceratina*. Остальные роды распределяются между подотрядами *Ceratitina* (11), *Ptychitina* (8), *Phylloceratina* (6), *Sageceratina* (5), *Pinasoceratina* (1) и *Megaphyllitina* (1). Спатские аммоноидеи известны в Италии (Tommasi, 1902; Wittenburg, 1908; Ogilvie-Gordon, 1927), Австрии (Hauer, 1866b; Bittner, 1886; Tollmann, 1960; Chair, Thiedig, 1973), Западных Карпатах (Kollárová-Andrusovová, 1961, 1962, 1967), Венгрии (Lóczy, 1916; Simionescu, 1911; Detre, 1972), Югославии (Kittl, 1903b; Kummel, 1969; Krystyn, 1974a), Албании (Arthaber, 1908, 1911; Kummel, 1969), Восточной Болгарии (Ганев, 1961; Ganev, 1966), на о-ве Хиос (Renz, Renz, 1948; Kummel, 1969; Assereto et al., 1980), в Нижнем Поволжье (Ауэрбах, 1871; Mojsisovics, 1882b; Шевырев, 1968), Восточном Предкавказье, на Мангышлаке (Баярунас, 1936; Воинова и др., 1947; Астахова, 1957, 1960 а, б, 1964; Шевырев, 1968; Гаврилова, 1980), в Туаркыре (Кипарисова, Курбатов, 1952), Центральном Иране (Tozer, 1972b), Афганистане (Kummel, 1968a, 1969; Collignon, 1973), на Соляном кряже и хр. Сургхар (Kummel, 1966b, 1969; Guex, 1978), в Кашмире (Diener, 1913), Юго-Восточном Китае (Chao, 1959; Wang, 1978; Wang, He, 1980), Северо-Восточном Вьетнаме (Nguyen, 1977; Ву Хук, 1980), на Тиморе (Welter, 1922a; Kummel, 1968b, 1969; Nakazawa, Bando, 1968), в Японии (Bando, Shimoyama, 1974; Bando, Ehiro, 1982), Южном Приморье (Кипарисова, 1961; Захаров, 1968, 1978; Бурий, Жарникова, 1981), на Малом Хингане (Окунева, 1976 а; Окунева, Железнов, 1976), в верховьях Уды, Колымы, Индигирки, Восточном и Западном Верхоянье, на хр. Кулар, в низовьях Лены и Оленека, на Восточном Таймыре (Mojsisovics, 1886, 1888a; Попов, 1961б, 1962б;

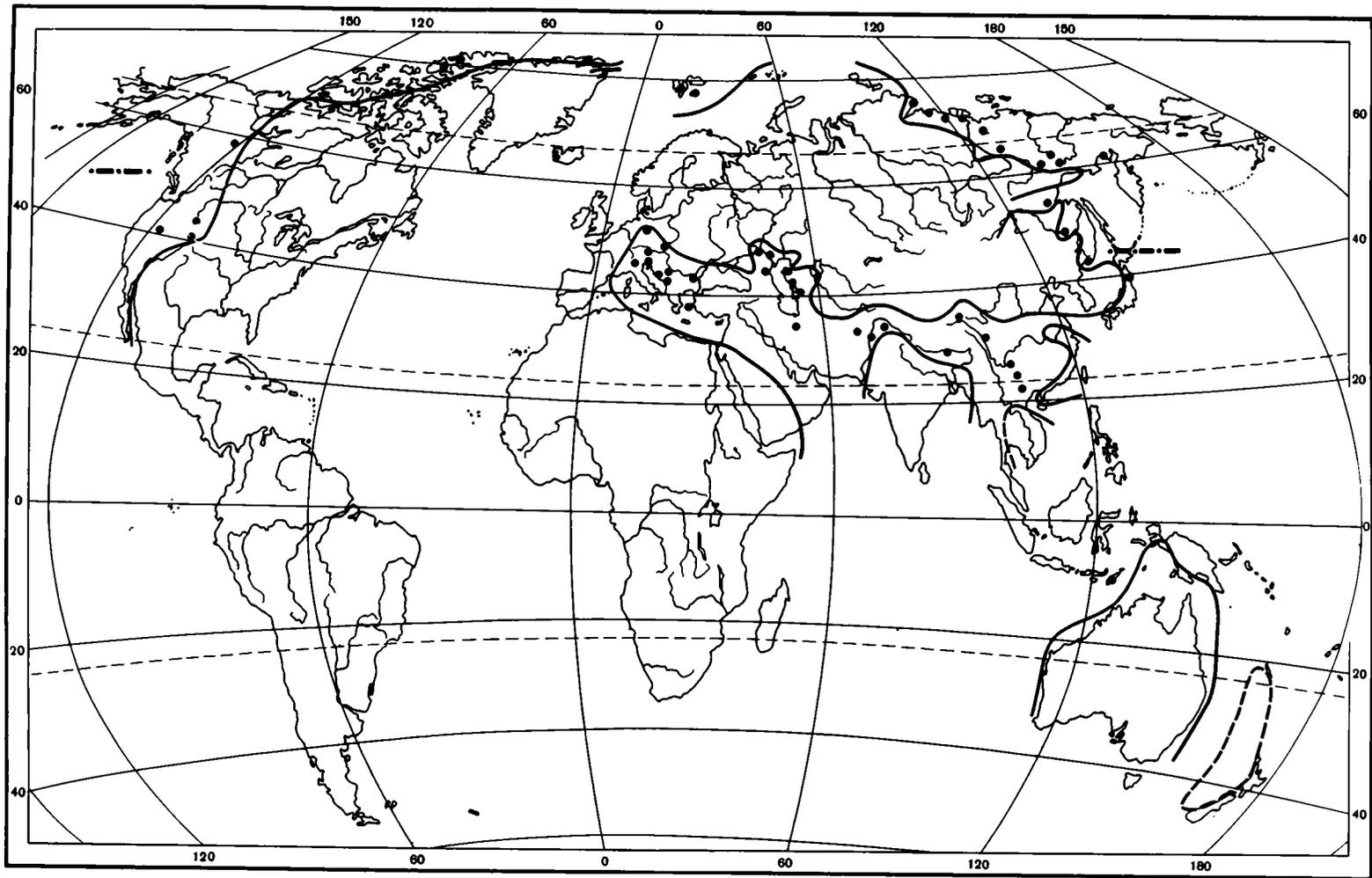


Рис. 95. Географическое распределение аммонидей в спате

Бычков и др., 1976; Дагис и др., 1979; Дагис, 1983), Шпицбергене (Friebold, 1929, 1930; Tozer, Parker, 1968; Корчинская, 1970, 1975, 1983), островах Элсмир и Аксель-Хейберг (Tozer, 1965b; 1967), северо-востоке Британской Колумбии (Tozer, 1965a, 1967), в штатах Айдахо, Невада и Юта (Smith, 1932; Kummel, 1954, 1969; Silberling, Wallace, 1969). По-видимому, к этому этапу относятся отложения нижнего рёта Тюрингии и Верхней Силезии с единственным видом аммоноидей *Venekeia tenuis*.

В спатском веке пространственная дифференциация аммоноидей получает более сильное выражение (рис. 95). В морях Тетической области, не выходя за ее пределы, развивались тиролитиды, динаритиды, дорикранитиды, колумбитиды, первые японитиды (*Eogymnites*), мегафиллитиды (*Digitophyllites*) и уссуритиды (*Eophyllites*, *Burijites*, *Meropella*, *Palaeophyllites*, *Ussurites*). Для северных бассейнов характерными становятся сибиритиды, некоторые офицератиды (*Bajarunia*), проптитиды (*Boreomeekoceras*, *Arctomeekoceras*), парананнитиды (*Popovites*, *Monacanthinites*) и оленикитиды (*Olenikites*). Дифференциация аммоноидей на родовом уровне позволяет разделить Бореальную область на две провинции: Сибирскую, охватывающую весь Северо-Восток СССР, и Канадскую, включающую арктические острова Канады, Британскую Колумбию и Шпицберген (Дагис и др., 1979). Для Сибирской провинции характерны *Sibirites*, *Boreomeekoceras*, *Arctomeekoceras*, *Bajarunia* и *Nordophiceras*, для Канадской — *Popovites* и *Monacanthinites*, причем в Британской Колумбии эти бореальные формы образуют единый комплекс с такими тетическими родами, как *Isculitoides*, *Procamnites* и *Leiorhyllites*.

СРЕДНИЙ ТРИАС

Анизийский век. В начале среднего триаса тенденция к увеличению таксономического разнообразия аммоноидей получила свое дальнейшее развитие. Число их родов достигло уже 109. Микоцератины, безраздельно господствовавшие в раннем триасе, уступили свое место представителям подотряда *Ceratitina*, на долю которых приходится более половины всех анизийских родов (60). За ними в нисходящем порядке следуют *Ptychitina* (18), *Pinacoceratina* (13), *Sageceratina* (7), *Phylloceratida* (4), *Meekoceratina* (3), *Arcestina* (2) и *Megaphyllitina* (2).

Местонахождения анизийских аммоноидей известны в Испании (Schmidt, 1936; Virgili, 1958), Франции (Maubeuge, 1958; Dachroth, 1973), Италии (Hauer, 1851; Bittner, 1881; Mojsisovics, 1882b; Salomon, 1895; Tommasi, 1911, 1913; Arthaber, 1896a, 1912b, 1916; Ogilvie-Gordon, 1927; Riedel, 1949; Pilger, Schöenberg, 1958; Assereto, 1963; 1966a; Speciale, 1967; Venzo, Pelosio, 1968; Gaetani, 1969; Pisa, 1972; Pisa et al., 1979), Швейцарии (Rieber, 1973a, b, 1974), Австрии (Mojsisovics, 1882b; Arthaber, 1896; Diener, 1900b; Reis, 1901, 1907), ФРГ (Riedel, 1918; Schrammen, 1933; Wenger, 1957), Нидерландах (Boekschoten, 1972), ГДР (Rothe, 1955; Wenger, 1957), Польше (Grammer, 1972, 1975; Senkowiczowa, Kotanski, 1979), Чехословакии (Kollárová-Andrusovová, 1961, 1962, 1964, 1967), Венгрии (Mojsisovics, 1882b; Detre, 1973; Balogh, 1974; Szabo et al., 1980), Румынии (Simionescu, 1913; Mutihac, Preda, 1974), Югославии (Hauer, 1888, 1892, 1896; Martelli, 1904; Salopek, 1911; Петковић, Милетић, 1953; Митрова, 1958; Митрова, Несторовски, 1960; Павловић, 1960; Лубовић, 1976; Mihajlović-Pavlović, 1979), Болгарии (Стефанов, 1936; Тронков и др., 1965; Тронков, 1973, 1975; Ганев и др., 1973; Tronkov, 1976), Греции (Renz, 1906, 1910, 1931; Frech, 1907; Jacobshagen, 1967; Bannert, Bender, 1968; Bender, 1970; Pelosio, 1973; Krystyn, Mariolacos, 1975; Ardaens et al., 1979; Assereto et al., 1980; Fantini Sestini, 1981), Турции (Toula, 1896; Arthaber, 1914; Assereto, 1972, 1974), Тунисе (Desio et al., 1960), на Синайском полуострове (Druckman, 1974), в Израиле (Parnes, 1962, 1965, 1975), Иордании (Cox, 1924,

1932), Крыму (Астахова, 1976), Западном Предкавказье (Ростовцев, 1973), на Северо-Западном Кавказе (Шевырев, 1968), в Иране (Tozer, 1972b), Афганистане (Kummel, Erben, 1968), на Памире (Шевырев, 1968), в Кашмире (Diener, 1913), Центральных Гималаях (Diener, 1895, 1897, 1907, 1912a), Китае (Wang, He, 1980), Бирме (Gramann et al., 1972), Лаосе (Saurin, 1956), Таиланде (Kummel, 1960a; Chonglakmani, 1982), Кампучии (Collignon et al., 1968), Северном Вьетнаме (Бу Хук, 1980), Малайзии (Kummel, 1960b; Sato, 1963; Ishibashi, 1975a), на Тиморе (Welter, 1915; Nakazawa, Bando, 1968), в Папуа-Новой Гвинее (Skwarko, 1973), на северо-западном шельфе Австралии (Skwarko, Kummel, 1974), в Новой Зеландии (Kummel, 1960c, 1965; Browne, 1952), на Северном Мадагаскаре (Debrand-Passard, Delance, 1975), в Японии (Mojsisovics, 1888b; Diener, 1916b; Yabe, Shimizu, 1927; Shimizu, 1930; Onuki, Bando, 1959a; 1964a, b; 1966; Nakazawa, 1964a; Ishibashi, 1978), Южном Приморье (Динер, 1895; Кипарисова, 1961; Захаров, 1967, 1968; Жарникова, 1981), на Малом Хингане (Бобылев и др., 1963; Окунева, 19766), Северо-Востоке СССР (Вавилов, 1973; Вавилов, Каплан, 1974; Бычков и др., 1976; Захаров, 1976; Дагис и др., 1979; Дагис, 1981), Шпицбергене (Lindström, 1865; Oberg, 1877; Mojsisovics, 1886; Frebald 1929; Tozer, Parker, 1968; Tozer, 1973; Корчинская, 1975, 1982), севере Гренландии (Kummel, 1953), островах Элмир и Экслауф, на северо-востоке Британской Колумбии (McLearn, 1966, 1969; Tozer, 1967; Silberling, Tozer, 1968), в Альберте, Неваде, Калифорнии (Smith, 1914; Silberling, 1962; Silberling, Wallace, 1969; Silberling, Nichols, 1982) и центральной части Чили (Barthel, 1958; Cecioni, Westermann, 1968).

Тетическая область простиралась в восточном полушарии от Пиренейского полуострова до Тимора и от Южного Приморья до о-ва Новая Гвинея, а в западном полушарии — от Невады до центральной части Чили (рис. 96). В ее акваториях развивались саггелитиды, норитиды, искулитиды, кладисцитиды, акрохордиды, балатонитиды, цератитиды, хунгаритиды, протеузиды, японитиды, большинство стуррид, данубитид, аллоцератид и гимнитид. В Западной Европе воды Тетиса вышли за пределы альпийской геосинклинальной области и образовали обширное эпиконтинентальное море. Его трансгрессия началась еще в конце раннего триаса. В течение анизия границы этого бассейна продвинулись до южных берегов Северного моря, захватив острова Рюген и Гельголанд. На западе море раковинного известняка покрывало территорию Восточной и Юго-Восточной Франции. Его общая площадь достигала 500 000 км², т.е. превышала размеры Черного и Азовского морей, вместе взятых (Claus, 1955). В прошлом веке Гюмбель высказал предположение, что Германский бассейн был отделен от Тетиса высокой горной цепью — Винделицийским поднятием, которое на северо-востоке примыкало к Богемскому массиву, а на юго-западе протягивалось до верховьев Рейна. Связь между этими акваториями осуществлялась через узкие верхнесилезские ворота на востоке и бургундские ворота на юго-западе. Долгое время Винделицийская цепь занимала важное место в палеогеографических реконструкциях Западной Европы. Однако современные геологи не склонны разделять подобные представления (Руттен, 1972). Существование в Западной Европе триасовой горной цепи представляется им маловероятным, поскольку это был период полной пенеппенизации. Теперь чаще говорят о подводном Винделицийском пороге, который разделял оба бассейна. Германский бассейн представлял собой мелкое и теплое море с повышенной соленостью и своеобразной обедненной фауной. Среди населявших его аммоноидей были и эндемики (Beneckia, Noetlingites, Progonoceratites, Acanthoceratites) и выходцы из Тетиса (Acrochordiceras, Beyrichites, Balatonites, Judicarites, Discoptychites). Этот бассейн образует Германскую зоогеографическую провинцию Тетической области.

Фации, аналогичные отложениям раковинного известняка, развиты также в Восточной Испании, на Балеарских островах и в Сардинии, а также вдоль

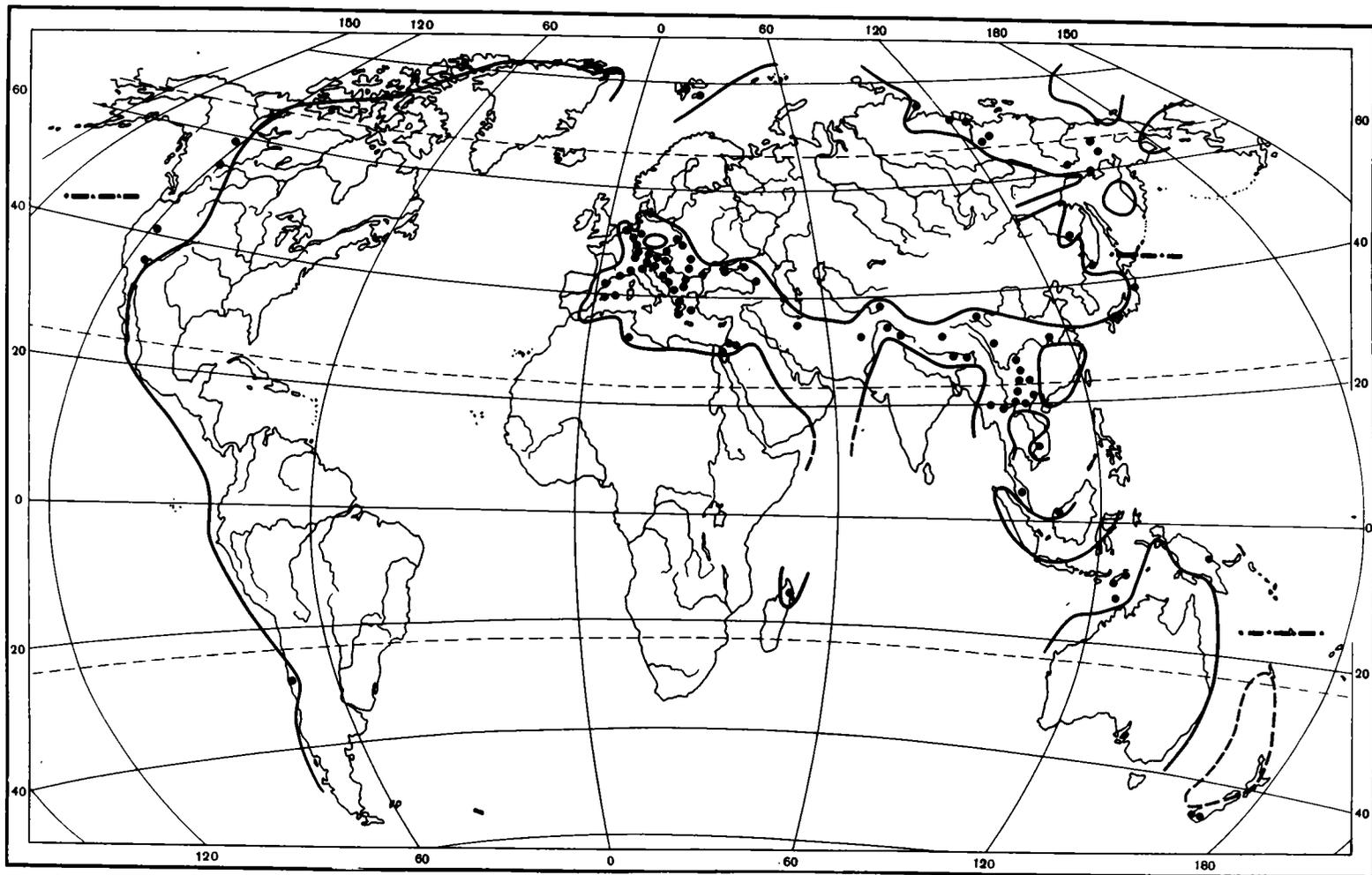


Рис. 96. Географическое распределение аммонидей в анизини

южного побережья Средиземного моря от Алжира до Иордании. Хирш (Hirsch, 1972) предложил выделить эту территорию в особую Сефардскую, или Сефарадскую, провинцию (от еврейского названия Испании — Сефард). Как и в Германской провинции, ее аммонитовый комплекс довольно беден. Он включает такие роды, как *Veneckeia*, *Pronoetlingites*, *Balatonites*, *Paraceratitoides*, *Iberites*, *Gevanites*, *Discoptychites*, возможно, *Ptychites* и *Flexoptychites*.

Индикаторами Бореальной области в анизия служили парапаноцератида и гренландитины, а также некоторые данубитиды (*Arctohungarites*, *Czekanowskites*, *Stannakhites*), аплокоцератида (*Karangatites*) и лонгобардитины (*Grambergia*). Наиболее полно эти формы аммоноидей представлены в отложениях Северо-Востока СССР, Шпицбергена и Канады. В родовом отношении локальные фауны Бореальной области очень близки между собой. Их отличия проявляются в основном лишь на видовом уровне. Отдельные бореальные элементы (например, *Lenotritites* и *Czekanowskites*) встречаются среди тетической фауны Невады.

К числу интересных зоохорологических особенностей анизия относится появление биполярных фаун. Типичный бореальный род *Pararopanosceras* обнаружен южнее Тетической области — в Новой Зеландии, где его четыре вида составляют значительную часть анизийского комплекса. Опираясь на этот факт, можно отнести Новую Зеландию к Нотальной области. Однако границы этого хориона остаются неясными. Единственный вид рода *Pararopanosceras* зафиксирован на о-ве Новая Гвинея. Здесь он найден вместе с типичными тропическими формами (*Beyrichites*, *Paraceratites*, *Discoptychites*). Поэтому в зоогеографическом отношении о-в Новая Гвинея занимает промежуточное положение, но все же стоит ближе к Тетической области, чем к Нотальной.

Ладинский век. По сравнению с фауной предшествующего этапа комплекс ладинских аммоноидей выглядит в значительной мере обедненным. Он включает всего 66 родов, основная часть которых приходится на долю подотрядов *Ceratiina* (40) и *Ptychitina* (10). Остальные аммоноидеи распределяются между арцестинами, лобитинами, филлоцератидами, пинакоцератинами, мегафиллитинами и саггелератинами. По числу местонахождений ладинские аммоноидеи тоже уступают анизийским (рис. 97). Они известны в Италии (*Mojsisovics*, 1882b; *Salomon*, 1895; *Tommasi*, 1899; *Airaghi*, 1902; *Longhi*, 1902; *Toni*, 1914; *Bubnoff*, 1921; *Ogilvie-Gordon*, 1927; *Leonardi*, 1952; *Rossi Ronchetti*, 1960; *Michard*, *Sturani*, 1963; *Pisa*, 1966, 1972; *Ulrich*, 1974, 1977), Австрии (*Krystyn et al.*, 1980), ФРГ и ГДР (*Wenger*, 1957), Венгрии (*Lóczy*, 1916; *Balogh*, 1974; *Vegh-Neubrandt*, 1974; *Szabo et al.*, 1980), Румынии (*Kittl*, 1908; *Simionescu*, 1913; *Mutihac*, *Preda*, 1974; *Turculet*, *Bosancu-Portamas*, 1979), Югославии (*Zivkovic*, 1931; *Salopek*, 1936; *Kühn*, 1954; *Ramovs*, 1974; *Лубович*, 1976; *Mihajlović-Pavlović*, 1979), Северо-Западной Болгарии (*Ганев и др.*, 1973; *Ganev*, 1974), Греции (*Renz*, 1906, 1910, 1911; *Frech*, 1907; *Jacobshagen*, 1967; *Krystyn*, *Mariolakos*, 1975; *Schmidt*, *Vrielynck*, 1981), Турции (*Marcoux*, 1974; *Kristan—Tollmann*, *Krystyn*, 1975), Южном Израиле (*Parnes*, 1962, 1965, 1975), на Северо-Западном Кавказе (*Шевырев*, 1968), в Иране (*Tozer*, 1972), Афганистане (*Furon*, *Rosset*, 1952; *Славин*, 1970, 1974; *Farsan*, 1972; *Collignon*, 1973), Центральных Гималаях (*Diener*, 1908b; *Sastry*, 1963), Китае (*Wang*, *He*, 1976, 1980; *Yang*, *Li*, 1980; *Wang*, 1983), Таиланде (*Kummel*, 1960a), Северо-Западном Вьетнаме (*Бу Хук*, 1980), Малайзии (*Sato*, 1963), на Тиморе (*Welter*, 1915), в Японии (*Shimizu*, 1930b; *Bando*, 1964d), на Северо-Востоке СССР (*Вавилов*, *Корчинская*, 1973; *Бычков и др.*, 1976; *Дагис и др.*, 1979; *Дагис*, 1981), Шпицбергене (*Tozer*, *Parker*, 1968; *Корчинская*, 1975, 1982), островах Элсмир, Аксель-Хейберг и Корнуолл, северо-востоке Британской Колумбии (*Tozer*, 1967), в Неваде (*Silberling*, *Tozer*, 1968; *Silberling*, *Wallace*, 1969).

Тетическая область сохранила в ладине свои прежние границы. Особенно характерными для нее в это время были хунгаритиды, римкиннитиды, аплокоцератида, арпадитиды и трахистератида. По-прежнему значительную часть За-

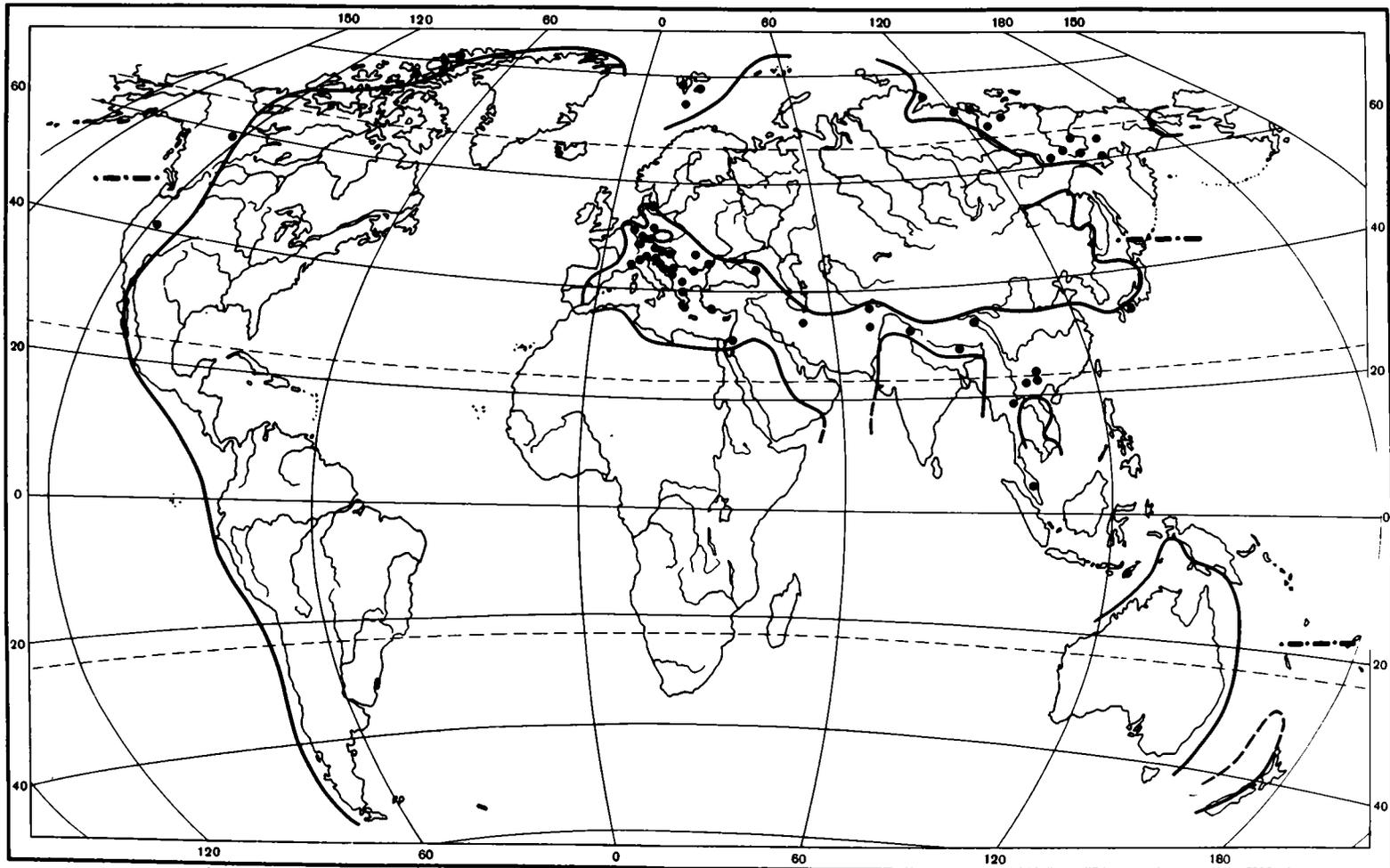


Рис. 97. Географическое распределение аммонидей в ладине

падной Европы покрывало море раковинного известняка. В нем обитали представители таких родов, как *Acanthoceratites*, *Gymnoceratites*, *Ceratites* и *Disco-ceratites*. Они определяют Германскую провинцию. Наиболее значительный комплекс ладинских аммоноидей Сефардской провинции обнаружен на юге Израиля, откуда описаны *Eoprotrachyceras*, *Protrachyceras*, *Gevanites*, *Proarcestes*, *Morphyllites*, *Sturia* и *Clionites*.

Индикаторами Бореальной области служили натгорститиды, которые известны во многих северных местонахождениях — от Колымы на востоке до Британской Колумбии на западе. Только в этой области встречаются некоторые птихитиды (*Arctoptychites*) и кладисцитиды (*Sphaerocladiscites*). В Канадской провинции (от Британской Колумбии до Шпицбергена) в отличие от Сибирской бореальные аммоноидеи образуют единые комплексы с тетическими формами. Особенно ярко эта особенность проявляется в Британской Колумбии, где вместе встречаются натгорститиды, хунгаритиды, арпадитиды и трахицератиды.

Нотальная область в ладинском веке по аммоноидеям не поддается выделению. О ее присутствии можно судить только на основании эндемичных брахиопод, известных в Новой Зеландии и Новой Каледонии (Дагис, 1974; Дагис и др., 1979).

ПОЗДНИЙ ТРИАС

Карнийский век. С началом позднего триаса совпадает волна значительного обновления таксономического состава аммоноидей. Из карнийских отложений описано более 100 родов, три четверти которых относятся к подотряду *Ceratitina*. В морях этого времени обитали также уссуритиды (7), арцестины (6), пинакоцератины (5), лобитины (5), птихитины (3), саггелератины (2) и мегафиллитины (1).

Местонахождения карнийских аммоноидей широко разбросаны по земному шару (рис. 98). Они известны в Италии (*Mojsisovics*, 1882b; *Allasinaz*, 1968; *Ulrich*, 1974; *Lieberman*, 1979; 1980), Австрии (*Mojsisovics*, 1893; *Gugenberger*, 1934; *Krystyn*, 1978), Венгрии (*Oravec*, 1961; *Bércziné*, 1969; *Detre*, 1970; 1971; *Balogh*, 1974), Чехословакии (*Kollárová-Andrusovová*, 1961, 1962, 1967; *Kochanová*, *Kollárová-Andrusovová*, 1983), Румынии (*Kittl*, 1908; *Simionescu*, 1913; *Mutihac*, *Preda*, 1974; *Turculet*, *Bosancu-Portamas*, 1979), Югославии (*Diener*, 1917a; *Kühn*, *Ramovš*, 1965; *Ramovš*, 1974; *Fischer*, *Jacobshagen*, 1976), Болгарии (*Bakalow et al.*, 1958; *Захариева-Ковачева*, 1970; *Ganev*, 1974), Греции (*Frech*, 1907; *Renz*, 1911; *Dufour*, 1963; *Creutzburg et al.*, 1966; *Jacobshagen*, 1967; *Tsoflias*, 1969, 1972; *Krystyn*, *Mariolakos*, 1975), Ливии (*Desio et al.*, 1960), Турции (*Collignon et al.*, 1970; *Guérin-Franiatte*, *Juteau*, 1970; *Marcoux*, 1974; *Kristan-Tollmann*, *Krystyn*, 1975), Крыму (*Астахова*, 1968a, 1971), на Северо-Западном Кавказе (*Шевырев*, 1968; *Кургалимова*, 1977), в Иране (*Wiedmann*, 1970; *Seyd-Emami*, 1971; *Davoudzadeh*, *Seyd-Emami*, 1972), Афганистане (*Славин*, 1970, 1974), на Памире (*Кушлин*, 1973), в Пакистане (*Kummel*, 1966a), Центральных Гималаях (*Mojsisovics*, 1896; *Diener*, 1906a, 1908b), Непале (*Jeannet*, 1958, 1959; *Krystyn*, 1982), Китае (*Wang*, *He*, 1976, 1980), Южной Бирме (*Trauth*, 1930), Северном Таиланде (*Chonglakmani*, 1982), Северном Лаосе, Северном Вьетнаме (*Mansuy*, 1913, 1921; *Patte*, 1922, 1926; *Бу Хук*, 1980), Малайзии (*Ishibashi*, 1975a), на Тиморе (*Welter*, 1914, 1915, 1922b; *Diener*, 1923; *Bando*, *Kobayashi*, 1981), в Папуа-Новой Гвинее (*Skwarko*, 1967), Японии (*Shimizu*, 1930b, 1931; *Bando*, 1964a; *Ishibashi*, 1969, 1970, 1972, 1973, 1975b), на Северо-Востоке СССР (*Diener*, 1916c, 1924; *Возин*, 1962, 1965; *Бычков*, 1973; *Архипов*, 1974; *Вавилов*, *Каплан*, 1974; *Бычков и др.*, 1976; *Вавилов*, 1977; *Дагис и др.*, 1979; *Бычков*, *Алабушева*, 1982), Земле Франца-Иосифа, Шпицбергене (*Корчинская*, 1982), островах Элсмир, Аксель-Хейберг и Корнуолл (*Tozer*, 1967), Южной Аляске (*Silberling*, *Tozer*, 1968), в Юконе, Британской Колумбии (*Tozer*,

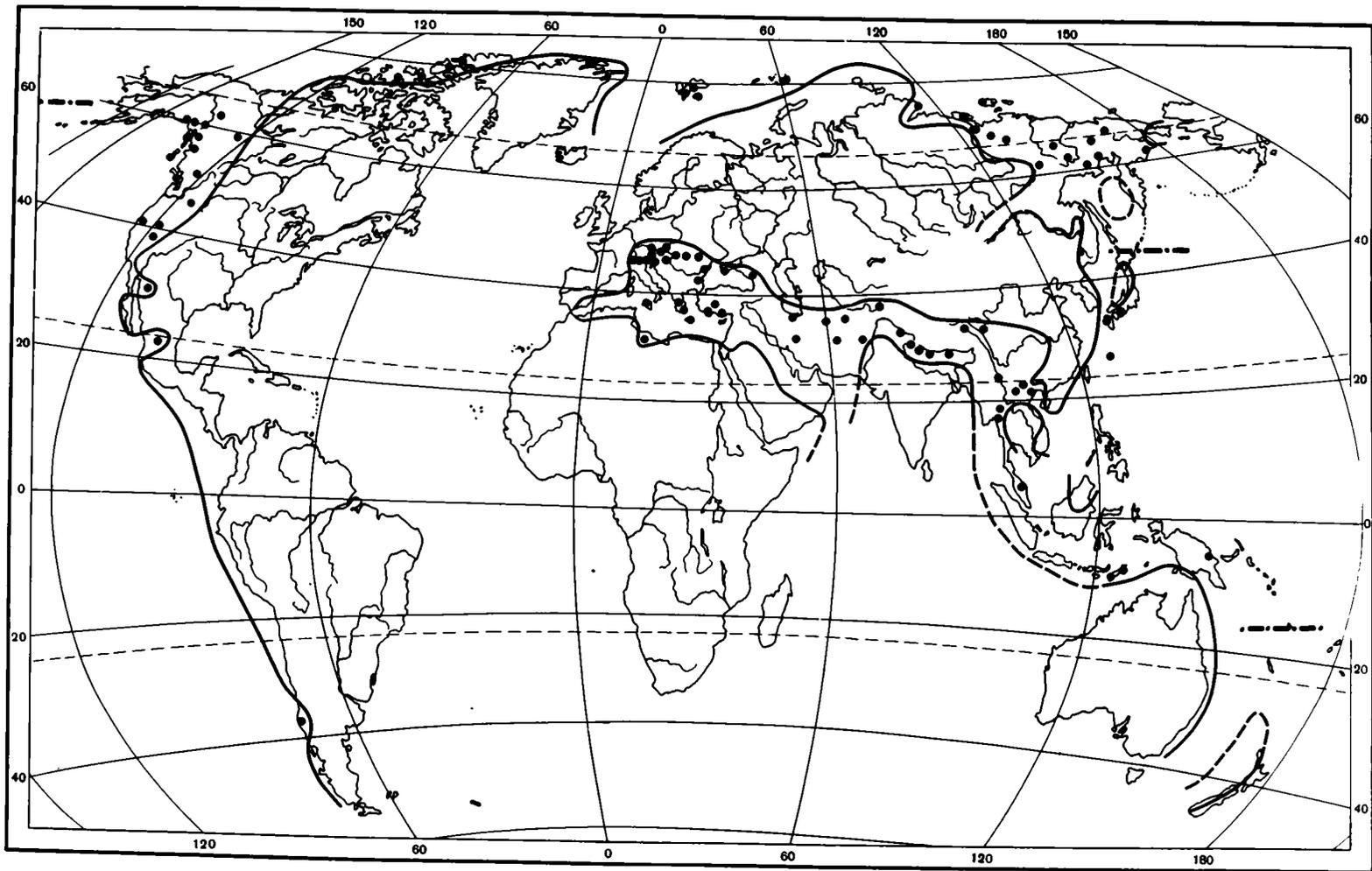


Рис. 98. Географическое распределение аммонидей в карнии

1967; Silberling, Tozer, 1968), в Орегоне, Неваде и Калифорнии (Smith, 1927; Johnston, 1941; Silberling, 1956, 1959, 1961; Silberling, Tozer, 1968; Silberling, Wallace, 1969), Северо-Западной и Центральной Мексике (Burckhardt, 1905; González-León, 1980) и Чили (Jaworski, 1923). Судя по находке *Sirenites senticosus*, карнийские аммоноидеи имеются в Западном Таиланде (Hahn, 1982).

Как и прежде, наибольшим разнообразием отличались в карнии аммоноидеи Тетической области. Для ее морей особенно характерными были наннитиды, леканитиды, бадититиды, тропитиды, тропицельтитиды и сандлингитиды. Здесь доживали последние цельтитиды, арпадтитиды, трахicerатиды и карнитиды, появились первые халоритиды и тисбитиды. Среднетриасовое эпиконтинентальное море, покрывавшее Западную Европу, в начале карния прекратило свое существование. Его последние следы сохранились в виде отложений пограничного доломита с *Alloceratites* и *Neoclypites* в Тюрингии. Южная граница Западного Тетиса сместилась к северу и практически совпала со средиземноморским шельфом Африки. Вдоль западного побережья Тихого океана Тетическая область простиралась от о-ва Новая Гвинея до Японии и Южного Приморья, откуда известны карнийские кораллы и мегалодонтиды. В этой связи выглядит странным появление тетических аммоноидей (тропитид и тропицельтитид) севернее 60-й параллели — на северо-востоке Корякского нагорья (Бычков, Чехов, 1979; Чехов, Бычков, 1980). Вдоль восточного побережья Тихого океана тетические аммоноидеи карния встречаются от Чили до Южной Аляски включительно, что вынуждает отодвигать северную границу Тетической области к арктическим островам Канады.

Бореальный комплекс карнийских аммоноидей заметно отличается от тетического своим значительно обедненным составом и безраздельным господством сиренитид (*Sirenites*, *Janosirenites*, *Striatosirenites*, *Neosirenites*, *Arctosirenites*). Он характерен для отложений Северо-Востока СССР, Земли Франца-Иосифа, Шпицбергена и арктических островов Канады.

Нотальная область в карнии определяется обедненным и специфическим комплексом брахиопод Новой Зеландии и Новой Каледонии (Дагис, 1974). Аммоноидеи этого возраста на указанных островах достоверно не известны.

Норийский век. В морях этого времени продолжалось безраздельное господство цератитин. На их долю приходится 103 рода, или почти 90% всего состава норийских аммоноидей. Остальные 14 родов распределяются между филлоцератидами (5), пинакоцератинами (4), птихитинами (3) и арцестинами (2).

Около 100 родов приурочено к раннему и среднему норию (рис. 99). Их местонахождения известны в Баварии (Hauer, 1866a; Pompeckj, 1895; Zeiss, 1977), Австрии (Mojsisovics, 1873—1875, 1893, 1902; Zapfe, 1965, 1967b), Чехословакии (Kollárová-Andrusovová, 1961, 1962, 1967), Болгарии (Bakalow et al., 1958; Захариева—Ковачева, 1967), Румынии (Mutihac, Preda, 1974), Сицилии (Gemmellaro, 1904), Турции (Bittner, 1891, 1892b; Collignon et al., 1970), Закавказье (Кипарисова, Азарян, 1963), Центральном Иране (Seyed-Emami, 1975), Афганистане (Славин, 1970, 1974), Пакистане (Mojsisovics, 1896; Diener, 1906b), Центральных Гималаях (Mojsisovics, 1896; Diener, 1906a, 1908a, b), Непале (Jeannet, 1958, 1959; Krystyn, 1982), Китае (Wang, He, 1980, 1981), возможно, Таиланде (Hahn, 1982), Северо-Западном Вьетнаме (Бу Хук, 1980), на Суматре (Ishibashi, 1975a) и Тиморе (Welter, 1914, 1922b; Diener, 1923; Arthaber, 1927; Tatzreiter, 1978, 1980, 1981; Bando, Kobayashi, 1981), в Новой Зеландии (Marshall, 1909; Trechmann, 1918; Kummel, 1960c), Японии (Bando, 1964a, 1966; Ishibashi, 1969, 1970, 1972, 1973, 1975), Южном Приморье (Бурий, Жарникова, 1962), на Северо-Востоке СССР (Бычков, Полуботко, 1970; Архипов, 1974; Бычков, 1975; Бычков и др., 1976; Окунева и др., 1977; Дагис и др., 1979; Архипов, Вавилов, 1980; Бычков, Чехов, 1979), Шпицбергене (Корчинская, 1980), о-ве Аксель-Хейберг (Tozer, 1967), северо-востоке Британской Колумбии (McLearn, 1960; Tozer, 1967, 1979, 1980b, c.; Silberling,

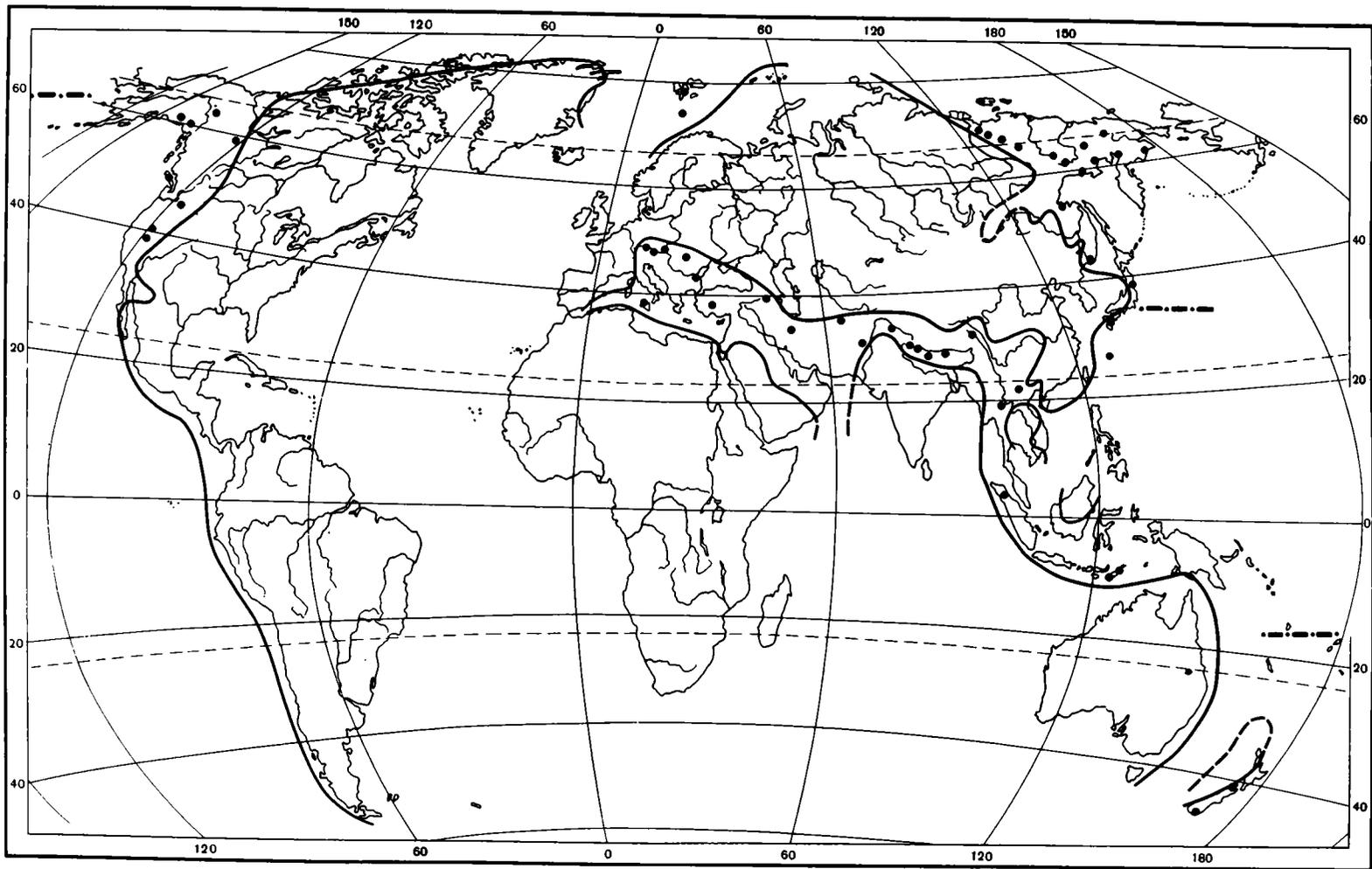


Рис. 99. Географическое распределение аммонидей в раннем и среднем нории

Tozer, 1968), в Юконе (Tozer, 1967), Южной Аляске (Silberling, Tozer, 1968), Орегоне и Неваде (Smith, 1927; Muller, Ferguson, 1939; Silberling, 1959; Silberling, Tozer, 1968; Silberling, Wallace, 1969).

В морях раннего и среднего нория доживали последние тропитиды, тропицельтитиды и сиренитиды, развивались тисбитиды, халоритиды, клионитиды, гимнитиды, пинакоцератиды, уссуритиды, дискофиллитиды, кладисцитиды, арцестиды и мегафиллитиды, появились тибетитиды, циртоплеуритиды, дидимитиды, дистихитиды, норидисцитиды, клидонитиды, метасибиритиды, тетидитиды и эпихулитиды. Основная часть этих аммоноидей занимала акватории Тетической области.

Бореальные аммоноидеи раннего—среднего нория поражают своей бедностью. Они редки и однообразны. Наиболее характерны из них сиренитиды (*Pterosirenites*, *Wangoceras*) и некоторые циртоплеуритиды (*Himavatites*, *Neohimavatites*). Обычный элемент бореальных фаун составляют космополиты (*Placites*, *Cladiscites*, *Arcestes*, *Rhacophyllites* и др.). Бореальная область в раннем нории охватывала не только Северо-Восток СССР, но и Южное Приморье, в отложениях которого найден *Pterosirenites*. Вероятно, в нее входила и часть Японских островов (например, Хонсю с его космополитными норийскими аммоноидеями). Иначе говоря, по сравнению с предшествующим этапом граница Бореальной области вдоль восточного побережья Азии сместилась к югу. Эту зоогеографическую картину нарушает присутствие тетических форм (*Tropiceltites*, *Juvavites*) на северо-востоке Корякского нагорья. Вдоль тихоокеанского побережья Америки Тетическая область по-прежнему простиралась далеко на север, захватывая Южную Аляску и Юкон.

Нотальная область в раннем и среднем нории выделяется на основании обедненных и своеобразных комплексов брахиопод, известных в Новой Зеландии и Новой Каледонии (Дагис, 1974). Аммоноидеи этого возраста представлены в отложениях Новой Зеландии космополитными формами (*Rhacophyllites*, *Cladiscites*, *Arcestes*, *Pinacoseras*).

С эволюционной точки зрения особенно интересно географическое распространение триасовых аммоноидей накануне их вымирания — в позднем нории (или рэте). Из отложений этого возраста описано 30 родов аммоноидей. В данное число входят 14 родов, перешедших из среднего нория. Остальные 16 родов в своем распространении ограничены рэтом. 20 родов на этом этапе представляют подотряд *Ceratitina*, остальные распределяются между филлоцератидами (3), арцестинами (2), птихитинами (2), пинакоцератинами (2) и мегафиллитинами (1).

Местонахождения рэтских аммоноидей широко распространены на земном шаре (рис. 100). Они известны в Баварских Альпах (Hauer, 1866a; Pompeckj, 1895), Австрии (Mojsisovics, 1873—1875, 1893, 1902; Zapfe, 1967a), Чехословакии (Kolářová-Andrusovová, 1973), Венгрии (Kutassy, 1927, 1932), Румынии (Mutihac, Preda, 1974), Болгарии (Захариева-Ковачева, 1967), Сицилии (Gemmellaro, 1904), Турции (Mojsisovics, 1896), Украинских Карпатах (Чернов, Славин, 1971; Чернов, 1972), Крыму (Астахова, 1968б, 1971), на Северо-Западном Кавказе (Робинсон, 1932, 1936; Шевырев, 1968) и, возможно, в Закавказье (Кипарисова, Азарян, 1963), на Памире (Кушлин, 1963, 1965, 1973; Дронов и др., 1982), в Пакистане (Mojsisovics, 1896; Diener, 1906b), Центральных Гималаях (Mojsisovics, 1896; Diener, 1908a), на Тиморе (Diener, 1923; Arthaber, 1927), Молуккских островах (Krumbeck, 1913; Jaworski, 1915), в Новой Каледонии (Mojsisovics, 1895, 1896), Новой Зеландии (Marshall, 1909; Trechmann, 1918), Японии (Nakazawa, 1964b), на Северо-Востоке СССР (Попов, 1961в; Афицкий, 1965, 1970), в Канаде (Tozer, 1967, 1979, 1980a, b), США (Smith, 1927; Muller, Ferguson, 1939; Silberling, Tozer, 1968), Колумбии (Trümpy, 1943; Kummel, Fuchs, 1953; Geyer, 1979), Перу (Jaworski, 1923; Kummel, Fuchs, 1953) и Чили (Cecioni, Westermann, 1968).

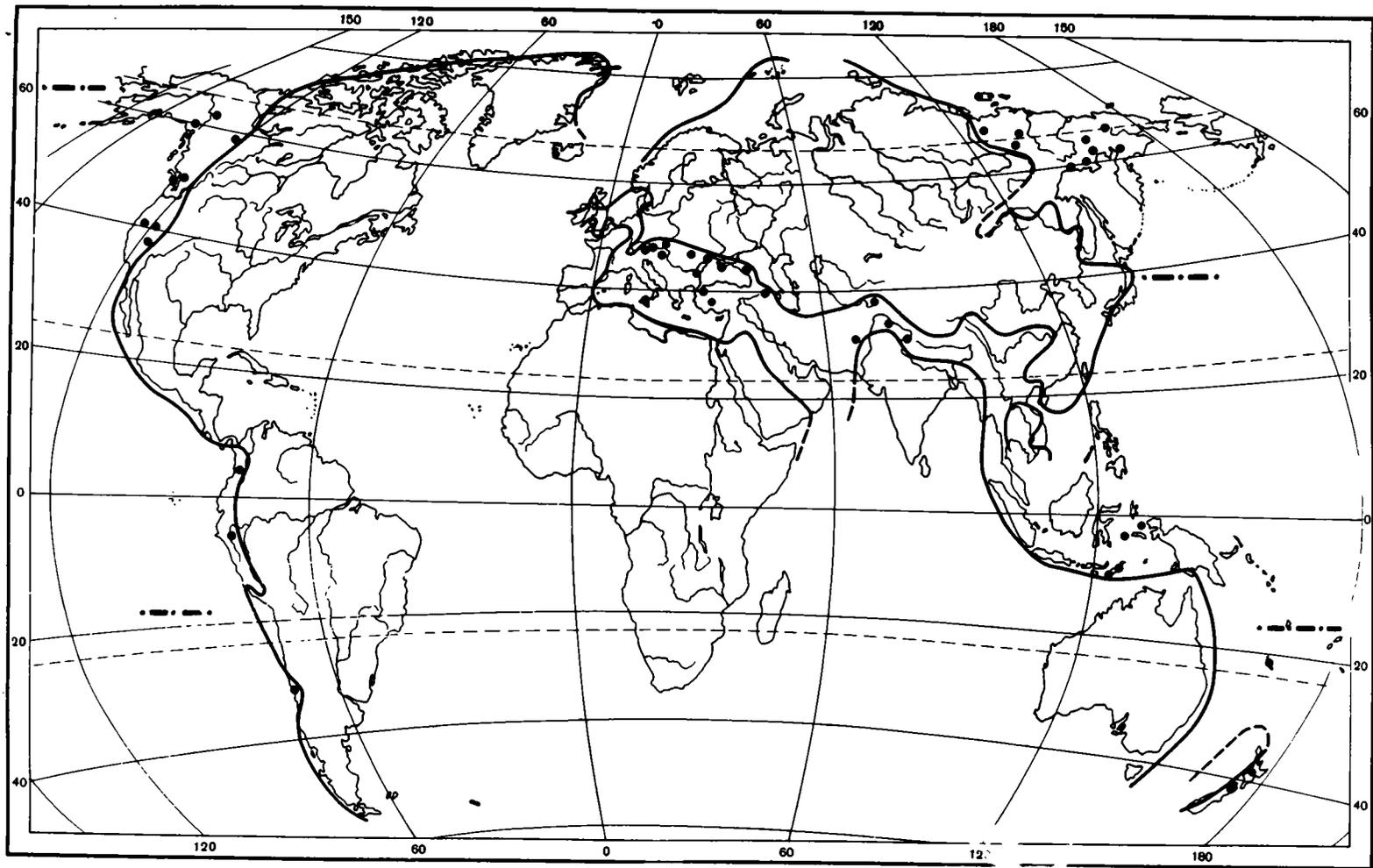


Рис. 100. Географическое распределение аммоноидей в позднем нории (рзте)

В рэте доживали последние тисбитиды, халоритиды, тибетитиды, дистихитиды, клидонитиды, метасибиритиды, гимнитиды, пинакоцератиды, кладисцитиды, арцестиды, мегафиллитиды, уссуритиды и дискофиллитиды. Совершенно неожиданно на этом заключительном этапе развития триасовых аммоноидей появились гетероморфы: рабдоцератиды, хористоцератиды, кохлоцератиды и циклоцельтитиды. Представители всех 30 рэтских родов известны в Тетической области. Ее акватории отличались максимальным разнообразием аммоноидей и, по-видимому, имели самые благоприятные условия для их существования. В конце триаса воды мелкого эпиконтинентального моря снова покрыли значительную часть Западной Европы, образовав огромный залив Тетиса, который захватил территорию Восточной Франции, ФРГ, Дании, Голландии, Южной Англии и Ирландии. На дне этого рэтского моря жили двустворки, гастроподы, беззамковые брахиоподы, фораманиферы и остракоды. По своему видовому разнообразию они значительно уступали обитателям Тетиса. Полное отсутствие аммоноидей и редкость других стеногалинных форм в рэтском эпиконтинентальном море объясняются его пониженной соленостью (Hallam, El Shaarawy, 1982).

Наиболее заметную группу среди рэтских аммоноидей составляли гетероморфы. Почти все их местонахождения ограничены рамками Тетической области (Wiedmann, 1973b). Они обнаружены в Восточных Альпах (Mojsisovics, 1893), Западных и Восточных Карпатах (Kutassy, 1928; Kollárová-Andrusovová, 1973), Венгрии (Kutassy, 1927), Болгарии (Захариева-Ковачева, 1967), Сицилии (Gemmelaro, 1904), на Памире (Кушлин, 1965; Дронов и др., 1982), Тиморе (Welter, 1914; Tozer, 1980a), Молуккских островах (Jaworski, 1915), в Юконе и Британской Колумбии (Tozer, 1967), Неваде и Калифорнии (Smith, 1927), Колумбии (Geyer, 1979) и Перу (Jaworski, 1923). Ареал гетероморфных аммоноидей позволяет довольно четко определить границы Тетической области на тихоокеанском побережье Америки, где она простиралась от Аляски до Перу включительно. На западе Тихого океана эта область протягивалась от Японских островов, вероятно, захватывая их южную часть, до Тимора.

В бореальных районах мира находки рэтских аммоноидей чрезвычайно редки. В отложениях этого возраста на огромной территории Северо-Востока СССР собран небольшой комплекс космополитных родов: *Cladiscites*, *Arcestes*, *Placites*, *Megaphyllites*, *Rhacophyllites* и, возможно, *Halorites*. Исключение из этого правила составляет единственное местонахождение на Чукотке, в верховьях Большого Анюя, где наряду с перечисленными родами обнаружены тетические формы, в том числе *Rhabdoceras* (Афицкий, 1965, 1970). На Шпицбергене и арктических островах Канады к рэтскому ярусу относятся слои с *Monotis ochotica*, в которых до сих пор не найдено ни одного аммонита.

В Нотальную область входили Новая Зеландия и Новая Каледония. Здесь вместе с бореальными рэтскими двустворками *Monotis ochotica* встречены космополитные аммоноидеи (*Arcestes*, *Stenarcestes*, *Pinacoceras*). К этой области, вероятно, следует отнести и Чили (Cecioni, Westermann, 1968), где найдены *Arcestes* и *Cladiscites* с бореальными видами двустворок (*Minetrigonia* aff. *otamitensis*, *Otapiria* cf. *ussuriensis*).

* * *

Таким образом, в триасовом периоде вполне определенно проявляется географическая дифференциация аммоноидей. Выраженная вначале довольно слабо, уже с середины наммальского века (джелама) она становится достаточно отчетливой, причем эта тенденция к пространственному обособлению морских фаун усиливается со временем. Особенно резко проявляются различия между Тетической и Бореальной областями. На протяжении всего триаса акватории Тетической области отличались наибольшим разнообразием аммоноидей. По-видимому, они находились в климатическом поясе, наиболее благоприятном

для развития морских фаун. Этот пояс можно сопоставить с тропической и субтропической областями. Бореальные аммоноидеи значительно уступают в своем таксономическом разнообразии. Особенно бедными они становятся в норийском веке.

На протяжении раннего и среднего триаса граница рассматриваемых зоогеографических областей проходила в Восточной Азии между Японией и Сахалином, а в Северной Америке — примерно между США и Канадой, т.е. приблизительно на одной и той же географической широте. В кариин граница Бореальной области в Новом Свете отодвинулась к северным берегам Аляски, а на восточном побережье Азии она переместилась начиная с юга в Южную Японию. Таким образом, в позднем триасе Тетическая и Бореальная обл. приобрели асимметричные очертания. Только со среднего триаса проступают контуры Нотальной области, которая охватывала Новую Зеландию и Новую Каледонию, а в рэте, возможно, включала и Чили. Как и Бореальная область, она характеризуется обедненными фаунистическими комплексами, которые в анизии включают и биполярные формы.

Четкость этой зоогеографической схемы нарушается присутствием типичных тетических фаун в джегаме Южной Аляски, верхнем триасе Корякского нагорья и рэте Чукотки. Вероятно, их появление в таких высоких широтах объясняется действием теплых океанских течений. Эти течения могли вызвать и общую асимметрию зоогеографических областей в позднем триасе, хотя делаются попытки истолковать ее с мобилистских позиций (Дагис, 1976; Дагис и др., 1979).

В перми и триасе, очевидно, не было единого центра происхождения и миграции аммоноидей. Самые древние цератиты описаны из роудских отложений Западного Техаса. Первые отоцератины появились в амарассии Мексики; их основное развитие протекало в позднепермских бассейнах Закавказья, Ирана и Южного Китая. Первые сагелератины обнаружены в гандаре Соляного кряжа, пинакоцератины — в спате Албании, мегафиллитины — в спате Китая, филлоцератины — в джегаме Южного Приморья. Труднее определить центры происхождения микроцератин, птихитин, цератитин, арцестин и лобитин, поскольку самые древние представители каждого из указанных подотрядов обнаружены в нескольких районах земного шара. Тем не менее, несомненно, что на всем протяжении триаса основной областью развития аммоноидей оставался Тетис, откуда они распространились в другие бассейны мира. Однако наряду с Тетисом в различные эпохи существовали и другие, менее значительные, центры происхождения аммоноидей, в которых появились эндемичные роды (Захаров, 1977б, 1980; Zakharov, 1980). Важнейшими из них были Северо-Восток СССР, Запад США и Канада. Зоогеографический анализ опровергает неожиданный вывод австрийских геологов Кристан-Тольман и Тольмана (Kristan-Tollmann, Tollmann, 1982a, b) о том, что родиной тетической фауны в триасе была Британская Колумбия. В лучшем случае эту провинцию Канады можно рассматривать как один из нескольких центров происхождения триасовых аммоноидей.

Широкое географическое распространение цератитов в начале рэта и их быстрое, полное вымирание на границе с юрой невольно вызывают мысль о действии каких-то глобальных факторов. Ими могли быть эвстатическое понижение уровня Мирового океана и, как следствие, осушение шельфовых морей — мест обитания аммоноидей или их опреснение, оказавшееся губительным для стеногалинных головоногих.

ЛИТЕРАТУРА

- Азарян Н.Р., Ростовцев К.О.* Аммоноидеи слоев с Слагаи нижнего триаса Закавказья. — Изв. АН АрмССР. Науки о Земле, 1981, т. 34, N 3, с. 22—37.
- Акимушкин И.И.* Головоногие моллюски морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 236 с.
- Алексеев С.Н., Аркадьев В.В., Вавилов М.Н.* Внутреннее строение и онтогенез некоторых среднетриасовых цератитов. — Палеонтол. журн., 1984, N 2, с. 51—64.
- Аркадьев В.В.* Внутреннее строение и онтогенез бореальных представителей семейства Hungaritidae (Ammonoidea). М., 1981. 11 с. Рукопись деп. в ВИНТИ 06. 10. 81, N 4704-81 Деп.
- Аркадьев В.В.* Стратиграфия и аммоноидеи среднего триаса Северного Верхоянья: Автореф. дис. канд. геол.-минерал. наук. Л., 1982. 26 с.
- Аркелл В.* Юрские отложения земного шара. М.: Изд-во иностр. лит., 1961. 801 с.
- Архипов Ю.В.* Стратиграфия триасовых отложений Восточной Якутии. Якутск: Якут. кн. изд-во, 1974. 270 с.
- Архипов Ю.В., Вавилов М.Н.* Dittmaritoides — новый род аммоноидей из норийских отложений Северо-Восточной Азии. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия триаса Средней Сибири. М.: Наука, 1980, с. 3—9.
- Астахова Т.В.* Стратиграфия и фауна нижнего триаса хребта Каратау на полуострове Мангышлак: Автореф. дис. канд. геол.-минерал. наук. Л., 1957. 14 с.
- Астахова Т.В.* О новом семействе нижнетриасовых цератитов — Dorigranitidae. — Докл. АН СССР, 1960а, т. 131, N 4, с. 945—947.
- Астахова Т.В.* Новые раннетриасовые цератиты Мангышлака. — В кн.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1960б, ч. 2, с. 139—159.
- Астахова Т.В.* Нові амоніти дорикранітового горизонту Мангышлаку. — Допов. АН УРСР, 1964, N 3, с. 378—382.
- Астахова Т.В.* Некоторые карнийские аммоноидеи Крыма. — Палеонтол. сб., 1968а, N 5, вып. 1, с. 81—86.
- Астахова Т.В.* Норийские аммоноидеи Крыма. — Палеонтол. сб., 1968б, N 5, вып. 2, с. 45—49.
- Астахова Т.В.* Триасові двостулкові і головоногі моллюски Криму. Киев: Наук. думка, 1971. 116 с.
- Астахова Т.В.* Первая находка среднетриасового аммонита из таврической свиты Горного Крыма. — Геол. журн., 1976, N 6, с. 131—134.
- Аузрбах И.Б.* Гора Богдо. — Зап. Рус. геогр. о-ва, 1871, т. 4, с. 1—81.
- Афицкий А.И.* Первая находка Rhabdoceras на Северо-Востоке СССР. — Палеонтол. журн., 1965, N 3, с. 137—138.
- Афицкий А.И.* Биостратиграфия триасовых и юрских отложений бассейна реки Большой Анжуй. М.: Наука, 1970. 146 с.
- Афицкий А.И.* Проблема рэтского яруса и фактологические основы ее разрешения. — Тр. Сев.-Вост. комплекс. ин-та ДВНЦ АН СССР, 1974, вып. 63, с. 54—67.
- Барсков И.С.* Жизненные формы и экогенез цефалопод в палеозое. — В кн.: Моллюски. Основные результаты их изучения. Сб. 6. Л.: ЗИН, 1979, с. 28—29.
- Баярунас М.В.* Возраст слоев с Dorigranites. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1936, N 4, с. 539—546.
- Бобылев В.В., Салун С.А., Шевырев А.А.* Коткрытию нижне- и среднетриасовых отложений в Среднем Приамурье. — Докл. АН СССР, 1963, т. 149, N 1, с. 146—148.
- Борисяк А.А.* Курс палеонтологии. Ч.1. Беспозвоночные. М.: Сабашниковы, 1905. 363 с.
- Бурий И.В., Жарникова Н.К.* Новые виды триасовых цератитов Дальнего Востока. — В кн.: Сб. статей по палеонтологии и биостратиграфии. Л.: НИИГА, 1962, вып. 29, с. 78—92.
- Бурий И.В., Жарникова Н.К.* Новые раннетриасовые цератиты Южного Приморья. — В кн.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Наука, 1972, с. 150—160.
- Бурий И.В., Жарникова Н.К.* Палеобиогеографическое районирование бассейна Тихого океана в триасовое время. — В кн.: Эволюция органического мира Тихоокеанского пояса. Владивосток: ДВНЦ, 1977, с. 89—113.
- Бурий И.В., Жарникова Н.К.* Аммоноидеи из тирилотовой зоны Южного Приморья. — Палеонтол. журн., 1981, N 3, с. 61—69.
- Бычков Ю.М.* Нижний триас верховьев р. Кулу. — В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магадан: Кн. изд-во, 1972, вып. 20, с. 78—82.
- Бычков Ю.М.* Новые поздне триасовые трахицера-

- тиды Северо-Востока СССР. — Колыма, 1973, N 10, с. 35—38.
- Бычков Ю.М.** Норийские сирениты Северо-Востока СССР и вопросы систематики трахицератид. — Палеонтол. журн., 1975, N 4, с. 9—19.
- Бычков Ю.М.** Опорные разрезы триаса верховьев р. Колымы и Северного Приохотья. — В кн.: Стратиграфия и фауна бореального триаса. М.: Наука, 1977, с. 51—82.
- Бычков Ю.М., Алабушева А.В.** Редкие и новые карнийские цератиты Северо-Востока СССР. — Колыма, 1982, N 8, с. 28—30.
- Бычков Ю.М., Дагис А.С., Ефимова А.Ф., Полуботко И.В.** Атлас триасовой фауны и флоры Северо-Востока СССР. М.: Недра, 1976. 267 с.
- Бычков Ю.М., Полуботко И.В.** Первый *Himavatites* на северо-востоке Азии. — Палеонтол. журн., 1970, N 2, с. 114—119.
- Бычков Ю.М., Чехов А.Д.** Находка триасовых тетических аммоноидей в Корякском нагорье. — Докл. АН СССР, 1979, т. 245, N 3, с. 676—678.
- Вавилов М.Н.** К биостратиграфии оленекского яруса Западного Верхоянья. — Вестн. ЛГУ, Геология. География, 1965, N 12, вып. 2, с. 17—27.
- Вавилов М.Н.** Онтогенетическое развитие некоторых анизийских аммоноидей Таймыра. — Палеонтол. журн., 1969, N 2, с. 39—48.
- Вавилов М.Н.** Биостратиграфия анизийского яруса Восточного Таймыра. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1973, N 8, с. 118—126.
- Вавилов М.Н.** Новый род аммоноидей карнийского яруса Восточной Якутии. — В кн.: Стратиграфия и фауна бореального триаса. М.: Наука, 1977, с. 27—30.
- Вавилов М.Н.** Некоторые анизийские аммоноидеи севера Сибири. — Палеонтол. журн., 1978, 1979, N 3, с. 49—56.
- Вавилов М.Н., Алексеев С.Н.** Онтогенетическое развитие и внутреннее строение среднетриасового рода *Agistoptychites* — Палеонтол. журн., 1979, N 3, с. 49—56.
- Вавилов М.Н., Алексеев С.Н., Алабушева А.В.** Среднетриасовый род *Arctogymnites* (Ammonoidea) — Палеонтол. журн., 1982, N 1, с. 46—53.
- Вавилов М.Н., Каплан М.Е.** Триасовые отложения мыса Цветкова (Восточный Таймыр). — В кн.: Биостратиграфия бореального мезозоя. Новосибирск: Наука, 1974, с. 24—39.
- Вавилов М.Н., Корчинская М.В.** Первая находка ладинских аммоноидей на Восточном Таймыре. — Палеонтол. журн., 1973, N 4, с. 125—129.
- Вавилов М.Н., Лозовский В.Р.** К вопросу о ярусном расчленении нижнего триаса. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1970, N 9, с. 93—99.
- Власов Н.Г.** Стратиграфия и тектоника Юго-Западного Дарваза: Автореф. дис. канд. геол.-минерал. наук. Л., 1963. 24 с.
- Возин В.Ф.** Стратиграфия мезозойских отложений бассейна р. Яны. — Тр. Якут. фил. СО АН СССР, 1962, т. 15, с. 119.
- Возин В.Ф.** Два вида рода *Sirenites* Mojsisovics из карнийского яруса Нельгехинского хребта. — В кн.: Палеонтология и биостратиграфия палеозойских и триасовых отложений Якутии. М.: Наука, 1965, с. 86—90.
- Возин В.Ф.** Новые представители раннетриасовых цератитов в Верхоянском хребте. — В кн.: Проблемы палеозоогеографии мезозоя Сибири. М.: Наука, 1972, с. 45—55.
- Воинова Е.В., Кипарисова Л.Д., Робинсон В.Н.** Класс *Cephalopoda*. Головоногие. — В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. М.; Л.: Госгеолтехиздат, 1947, т. 7. Триасовая система, с. 124—176.
- Ву Хук Д.** Стратиграфия триаса Вьетнама. — В кн.: Геология и полезные ископаемые стран Азии, Африки и Латинской Америки. М., 1980, с. 34—46.
- Гаврилова В.А.** Некоторые позднеленекские аммоноидеи Горного Мангышлака. — В кн.: Ежегодник Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л.: Наука, 1980, т. 23, с. 16—27.
- Ганев М.** Триаска цефалоподна фауна от областта на Лудокамчийския пролом. — Тр. върху геол. България. Палеонтология, София, 1961, кн. 3, с. 177—207.
- Ганев М., Стефанов С., Чаталов Г.** Стратиграфия и литология на средния триас в сондажите при Кнежа. — Изв. Геол. ин-та Бълг. АН. Сер. стратигр. и литол., 1973, N 22, с. 99—118.
- Громов В.В., Тучков И.И.** О биостратиграфическом значении норийских монотисов. — Докл. АН СССР, 1971, т. 200, N 5, с. 1169—1172.
- Дагис А.С.** Проблема рэтского яруса. — Геология и геофизика, 1963, N 8, с. 13—25.
- Дагис А.С.** Триасовые брахиоподы (морфология, система, филогения, стратиграфическое значение и биогеография). Новосибирск: Наука, 1974. 388 с.
- Дагис А.С.** Основные черты биогеографии морей триаса. — Доклады сов. геологов на 24 сес. Междунар. геол. конгр. Палеонтология и морская геология. М.: Наука, 1976, с. 109—119.
- Дагис А.С.** Стратиграфия и палеонтология триаса Сибири. — В кн.: Мезозой и кайнозой Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1981, с. 5—18.
- Дагис А.С.** Морфология, система и эволюция рода *Nordopficeras* (аммоноидеи). — В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983, с. 37—51.
- Дагис А.С., Архипов Ю.В., Бычков Ю.М.** Стратиграфия триасовой системы Северо-Востока Азии. М.: Наука, 1979. 243 с.
- Дагис А.С., Ермакова С.П.** Триасовые аммоноидеи севера Сибири (семейство *Ragororaposegatiidae*). М.: Наука, 1981. 107 с.
- Дагис А.С., Шевырев А.А.** Зоогеография триасовых морей. — В кн.: Тр. 21 сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Магадан: Кн. изд-во, 1981, с. 113—119.
- Динер К.** Триасовые фауны цефалопод Приморской области в Восточной Сибири. — Тр. Геол. ком., 1895, т. 14, N 3, с. 59.

- Динер К.* Основы биостратиграфии. М.; Л.: Новосибирск: Гос. науч.-техн. горногеологический изд-во, 1934. 271 с.
- Диц Р., Холден Дж.* Распад Пангеи. — В кн.: Новая глобальная тектоника (Тектоника плит). М.: Мир, 1974, с. 315—329.
- Дронов В.И., Мельникова Г.К., Паевская Е.Б., Шевырев А.А.* О возрасте игримьозской свиты. — Докл. АН СССР, 1982, т. 267, N 5, с. 1181—1183.
- Друщиц В.В., Богословская М.Ф., Догужаева Л.А.* Развитие септалных трубок и сифона в филогении аммоноидей. — Докл. АН СССР, 1976а, т. 226, N 5, с. 1189—1191.
- Друщиц В.В., Богословская М.Ф., Догужаева Л.А.* Эволюция септалных трубок у аммоноидей. — Палеонтол. журн., 1976б, N 1, с. 41—56.
- Друщиц В.В., Хиами Н.* Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов. — Палеонтол. журн., 1970, N 1, с. 35—47.
- Дю-Тойт А.* Наши странствующие континенты. — В кн.: Проблемы перемещения материков. М.: Изд-во иностр. лит., 1963, с. 7—63.
- Ермакова С.П.* Аммоноидеи и биостратиграфия нижнего триаса Верхоянского хребта. М.: Наука, 1981. 138 с.
- Ефимова Н.А., Кургалимова Г.Г.* О ярусном расчленении триасовой системы Альпийского пояса. — В кн.: Геология и полезные ископаемые стран Азии, Африки и Латинской Америки. М., 1978, N 3, с. 63—82.
- Ефремов И.А.* Об условиях нахождения остатков лабиринтодонтов в верфенских отложениях горы Богдо Астраханской губернии. — Тр. Геол. музея АН СССР, 1928, т. 3, с. 9—14.
- Жарникова Н.К.* Новые анизийские цератиты семейства *Ascochordiceratidae* Южного Приморья. — Палеонтол. журн., 1981, N 1, с. 29—37.
- Журмунский А.М.* О спиральх аммонитов. — Зап. геол. отд. О-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии, 1914, вып. 2, с. 94—120.
- Захариева-Ковачева К.* Норски амонити от триаса при Котел. — Годишн. Софийск. ун-те. Геол.-геогр. фак., 1967, т. 60, кн. 1, с. 75—106.
- Захариева-Ковачева К.* Нов принос към карнската амонитна фауна при Котел. — Годишн. Софийск. ун-те. Геол.-геогр. фак., 1970, т. 62, кн. 1, с. 9—33.
- Захаров Ю.Д.* Новые виды анизийских аммоноидей Южного Приморья. — Палеонтол. журн., 1967, N 3, с. 39—47.
- Захаров Ю.Д.* Биостратиграфия и аммоноидеи нижнего триаса Южного Приморья. М.: Наука, 1968. 175 с.
- Захаров Ю.Д.* Раннетриасовые *Olenekites* и *Keuserlingites* р. Оленек (результаты исследования цератитов в прозрачных шлифах). — В кн.: Триасовые беспозвоночные и растения Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ, 1970, с. 5—39.
- Захаров Ю.Д.* Отосегас Борсальной провинции. — Палеонтол. журн., 1971, N 3, с. 50—59.
- Захаров Ю.Д.* Новое ярусное и зональное расчленение нижнего отдела триаса. — Геология и геофизика, 1973, N 7, с. 51—58.
- Захаров Ю.Д.* Новые данные о внутреннем строении раковины каменноугольных, триасовых и меловых аммоноидей. — Палеонтол. журн., 1974, N 1, с. 30—41.
- Захаров Ю.Д.* Новая находка *Pearcylandites* в триасе Востока СССР. — Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР, 1976, т. 42 (145), с. 68—72.
- Захаров Ю.Д.* Онтогенез цератитов рода *Pinacoseras* и особенности развития подотряда *Pinacoseratina*. — Палеонтол. журн., 1977а, N 4, с. 59—66.
- Захаров Ю.Д.* Особенности географической дифференциации морских беспозвоночных раннего триаса. — В кн.: Эволюция органического мира Тихоокеанского пояса. Владивосток: ДВНЦ, 1977б, с. 63—88.
- Захаров Ю.Д.* Раннетриасовые аммоноидеи Востока СССР. М.: Наука, 1978. 224 с.
- Захаров Ю.Д.* Центры расселения морских беспозвоночных перми и раннего триаса. — В кн.: Экосистемы в стратиграфии. Владивосток: ДВНЦ, 1980, с. 81—91.
- Захаров Ю.Д.* Рост и развитие аммоноидей и некоторые проблемы экологии и эволюции. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН, 1983, с. 26—31.
- Зоненшайн Л.П., Кипарисова Л.Д., Окунева Т.М.* Первая находка морских триасовых отложений в Монголии. — Докл. АН СССР, 1971, т. 199, N 1, с. 167—170.
- Зуев Г.В.* Живые ракеты. Киев: Наук. думка, 1970. 84 с.
- Зуев Г.В., Махлин В.З.* Гидростатика и вертикальное распространение головоногих моллюсков в ходе их эволюции (на основе анализа эколого-морфологических особенностей строения раковины). — В кн.: Тр. 19 сесс. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л.: Наука, 1979, с. 136—145.
- Зуев Г.В., Несис К.Н.* Кальмары (биология и промысел). М.: Пищ. пром-сть., 1971. 360 с.
- Иванов А.Н.* О планктонном образе жизни мезозойских аммонитов. — В кн.: Тр. 19 сесс. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л.: Наука, 1979, с. 127—136.
- Иванов А.Н., Стумбур Х.А.* О стадиях роста раковины у современного наутилуса. — В кн.: Вопросы эволюции, экологии и тафономии позднемезозойских аммонитов. Ярославль; 1975, с. 58—69.
- Какбадзе М.В.* Анцилоцератиды Юга СССР и их стратиграфическое значение. Тбилиси: Мецниереба, 1981. 197 с.
- Кипарисова Л.Д.* Палеонтологическое обоснование стратиграфии триасовых отложений Приморского края. Ч. 1. Головоногие моллюски. — Тр. ВСЕГЕИ. Н.С., 1961, т. 48. 278 с.
- Кипарисова Л.Д., Азарян Н.Р.* *Nairites* — новый род позднетриасовых цератитов из Армянской ССР. — Палеонтол. журн., 1963, N 1, с. 53—57.
- Кипарисова Л.Д., Курбатов В.С.* О наличии триасовых отложений в Туаркыре. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1952, N 6, с. 76—84.

- Кипарисова Л.Д., Попов Ю.Н.* Расчленение нижнего отдела триасовой системы на ярусы. — Докл. АН СССР, 1956, т. 109, N 4, с. 842—845.
- Кипарисова Л.Д., Попов Ю.Н.* Проект расчленения нижнего отдела триаса на ярусы. — В кн.: Докл. сов. геологов на 22 сес. Междунар. геол. конгр. Пробл. 16а. М.: Недра, 1964, с. 91—99.
- Кипарисова Л.Д., Попов Ю.Н., Робинсон В.Н.* Отряд Ceratitida. Цератиты. — В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. 2. Аммоноидеи (цератиты и аммониты). Внутреннеравнинные. М.: Госгеолтехиздат, 1958, с. 21—52.
- Корчинская М.В.* Оленекские аммониты Шпицбергена. — Учен. зап. НИИГА, 1970, вып. 27, с. 80—89.
- Корчинская М.В.* Биостратиграфия и фауна триасовых отложений Свальбарда: Автореф. дис. канд. геол.-минерал. наук. Л., 1975. 25 с.
- Корчинская М.В.* Ранненорийская фауна архипелага Свальбард. — В кн.: Геология осадочного чехла архипелага Свальбард. Л.: НИИГА, 1980, с. 30—43.
- Корчинская М.В.* Объяснительная записка к стратиграфической схеме мезозоя (триас) Свальбарда. Л.: Севморгеология, 1982. 99 с.
- Корчинская М.В.* Новые цератиты из верхнеоленекских отложений Шпицбергена. — Палеонтол. журн., 1983, N 3, с. 109—112.
- Кургалимова Г.Г.* Новые находки карнийских арцестид (Ceratitida) на Северо-Западном Кавказе. — Палеонтол. журн., 1977, N 2, с. 134—137.
- Кушлин Б.К.* Стратиграфия триасовых отложений Центрального Памира. — В кн.: Материалы по геологии Памира, Душанбе, 1963, вып. 1, с. 65—88.
- Кушлин Б.К.* Прямые аммоноидеи из триаса Памира. — Палеонтол. журн., 1965, N 3, с. 134—141.
- Кушлин Б.К.* Памирская геосинклиналь. — В кн.: Стратиграфия СССР, Триасовая система. М.: Недра, 1973, с. 374—394.
- Леонов Г.П.* Основы стратиграфии. М.: Изд-во МГУ, 1973. Т. 1. 530 с.
- Липатова В.В., Лопато А.Ю., Подгорный Ю.И., Рыков С.П., Старожилова Н.Н.* Послойное описание разрезов. — В сб.: Стратотипический разрез баскунчакской серии нижнего триаса горы Большое Богдо. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1972, с. 8—45.
- Лисицын А.П., Виноградов М.Е.* Глобальные закономерности распределения жизни в океане и их отражение в составе донных осадков. Образование и распределение биогенных осадков. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1982, N 4, с. 5—24.
- Лубовий Д.* Цефалоподы из ханбулошкого кречнака Црвене Грете (Дурмитор). — Геол. анали Балкан. п-ова, 1976, кн. 40, с. 201—211.
- Лучников В.С.* Новые данные о триасовых отложениях Юго-Западного Дарваза. — Бюл. МСИП. Отд. геол., 1979, т. 54, вып. 3, с. 28—35.
- Мазарович А.Н.* Стратиграфия континентальных пермских образований бассейна Волги и Вятки. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1934, т. 12, N 1, с. 58.
- Мазарович А.Н.* О триасе горы Богдо. — Учен. зап. МГУ, 1939, вып. 26. Геол., кн. 1, с. 54—74.
- Международный стратиграфический справочник. Руководство по стратиграфической классификации, терминологии и их применению. М.: Мир, 1978. 226 с.
- Миклухо-Маклай А.Д.* Верхний палеозой Средней Азии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1963. 329 с.
- Митрова С.Х.* Нова налазишта анизиске фауне у долини Црног Дрима. — Тр. Геол. завод Народн. Республ. Македоније, 1958, вып. 6, с. 63—79.
- Митрова С.Х., Нестеровски И.* Нова налазишта триаске фауне на планини Стогово (Западна Македонија). — Тр. Геол. завод Народн. Республ. Македоније, 1960, вып. 7, с. 97—111.
- Мовшович Е.В.* Палеогеография и палеотектоника Нижнего Поволжья в пермском и триасовом периодах. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1977. 240 с.
- Найдин Д.П.* Геохронология мезозоя. — В кн.: Итоги науки и техники. Стратиграфия. Палеонтология. М.: ВИНТИ, 1982, т. 11, с. 34—73.
- Неймайр М.* История Земли. Т.2. Петербург: Просвещение, 1904. 848 с.
- Несис К.Н.* Экологическая классификация (жизненные формы) головоногих моллюсков. — В кн.: Итоги науки и техники. Зоология беспозвоночных. Т.2. Промысловые моллюски. М.: ВИНТИ, 1973, с. 8—59.
- Несис К.Н.* Гигантские кальмары. — Природа, 1974, N 6, с. 54—60.
- Несис К.Н.* Эволюция жизненных форм современных головоногих моллюсков. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1975, т. 101, с. 124—142.
- Несис К.Н.* Наутилус в аквариуме. — Природа, 1978, N 7, с. 43—59.
- Несис К.Н.* Принципы систематики современных головоногих моллюсков. — Бюл. МОИП, Отд. геол., 1982, т. 57, вып. 4, с. 99—112.
- Окунева Т.М.* О находке триасовых аммоноидей в халчерангинской свите Центрального Забайкалья. — Зап. Забайкальск. фил. Геогр. о-ва СССР, 1969, вып. 35, с. 48—49.
- Окунева Т.М.* Биостратиграфическое расчленение триаса Забайкалья и Хабаровского края. — В кн.: Мезозой Северо-Востока СССР. Магадан, 1975, с. 52—53.
- Окунева Т.М.* Раннетриасовые моллюски из района хр. Большие Чурки (Хабаровский край). — Тр. ВСЕГЕИ, Н.с., 1976а, т. 263, с. 28—45.
- Окунева Т.М.* Анизийские аммоноидеи из района хр. Большие Чурки (Хабаровский край). — Тр. ВСЕГЕИ, Н.с., 1976б, т. 263, с. 49—65.
- Окунева Т.М., Железнов А.А.* Нижне- и среднетриасовые отложения Хабаровского

- края. — Тр. ВСЕГЕИ, Н.с., 1976, т. 263, с. 15—27.
- Окунева Т.М., Железнов А.А., Смирнов А.Н.* Верхнетриасовые отложения побережья Тугурского залива (Западное Прихотье). — В кн.: Стратиграфия и фауна борсального триаса. М.: Наука, 1977, с. 83—99.
- Павлович П.* Налазак ханбулошке фауне у хемату Смерке, код Вареша у Босни. — Геол. анали Балкан. п-ова, 1960, кн. 27, с. 195—220.
- Петковић К.В., Милетић О.* Ново место налазак средне тријаске фауне у области Црнице и нег палеонтолошки приказ (Црна Гора). — Геол. анали Балкан. п-ова, 1953, кн. 21, с. 1—14.
- Петковић К.В., Михаиловић Д.* Налазак цефалоподске фауне у Слојевима донег тријаса Црне Горе, нег одлике и значај. — Геол. анали Балкан. п-ова, 1935, кн. 12, ч. 2, с. 253—269.
- Петренко В.М.* Некоторые важные находки раннетриасовой фауны на острове Шпицберген. — Учен. зап. НИИГА, Сер. палеонтол. и биостратигр., 1963, вып. 3, с. 50—54.
- Попов Ю.Н.* Биологическое и систематическое значение септы и лопастной сутуры аммоноидей. — Палеонтол. журн., 1959, N 4, с. 41—46.
- Попов Ю.Н.* Проблема рэтского яруса на северо-востоке Азии. — Сов. геология, 1961а, N 3, с. 79—87.
- Попов Ю.Н.* Триасовые аммоноидеи Северо-Востока СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1961б. 179 с.
- Попов Ю.Н.* Норийские аммоноидеи северо-востока Азии. — В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магадан: Сов. Колыма, 1961в, вып. 15, с. 194—207.
- Попов Ю.Н.* Некоторые раннетриасовые аммоноидеи Северного Кавказа. — Палеонтол. журн., 1962а, N 3, с. 40—46.
- Попов Ю.Н.* Новые виды аммоноидей из оленекского яруса Верхоянья и Лено-Оленекского междуречья. — Тр. НИИГА, 1962б, т. 127, с. 176—189.
- Рауп Д., Стэнли С.* Основы палеонтологии. М.: Мир, 1974. 390 с.
- Робинсон В.Н.* Геологический обзор области триаса и палеозоя бассейнов рек Лабы и Белой на Северном Кавказе. — Тр. Всесоюз. геологоразвед. об-ния. Л.; М.: Георазведиздат, 1932, вып. 226, с. 3—60.
- Робинсон В.Н.* Стратиграфический очерк и фауна аммонитов верхнего триаса Северного Кавказа. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1936, N 4, с. 549—567.
- Розанов А.Н.* Реферат статьи Динера об образе жизни и распространении аммонитов. — Зап. геол. отд. О-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии, 1914, т. 2, с. 141—157.
- Ростовцев К.О.* Западное Предкавказье. — В кн.: Объяснительная записка к проектам схем стратиграфии триасовых отложений Кавказа. Л.: ВСЕГЕИ, 1973, с. 50—55.
- Ростовцев К.О.* Раннетриасовые аммоноидеи Закавказья. — Бюл. МОИП, Отд. геол., 1980, т. 55, вып. 3, с. 83—92.
- Ростовцев К.О., Азарян Н.Р.* Граница палеозоя и мезозоя в Закавказье. — Докл. АН СССР, 1971, т. 199, N 2, с. 418—421.
- Руженцев В.Е.* Эволюция и функциональное значение перегородок аммонитов. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1946, N 6, с. 676—706.
- Руженцев В.Е.* Классификация надсемейства Otoceratopsae. — Палеонтол. журн., 1959, N 2, с. 56—67.
- Руженцев В.Е.* Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 331 с.
- Руженцев В.Е.* Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи. Общая часть. — В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 243—334.
- Руттен М.Г.* Геология Западной Европы. М.: Мир, 1972. 446 с.
- Славин В.И.* Стратиграфическое положение рэтского яруса. — Сов. геология, 1961, N 3, с. 69—78.
- Славин В.И.* Триасовые отложения Северного Афганистана. — Изв. вузов. Геология и разведка, 1970, N 10, с. 41—52.
- Славин В.И.* Триасовые отложения Афганской части Тетиса и их корреляции с сопредельными районами. — Вестн. МГУ Сер. 4, Геология, 1974, N 2, с. 22—31.
- Саратов Б.Г.* Древнейшие слои триаса и граница между пермью и триасом на Кавказе и Среднем Востоке. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1982, N 3, с. 65—79.
- Стефанов А.* Триаската фауна от Голо Бърдо. 2. Cephalopoda. — Изв. Природ. ин-т, София, 1936, кн. 9, с. 147—166.
- Стратиграфический кодекс СССР. Временный свод правил и рекомендаций. Л.: ВСЕГЕИ, 1977, 79 с.
- Тронков Д.* Основы на стратиграфията на триаса в Белоградчишкия антиклинорий (Северозападна България). — Изв. Геол. ин-т Бълг. АН. Сер. стратигр. и литол., 1973, кн. 22, с. 73—98.
- Тронков Д.* Бележки върху стратиграфията на триаса в Голо Бърдо. — Палеонтол., стратигр. и литол., кн. 1. София, 1975, с. 71—84.
- Тронков Д., Енчева М., Трифонова Е.* Стратиграфия на триаската система в Северозападна България. — Изв. Геол. ин-т Бълг. АН, 1965, кн. 14, с. 261—292.
- Тучков И.И.* Фауна морского рэта северо-востока Азии. — В кн.: Ежегодник Всесоюз. палеонтол. о-ва, 1956, т. 15, с. 117—220.
- Тучков И.И.* Стратиграфия верхнетриасовых, юрских, нижнемеловых отложений и перспективы нефтегазоносности Северо-Востока СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1962а. 187 с.
- Тучков И.И.* Проблема рэтского яруса и нижняя граница юрской системы. — В кн.: Докл. сов. геологов к I Междунар. коллоквиуму по юрской системе: Стратиграфия юрской системы. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1962б, с. 77—94.

- Тучков И.И. Еще раз о проблеме рэта и о верхней границе норийского яруса. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1966, N 12, с. 113—117.
- Фишер А.Г. Широкие изменения в органическом разнообразии. — Океанология, 1964, т. 4, вып. 1, с. 98—111.
- Фромаже Ж. Проблема рэтского яруса. — В кн.: Тр. 17 сес. Междунар. геол. конгр. М.: Госнаучтехиздат, 1940, т. 5, с. 417—423.
- Худoley К.М. Палеозоогеографические таксоны, их развитие, климатическая зональность и пути миграции мезозойских аммоноидей в Тихом океане. — В кн.: Палеонтология, палеобиогеография и мобилизм: Тр. 21 сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Магадан: кн. изд-во, 1981, с. 119—128.
- Хэллем А. Юрский период. Л.: Недра, 1978. 272 с.
- Чернов А.А. О функциональном значении переродок у аммоноидей. — Палеонтол. журн., 1961, N 1, с. 6—11.
- Чернов В.Г. Стратиграфия Мраморошской зоны утесов Советских Карпат. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1972, т. 47, вып. 6, с. 60—72.
- Чернов В.Г., Славин В.И. О верхнетриасовых отложениях Советских Карпат. — Докл. АН СССР, 1971, т. 200, N 5, с. 1177—1180.
- Чехов А.Д., Бычков Ю.М. Новые данные о триасовых отложениях хребта Кэнкэрэн (Корякское нагорье). — В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магадан: Кн. изд-во, 1980, вып. 25, с. 10—16.
- Шевырев А.А. Онтогенетическое развитие некоторых аннзийских цератитов Кавказа. — Палеонтол. журн., 1961, N 4, с. 71—85.
- Шевырев А.А. Развитие лопастной линии и терминология ее элементов у мезозойских аммоноидей. — Палеонтол. журн., 1962, N 2, с. 21—33.
- Шевырев А.А. Надотряд Ammonoidea. — В кн.: Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. М.: Изд-во АН СССР, 1965, с. 166—182.
- Шевырев А.А. Триасовые аммоноидеи Юга СССР. М.: Наука, 1968. 272 с.
- Шевырев А.А. Современное состояние систематики триасовых аммоноидей. — В кн.: Информационные материалы о деятельности научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1973 г. М.: ПИН, 1974, с. 14—21.
- Шевырев А.А. Всесоюзный коллоквиум по головному моллюскам. — Палеонтол. журн., 1978, N 4, с. 136—137.
- Шевырев А.А. Пермские цератиты на последнем этапе своего развития. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1981, т. 56, вып. 1, с. 146—147.
- Шевырев А.А. Система и филогения цератитов. — В сб.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН, 1983, с. 31—32.
- Шевырев А.А. Триасовые аммоноидеи. Автореф. дис... д-ра биол. наук. М., 1984. 47 с.
- Шевырев А.А., Ермакова С.П. К систематике цератитов. — Палеонтол. журн., 1979, N 1, с. 52—58.
- Шиманский В.Н. Современный наutilus и его значение для изучения ископаемых головоногих. — Учен. зап. Моск. пед. ин-та, 1948, т. 52, вып. 3, с. 77—151.
- Шиманский В.Н. Подкласс Ectocochlia. Наружнораковинные. Общая характеристика. — В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 18—29.
- Abich H.W. Geologische Forschungen in den Kaukasischen Ländern. Th. 1. Eine Bergkalkfauna aus der Araxes-Enge bei Djoulfa in Armenien. Wien, 1878. 126 S.
- Airaghi C. Nuovi cefalopodi del "calcare di Esino". — Palaeontogr. ital., 1902, vol. 8, p. 21—41.
- Alberti F.A. Beitrag zu einer Monographie des Bunten Sandsteins, Muschelkalks und Keupers und die Verbindung dieser Gebilde zu einer Formation. Stuttgart; Tübingen: Cotta'schen Buchh., 1834. 366 S.
- Allasinaz A. Cefalopodi e gasteropodi dello Julico in Lombardia. - Riv. ital. paleontol. e stratigr., 1968, vol. 74, N 2, p. 327—400.
- Arabu N. Essai d'une nouvelle classification des ammonoidés triasiques. — C.r. Acad. sci. D, 1932, vol. 194, p. 559—561.
- Arabu N. Essai d'une nouvelle classification des ammonoidés triasiques, vue generale sur leurs origines. — Bull. Soc. géol. France. Sér. 5, 1933, t. 2, p. 237—274.
- Ardaens R., Colin J.-P., Kozur H. Sur la présence de Scythien supérieur fossilifère dans la chaîne du Vardoussia (Crece continentale): Conséquences paléogéographiques. — Bull. Soc. géol. France, 1979, t. 21, fasc. 3, p. 132—135.
- Arkell W.J. A classification of the Jurassic ammonites. — J. Paleontol., 1950, vol. 24, N 3, p. 354—364.
- Arkell W.J., Kummel B., Wright C.W. Mesozoic Ammonoidea. — In: Treatise on invertebrate paleontology. N.Y.; Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kans. press, 1957, pt L, p. 80—471.
- Arthaber G. Die Cephalopodenfauna der Reiflinger Kalke. Abt. 1, 2. — Beitr. Geol. Paläontol. Österr.-Ungarns und Orients Wien, 1896, Bd. 10, H. 1/2, S. 1—112; H. 4, S. 192—242.
- Arthaber G. Die alpine Trias des Mediterran-Gebietes. — In: Lethaea geognostica. Stuttgart, 1906. T. 2. Das Mesozoicum, Bd. 1. Lfg. 3, S. 223—472.
- Arthaber G. Über die Entdeckung von Untertrias in Albanien und ihre faunistische Bewertung. — Mitt. Geol. Ges. Wien, 1908, Bd. 1, S. 245—289.
- Arthaber G. Die Trias von Albanien. — Beitr. Paläontol. Geol. Österr.-Ungarns und Orients Wien, 1911, Bd. 24, S. 169—277.
- Arthaber G. Grundzüge einer Systematik der triadischen Ammonen. — Centralbl. Miner., Geol. und Paläontol., 1912a, S. 245—256.
- Arthaber G. Über die Horizontierung der Fossilfunde am Monte Cuoco (italiänische Carnia) und über die systematische Stellung von Cucoceras Diener. — Jb. Geol. Reichsanst. Wien, 1912b, Bd. 62, S. 333—357.
- Arthaber G. Die Trias von Bithynien (Anatolien). — Beitr. Paläontol. Geol. Österr.-Ungarns und Orients Wien, 1914, Bd. 27, S. 85—206.
- Arthaber G. Die Fossilführung der anisichen Stufe

- in der Umgebung von Trient. — Jb. Geol. Reichsanst. Wien, 1916, Bd. 65, H. 3/4, S. 239—260.
- Arthaber G.* Ammonoidea leiostraca aus der Oberen Trias von Timor. — Jb. mijnw. nederl. ind., 1927, bd. 55, N 2, biz. 1—174.
- Assereto R.* Fossili dell'anisico superiore della Val Camonica. — Riv. ital. paleontol. e stratigr., 1963, vol. 69, N 1, p. 3—123.
- Assereto R.* Sul ritrovamento di Cefalopodi anisici nella Val Romana (Alpi Giulie Occidentali). — Riv. ital. paleontol. e stratigr., 1966a, vol. 72, N 3, p. 591—606.
- Assereto R.* Note tassonomiche sul genere Longobardites Mojsisovics con revisione delle specie italiane. — Riv. ital. paleontol. e stratigr., 1966b, vol. 72, N 4, p. 933—998.
- Assereto R.* Sul significato stratigrafico della "zona ad avisianus" del Trias medio delle Alpi. — Boll. Soc. geol. ital., 1969, vol. 88, p. 123—145.
- Assereto R.* Die Binodosus-Zone: Ein Jahrhundert wissenschaftlicher Gegensätze. — S.-Ber. Österr. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. Abt. 1, 1971, Bd. 179, H. 1/4, S. 25—53.
- Assereto R.* Notes on the Anisian biostratigraphy of the Gebze area (Kocaeli Peninsula, Turkey). — Ztschr. Dt. geol. Ges., 1972, Bd. 123, H. 2, S. 435—444.
- Assereto R.* Aegean and Bithynien: Proposal for two new Anisian substages. — In: Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. Wien, 1974, Bd. 2, S. 23-39. (Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.).
- Assereto R., Jacobshagen V., Kauffmann G., Nicora A.* Scythian-Anisian boundary in Chios, Greece. — Riv. ital. paleontol. e stratigr., 1980, vol. 85, N 3/4, p. 715—735.
- Bakalow P., Kühn O., Sachariewa K.* Die Trias von Kotel (Ost-Balkan). I. Die unterkarnische Ammonitenfauna von Kotel. — S.-Ber. Österr. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. Abt. 1, 1958, Bd. 167, H. 9, S. 433—460.
- Balogh K.* Kruzfassung der triadischen Stratigraphie in Ungarn. — In: Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. Wien, 1974, Bd. 2, S. 41—43. (Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.).
- Bandel K., Boletzky S.* A comparative study of the structure, development and morphological relationships of chambered cephalopod shells. — Veliger, 1979, vol. 21, N 3, p. 313—354.
- Bando Y.* The Triassic stratigraphy and ammonite fauna of Japan. — Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. 2, 1964a, vol. 36, N 1, p. 1—137.
- Bando Y.* On some Lower and Middle Triassic ammonoids from Japan. — Trans. and Proc. Palaeontol. Soc. Jap., 1964b, N 56, p. 332—344.
- Bando Y.* Contribution to the Lower Triassic biostratigraphy of Japan. — Mem. Fac. Educat. Kagawa Univ., 1964c, pt 2, N 128, p. 1—14.
- Bando Y.* On some Middle Triassic fossil cephalopods from Japan, with a note on the Middle Triassic formations in Japan. — Jap. J. Geol. and Geogr., 1964d, vol. 35, N 2/4, p. 123—137.
- Bando Y.* A note on the Triassic ammonoids of Japan. — Mem. Fac. Liber. Arts Educat. Kagawa Univ., 1966, pt 2, N 138, p. 1—19.
- Bando Y.* Lower Triassic ammonoids from the Kitakami Massif. — Trans. and Proc. Palaeontol. Soc. Jap., 1970, N 79, p. 337—354.
- Bando Y.* On the Otoceratidae and Opificeratidae. — Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. 2, 1973, spec. vol., N 6, p. 337—351.
- Bando Y.* On some Lower Triassic ammonoids from Ankilokaza, Madagascar. — Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, C, 1977, vol. 3, N 2, p. 133—142.
- Bando Y.* Upper Permian and Lower Triassic ammonoids from Abadeh, Central Iran. — Mem. Fac. Educat. Kagawa Univ., 1979, pt 2, vol. 29, N 2, p. 103—138.
- Bando Y.* On the Otocerataean ammonoids in the Central Tethys, with a note on their evolution and migration. — Mem. Fac. Educat. Kagawa Univ., 1980, pt 2, vol. 30, N 1, p. 23—44.
- Bando Y.* Lower Triassic ammonoids from Guryul Ravine and the Spur three kilometres north of Burus. — Palaeontol. Indica. N. S., 1981, vol. 46, p. 135—177.
- Bando Y., Ehiro M.* On some Lower Triassic ammonites the Osawa formation at Asadanuki, Towa-cho, Tome-gun, Miyagi prefecture, north-east Japan. — Trans. and Proc. Palaeontol. Soc. Jap., 1982, N 127, p. 375—385.
- Bando Y., Kobayashi K.* Upper Triassic cephalopods from Eastern Timor. — Mem. Fac. Educat. Kagawa Univ., 1981, pt. 2, vol. 31, N 1, p. 57—117.
- Bando Y., Simoyama Sh.* Late Scythian ammonoids from the Kitakami Massif. — Trans. and Proc. Palaeontol. Soc. Jap., 1974, N 94, p. 293—312.
- Bannert D., Bender H.* Zur Geologie der Argolis-Halbinsel (Peloponnes). — Geol. Palaeontol. Marburg, 1968, Bd. 2, S. 15—162.
- Barthel K.W.* Eine marine Faunula aus der mittleren Trias von Chile. — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1958, Bd. 106, H. 3, S. 352—382.
- Basse E.* Sous-classe des Ammonoidea. — In: Traité de paléontologie. P., 1952, t. 2, p. 522—688.
- Baud A.* L'échelle stratigraphique du Trias: État des travaux et suggestions. — Bull. Bur. rech. géol. et minières. Sect. 4, 1977, N 3, p. 297—299.
- Bayer U.* Organische Tapeten in Ammoniten — Phragmokon und ihre Einfluss auf die Fossilisation. — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh., 1975, H. 1, S. 12-25.
- Bayer U.* Constructional morphology of ammonite septa. — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1978, Bd. 157, H. 1/2, S. 150—155.
- Bayer U.* Ammonite maneuverability — a new look at the function of shell geometry. — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1982, Bd. 164, H. 1/2, S. 154—156.
- Bender H.* Der Nachweis von Unter-Anis ("Hydasp") auf der Insel Chios. — Ann. Geol. Pays helléniques, 1970, Bd. 19, S. 412—467.
- Bércziné M.A.* A Fazekas-hegyi felsőtíriász ammonoidak. — Földt. közl., 1969, k. 99, füz. 4, old. 351—367.
- Berry E.W.* Cephalopod adaptations — the record and its interpretation. — Quart. Rev. Biol., 1928, vol. 3, N 1, p. 92—108.
- Bhatt D.K., Joshi V.K.* A note on the occurrence of Glyptophiceras Spath from Spiti, with preliminary observations on the fauna of Otoceras-

- Ophiceras beds. — Rec. Geol. Surv. Ind., 1981, vol. 112, pt 8, p. 51—54.
- Bidder A.M.* Use of the tentacles, swimming and buoyancy control in the pearly Nautilus. — Nature, 1962, vol. 196, N 4853, p. 451—454.
- Birkelund T.* Ammonoids shell structure. — In: The Ammonoidea. L.; N.Y.: Acad. press, 1981, p. 177—214.
- Bittner A.* Über die geologischen Aufnahmen in Judicarien und Val Sabbia. — Jb. Geol. Reichsanst. Wien, 1881, Bd. 31, H. 3, S. 219—370.
- Bittner A.* Hernstein in Niederösterreich. 1. Die geologischen Verhältnisse. Wien: Hölder, 1886, 174 S.
- Bittner A.* Triasprefacten von Balia in Klein-Asien. — Jb. Geol. Reichsanst. Wien, 1891, Bd. 41, S. 97—116.
- Bittner A.* Was ist norisch? — Jb. Geol. Reichsanst. Wien, 1892a, Bd. 42, S. 379—396.
- Bittner A.* Neue Arten aus der Trias von Balia in Klein-Asien. — Jb. Geol. Reichsanst. Wien, 1892b, Bd. 42, S. 77—89.
- Bittner A.* Noch ein Wort über die Notwendigkeit, den Terminus "norisch" für die Hallstätter Kalke aufrechtzuerhalten. — Verh. Geol. Reichsanst. Wien, 1894, S. 393—398.
- Bittner A.* Über von Dr. A. v. Krafft aus Bokhara mitgebrachte jungpaläozoische und alttriadische Versteinerungen. — Jb. Geol. Reichsanst. Wien, 1899, Bd. 48, H. 4, S. 700—718.
- Blind W.* Über die Entstehung und Funktion der Lobenlinie bei Ammonoideen. — Paläontol. Ztschr., 1975, Bd. 49, H. 3, S. 254—267.
- Blind W.* Die ontogenetische Entwicklung von Nautilus pompilius (Linne). — Palaeontographica A. 1976, Bd. 153, Lfg 4/6, S. 117—160.
- Boekschoten G.J.* Über einige Molluskenfunde im Wellenkalk von Winterswijk (Niederlande). — Geol. en mijnbouw., 1972, bd. 51, afl. 5, blz. 574—575.
- Boletzky S.* The "larvae" of Cephalopoda: A review. — Thalassia jugosl., 1974, sv. 10, N 1/2, s. 45—76.
- Boletzky S.* Post-hatching behaviour and mode of life in cephalopods. — In: The biology of cephalopods. L.: Acad. press, 1977, p. 557—567.
- Boletzky S., Wiedmann J.* Schulp—Wachstum bei Sepia officinalis in Abhängigkeit von ökologischen Parametern. — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1978, Bd. 157, H. 1/2, S. 103—106.
- Boulin J., Bouyx E., Termier H., Termier G.* Découverte de Trias inférieur dans la série volcano-détritique de Doab en Afghanistan. — Bull. Soc. géol. France, 1979, t. 21, N 6, p. 709—714.
- Branco W.* Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. Th. 1. Die Ammoniten. — Palaeontographica, 1879, Bd. 26, Lfg 1/2, S. 15—50.
- Breitsky P.W., Lorenz D.M.* An essay on genetic-adaptive strategies and mass extinctions. — Bull. Geol. Soc. Amer., 1970, vol. 81, N 8, p. 2449—2456.
- Browne R.A.S.* Early Triassic ammonoids from Beaumont station, Wairaki Survey District. — Trans. Roy. Soc. N.Z., 1952, vol. 79, p. 528—534.
- Bubnoff S.* Die iadinische Fauna von Forno (Mezzovalle) bei Predazzo. — Verh. Naturh.-Med. Ver. Heidelberg, 1921, Bd. 14, H. 2/3, S. 257-636.
- Bubnoff S.* Über die Lebensweise und das Aussterben der Ammoniten. — Naturwissenschaften, 1922, Bd. 10, H. 32, S. 687—690.
- Buch L.* Note sur les Ammonites. — Ann. Sci. Natur., 1829a, vol. 18, p. 267—276.
- Buch L.* Sur la distribution des Ammonites en familles. — Ann. Sci. Natur., 1829b, vol. 18, p. 417—433.
- Buch L.* Explication de trois planches d'Ammonites. P., 1831. 4 p.
- Buch L.* Über Ammoniten, über ihre Sonderung in Familien, über die Arten, welche in den älteren Gebirgsschichten vorkommen, und über Goniatiten insbesondere. — Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1832, S. 3-56.
- Buch L.* Über Geratiten. — Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1849, S. 1—33.
- Buchan S.H., Challinor A., Harland W.B., Parker J.R.* The Triassic stratigraphy of Svalbard. — Norsk Polarinst. Oslo, 1965, bd 135, s. 1—92.
- Bùi Phú My Vu Khúc.* Về các trầm tích triat mới' Phát hiện. — Các khoa học về trái đất, 1980, vol. 2, N 2, p. 3—7.
- Burckhardt C.* La faune marine du Trias supérieur de Zacatecas. — Bol. Inst. geol. Mexico, 1905, vol. 21, p. 1—44.
- Cecioni G., Westermann G.E.G.* The Triassic-Jurassic marine transition of coastal Central Chile. — Pacif. Geol., 1968, vol. 1, p. 41—75.
- Chair M., Thiedig F.* Ein bedeutsamer Ammonitenfund in den Werfener Schichten (Skyth) der St. Pauler Berge in Ostkärnten (Österreich). — Karinthin, 1973, H. 69, S. 60—63.
- Chamberlain J.A.* Technique for scale modelling of cephalopod shells. — Palaeontology, 1969, vol. 12, pt 1, p. 48—55.
- Chamberlain J.A.* Flow patterns and drag coefficients of cephalopod shells. — Palaeontology, 1976, vol. 19, pt 3, p. 539—563.
- Chamberlain J.A.* Permeability of the siphuncular tube of Nautilus: Its ecologic and paleoecologic implications. — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsch, 1978, H. 3, S. 129—142.
- Chamberlain J.A.* The role of body extension in cephalopod locomotion. — Palaeontology, 1980, vol. 23, pt 2, p. 445—461.
- Chamberlain J.A.* Hydromechanical design of fossil cephalopods. — In: The Ammonoidea. L.; N.Y.: Acad. press, 1981, p. 289—336.
- Chamberlain J.A., Ward P.D., Weaver J.S.* Postmortem ascent of Nautilus shells: Implications for cephalopod paleobiogeography. — Paleobiology, 1981, vol. 7, N 4, p. 494—509.
- Chamberlain J.A., Westermann G.E.G.* Hydrodynamic properties of cephalopod shell ornament. — Paleobiology, 1976, vol. 2, N 4, p. 316—331.
- Chao K.* Lower Triassic ammonoids from Western Kwangsi, China. — Palaeontol. Sinica, 1959, N 9, p. 1-355.
- Chonglakmani Ch.* The Mesozoic marine faunas of Thailand and their paleogeographic implications. — Boll. Soc. paleontol. ital., 1982, vol. 21, N 2/3, p. 255—265.
- Claus H.* Die Kopffüßer des deutschen Muschelkalks. Wittenberg: Ziemsen, 1955. 76 S.
- Cochran J.K., Rye D.M., Landman N.H.* Growth

- rate and habitat of *Nautilus pompilius* inferred from radioactive and stable isotope studies. — *Paleobiology*, 1981, vol. 7, N 4, p. 469—480.
- Collignon M.* Les Céphalopodes du Trias inférieur: Paléontologie de Madagascar. — *Ann. paléontol.*, 1933, t. 22, p. 151—180; 1934, t. 23, p. 1—43.
- Collignon M.* Ammonites du Trias inférieur et moyen d'Afghanistan. — *Ann. paléontol. Invertébr.*, 1973, t. 59, fasc. 2, p. 125—163.
- Collignon M., Desreumaux Ch., Mourer C.* Découverte d'une faune triasique (anisienne) dans la région de Kratié, Cambodge. — *C.r. Acad. sci. D*, 1968, t. 267, N 20, p. 1555—1556.
- Collignon V., Guérin-Franjatte S., Gumic M., Juteau Th.* Découverte de Trias supérieur fossilifère a ammonites dans la région d'Egridir (Sud-Est du Taurus de Pisidie, Turquie). — *C.R. Acad. sci. D*, 1970, t. 270, N 19, p. 2244—2248.
- Collins D.H., Minton P.* Siphuncular tube of *Nautilus*. — *Nature*, 1967, vol. 216, N 5118, p. 916—917.
- Collins D.H., Ward P., Westermann G.E.G.* Function of cameral water in *Nautilus*. — *Paleobiology*, 1980, vol. 6, N 2, p. 168—171.
- Cowen R., Geriman R., Wiggitt G.* Camouflage patterns in *Nautilus*, and their implications for cephalopod paleobiology. — *Lethaia*, 1973, vol. 6, N 2, p. 201—213.
- Cox L.R.* A Triassic fauna from the Jordan valley. — *Ann. and Mag. Natur. Hist. Ser. 9*, 1924, vol. 14, p. 59—96.
- Cox L.R.* Further notes on the Transjordan Trias. — *Ann. and Mag. Natur. Hist. Ser. 10*, 1932, vol. 10, N 55, p. 93—113.
- Creutzburg N., Klöcker P., Kuss S.E.* Die erste triadische Ammonoideen-Fauna der Insel Kreta. — *Ber. Naturforsch. Ges. Freiburg*, 1966, Bd. 56, H. 2, S. 183—207.
- Currie E.D.* The mode of life of certain goniatites. — *Trans. Geol. Soc. Glasgow*, 1957, vol. 22, N 2, p. 169—186.
- Dachroth W.* Zur Variation des *Ceratites meissnerianus*. — *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh.*, 1973, H. 7, S. 389—393.
- D'Aversa A.* Ritrovamento di fossili nella Dolomia principale di Valredocla (Sarezzo, Brescia) e segnalazione dei nuovi generi nuove specie *Redocla allegrettii* e *Palaeonoricoceras daversai*. — *Natura Bresciana*, 1982, N 19, p. 21—34.
- Davis R.A., Mohorter W.* Juvenile *Nautilus* from the Fiji Islands. — *J. Paleontol.*, 1973, vol. 47, N 5, p. 925—928.
- Davoudzadeh M., Seyed-Emami K.* Stratigraphy of the Triassic Nakhlak Group, Anarak region, Central Iran. — *Rep. Geol. Surv. Iran*, 1972, N 28, p. 5—28.
- Dean B.* Notes on living *Nautilus*. — *Amer. Natur.*, 1901, vol. 35, N 418, p. 819—837, 1019.
- Debrand-Passard S., Delance J.H.* Données nouvelles sur les gros dits de l'Isalo de la région Ambilobe-Antsala (Province de Diégo-Suarez, Nord-Nord-Quest de Madagascar). — *C.r. Acad. sci. D*, 1975, t. 281, N 21, p. 1567—1570.
- Denton E.J.* On buoyancy and the lives of modern and fossil cephalopods. — *Proc. Roy. Soc. London B*, 1974, vol. 185, N 1080, p. 273—299.
- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B.* On the buoyancy of the pearly *Nautilus*. — *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 1966, vol. 46, N 3, p. 723—759.
- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B.* Floatation mechanisms in modern and fossil cephalopods. — In: *Advances in marine biology*. L.; N.Y.: Acad. press, 1973, vol. 11, p. 197—268.
- Desio A., Ronchetti C.R., Vigano P.L.* Sulla stratigrafia del Trias in Tripolitania e nel Sud-Tunisi. — *Riv. ital. paleontol. e stratigr.*, 1960, vol. 66, N 3, p. 273—322.
- Detre C.* Őslénytani és üledékföldtani vizsgálatok a Csövár, Nézsza és Keszeg környéki triász rögökön. — *Földt. közl.*, 1970, k. 100, N 2, old. 173—184.
- Detre C.* Néhány új ősmaradvány a csövari alsókarni rétegekből. — *Magy. allami földt. intéz. évi jelent.*, 1971, old. 447—452.
- Detre C.* Kampili fauna Balatonfüzfőről. — *Földt. közl.*, 1972, k. 102, N 1, old. 84—86.
- Detre C.* A Mecseki triász legjobb megtartású és első rétegtanilag értékelhető Ammonoidea-lelete. — *Magy. allami földt. intéz. évi jelent.*, 1973, old. 277—282.
- Detre C.* A középső-triász anisusi emelet határainak és tagolásának biosztratigráfiai problémái az alpi és magyarországi kifejlődési területeken. — *Őslényt. Viták*, 1975, N 22, old. 5—50.
- Detre C.* A középső-triász anisusi emelet határai tagolási lehetőségei az alpi és magyarországi kifejlődési területeken. — *Magy. állami földt. intéz. évi jelent.*, 1976, old. 343—364.
- Dickins J.M., McTavish R.A.* Lower Triassic marine fossils from the Beagle Ridge (BMR 10) bore, Perth basin, Western Australia. — *J. Geol. Soc. Austral.*, 1963, vol. 10, N 1, p. 123—140.
- Diener C.* The Cephalopoda of the Muschelkalk. — *Palaeontol. Indica. Ser. 15*, 1895, vol. 2, pt 2, p. 1-120.
- Diener C.* The Cephalopoda of the Lower Trias. — *Palaeontol. Indica. Ser. 15*, 1897, vol. 2, pt 1, p. 1-181.
- Diener C.* Über die Grenze des Perm- und Triassystems im ostindischen Faunengebiet. — *Centralbl. Miner., Geol., und Paläontol.*, 1900a, S. 1—5.
- Diener C.* Die triadische Cephalopodenfauna der Schiechlinghöhe bei Hallstatt. — *Beitr. Geol. Paläontol. Österr.-Ungarns. und Orients Wien*, 1900b, Bd. 13, S. 1—42.
- Diener C.* Über das Alter der Otoceras beds im Himalaya. — *Centralbl. Miner. Geol. und Paläontol.*, 1901a, S. 513—518.
- Diener C.* Zum Frage des Alters der Otoceras beds im Himalaya. — *Centralbl. Miner., Geol. und Paläontol.*, 1901b, S. 655—667.
- Diener C.* Über die stratigraphische Stellung der Otoceras beds des Himalaya. — *Centralbl. Miner., Geol. und Paläontol.*, 1905, S. 1—9, 36—45.
- Diener C.* Fauna of the Tropites-limestone of Byans. — *Palaeontol. Indica. Ser. 15*, 1906a, vol. 5, N 1, p. 1—201.
- Dineer C.* Notes on an Upper Triassic fauna from the Pishin district, Baluchistan. — *Rec. Geol. Surv. Ind.*, 1906b, vol. 34, p. 12—21.
- Diener C.* The fauna of the Himalayan Muschelkalk. —

- Palaeontol. Indica. Ser. 15, 1907, vol. 5, N 2, p. 1—140.
- Diener C.* Upper Triassic and Liassic faunas of the exotic blocks of Malla Johar in the Bhot Mahals of Kumaon. — *Palaeontol. Indica*. Ser. 15, 1908a, vol. 1, pt. 1, p. 1—100.
- Diener C.* Ladinic, Carnic and Noric faunas of Spiti. — *Palaeontol. Indica*, Ser. 15, 1908b, vol. 5, N 3, p. 1—157.
- Diener C.* The Trias of the Himalayas. — *Mem. Geol. Surv. Ind.*, 1912a, vol. 36, pt 3, p. 1—159.
- Diener C.* Lebensweise und Verbreitung der Ammoniten. — *Neues Jb. Miner., Geol. und Paläontol.*, 1912b, Bd. 2, H. 2, S. 67—89.
- Diener C.* Triassic faunas of Kashmir. — *Palaeontol. Indica*. N.S., 1913, vol. 5, N 1, p. 1—133.
- Diener C.* Cephalopoda triadica. *Fossilium Catalogus*. 1. Animalia. Ps 8. B., 1915. 369 S.
- Diener C.* Die marinen Reiche der Trias-Periode. — *Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl.*, 1916a, Bd. 92, S. 405—549.
- Diener C.* Japanische Triasfaunen. — *Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl.*, 1916b, Bd. 92, S. 1—30.
- Diener C.* Die obertriadische Ammonitenfauna der Neusibirischen Insel Kotelnj. — *S.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. Abt. 1*, 1916c, Bd. 125, S. 439—463.
- Diener C.* Untersuchungen über die Wohnkammerlänge als Grundlage einer natürlichen Systematik der Ammoniten. — *S.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl.*, 1916d, Bd. 125, S. 253—309.
- Diener C.* Gornjotriadicka fauna Cefalopoda iz Bosne. — *Glas. Zem. Muz. Bosni Hercegov.*, 1917a, sv. 28, s. 359—395.
- Diener C.* Über Ammoniten mit Adventivloben. — *Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl.*, 1917b, Bd. 93, S. 139—199.
- Diener C.* Die Faunen der Hallstätter Kalke des Feuerkogels bei Aussee. — *S.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl.*, 1921, Bd. 130, S. 21—33.
- Diener C.* A critical phase in the history of ammonites. — *Amer. J. Sci. Ser. 5*, 1922, vol. 4, N 20, p. 120—126.
- Diener C.* Ammonoidea trachyostraca aus der mittleren und oberen Trias von Timor. — *Jb. mijwez. nederl. Oost-Indies*, 1923, bd. 49, old. 73—276.
- Diener C.* Über triadische Cephalopoden, Gastropoden und Brachiopoden von der Insel Kotelnj. — *3an. Pocc. AH. Cep.* 8, 1924, т. 21, N 5, c. 1—19.
- Diener C.* Leitfossilien der Trias. — In: *Gürich G.* Leitfossilien. Berlin: Borntraeger, 1925, Lfg 4, S. 1—118.
- Diener C.* Die Fossilagerstätten in den Hallstätter Kalken des Salzkammergutes. — *S.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. Abt. 1*, 1926, Bd. 135, S. 73—101.
- Dietl G.* Die heteromorphen Ammoniten des Dogger (Stratigraphie, Taxonomie, Phylogenie, Ökologie). — *Stuttgart Beitr. Naturk. B.*, 1978, N 33, S. 1—76.
- Dietl G., Immel H., Wiedmann J.* Vergleichende Untersuchungen an heteromorphen Ammoniten. — *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh.*, 1978, Bd. 157, H. 1/2, S. 218—225.
- Druckman Y.* Triassic paleogeography of Southern Israel and the Sinai peninsula. — In: *Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias*. Wien, 1974, Bd. 2, S. 79—86. (*Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.*).
- Dufour Th.* Nouvelles données sur les Ammonoïdes triasiques du gisement de l'Asklépieion (Argolide, Grèce). — *Bull. Soc. géol. France*, 1963, t. 4, N 6, p. 844—848.
- Dunbar C.O.* Phases of cephalopod adaptation. — In: *Organic adaptation to environment*. New Haven: Yale Univ. press, 1924, p. 187—224.
- Düringer Ph.* Les remplissages sédimentaires des coquilles de céphalopodes triasiques: Mécanismes et intérêt paléocécologique. — *Geobios*, 1982, N 15, fasc. 2, p. 125—145.
- Ebel K.* Berechnungen zur Schwefebefähigkeit von Ammoniten. — *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh.*, 1983, H. 10, S. 614—640.
- Eichter R., Ristedt H.* Untersuchungen zur Frühontogenie von *Nautilus pompilius* (Linne). — *Paläontol. Ztschr.*, 1966, Bd. 40, N 3/4, S. 173—191.
- Fabricius F.* Die stratigraphische Stellung der Rät-Fazies. — In: *Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias*. Wien, 1974, Bd. 2, S. 87—92. (*Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.*).
- Fabricius F., Friedrichsen H., Jacobshagen V.* Paläotemperaturen und Paläoklima in Obertrias und Lias der Alpen. — *Geol. Rdsch.*, 1970, Bd. 59, H. 2, S. 805—826.
- Fantini Sestini N.* Lower Anisian (Aegean) ammonites from Chios island (Greece). — *Riv. ital. paleontol. e stratigr.*, 1981, vol. 87, N 1, p. 41—66.
- Farsan N.M.* Ladinische Ammonoïdeen aus dem westlichen Hindukush (Afghanistan). — *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh.*, 1972, H. 4, S. 197—205.
- Fischer J.* Zur Geologie des Hohe Safi bei Kabul (Afghanistan). — *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh.*, 1971, Bd. 139, H. 3, S. 267—315.
- Fischer R., Jacobshagen V.* Zur biostratigraphischen Gliederung südjugoslawischen Hallstätter Kalke. — *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh.*, 1976, Bd. 151, H. 1, S. 31—57.
- Frebold H.* Untersuchungen über die Fauna, die Stratigraphie, und Paläogeographie der Trias Spitzbergens. — *Skr. Svalbard og Ishavet*, 1929, N 26, s. 1—66.
- Frebold H.* Faunistisch-stratigraphische Untersuchungen über die Trias Spitzbergens und der Edge Insel. — *Abh. Naturwiss. Ver. Hamburg*, 1930, Bd. 22, H. 3/4, S. 295—311.
- Frech F.* Die Dyas. — In: *Lethaea geognostica*. Stuttgart, 1901, Th. 1, Bd. 2, Lfg 3, S. 435—578.
- Frech F.* *Lethaea geognostica*. Stuttgart, 1902, Th. 1, Bd. 2, Lfg 4, S. 579—788.
- Frech F.* *Lethaea geognostica*. Stuttgart, 1903—1908. Th. 2, Bd. 1, Lfg 1/4, 623 S.
- Frech F.* Die Hallstätter Kalke bei Epidaurus (Argolis) und ihre Cephalopoden. — *Neues Jb. Miner., Geol. und Paläontol.*, 1907, Festbd., S. 1—32.
- Frech F.* Neue Cephalopoden aus der Buchensteiner, Wengener und Raibler Schichten des südlichen Bakony. — In: *Resultate der wissenschaftlichen*

- Erforschungen des Balatonsees. Budapest, 1911, Bd. 1, Th. 1, S. 1—74. (Paläontol. Umgebung Balatonsees; Anh. 3, N 4).
- Frech F.* Loses und geschlossenes Gehäuse der tetrabranchiaten Cephalopoden. — *Centralbl. Miner., Geol. und Paläontol.*, 1915, Bd. 16, S. 593—606.
- Fuchs T.* Über die lokale Anhäufung kleiner Organismen und insbesondere über die Fauna St. Gassian. — *Verh. Geol. Reichsanst. Wien*, 1871, Bd. 12, S. 204—206.
- Furnish W.M., Glenister B.F., Kummel B.* et al. Reinterpretation of ceratitic ammonoids from the Greville formation, New Zealand. — *Geol. Mag.*, 1976, vol. 113, N 1, p. 39—46.
- Furon R., Rosset L.F.* Contribution à l'étude du Trias en Afghanistan. — *J. Afghanistan*, 1952, vol. 7, N 2, p. 19—28.
- Fürsich F.T., Wendi J.* Biostratigraphy and palaeoecology of the Cassian formation (Triassic) of the Southern Alps. — *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1977, vol. 22, N 4, p. 257—323.
- Gaetani M.* Osservazioni paleontologiche e stratigrafiche sull' Anisico delle Giudicarie (Trento). — *Riv. ital. paleontol. e stratigr.*, 1969, vol. 75, N 3, p. 496—546.
- Gamsjäger B.* Systematik und Phylogenia der obertriadischen Cladiscitidae Zittel, 1884 (Ammonoidea). — *Denkschr. Österr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl.*, 1982, Bd. 122, S. 7—72.
- Ganev M.* Untertriassische Ammoniten aus dem Ostbalkan (Bulgarien). — *Труд. върху геол. Българ. Сер. палеонтол.*, 1966, кн. 8, с. 21—28.
- Ganev M.* Stand der Kenntnisse über die Stratigraphie der Trias Bulgariens. — In: *Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias*. Wien, 1974, Bd. 2, S. 93—96. (Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.).
- Gemmellaro G.G.* I Cephalopodi del Trias superiore della regione occidentale della Sicilia. Palermo, 1904. 319 p. (G. sci. natur. econ. Palermo; T. 24).
- Geyer O.F.* Zur Paläogeographie mesozoischer Ingressionen und Transgressionen in Kolumbien. — *Neues Jb. Geol. und Paläontol., Monatsh.*, 1979, H. 6, S. 349—368.
- Glenister B.F., Furnish W.M.* Permian ammonoids. — In: *The Ammonoidea*. L.; N.Y.: Acad. press, 1981, p. 49—64.
- González-León C.* La formation Antimonio (Triasico superior-Jurasico inferior) en la Sierra del Alamo, estado de Sonora. — *Rev. Inst. geol. Univ. Autón. Mexico*, 1980, vol. 4, N 1, p. 13—18.
- Gordon W.A.* Ammonoid provincialism in space and time. — *J. Paleontol.*, 1976, vol. 50, N 3, p. 521—535.
- Gramann F., Lain F., Stoppel D.* Paleontological evidence of Triassic age for limestones from the Southern Shan and Kayah states of Burma. — *Geol. Jb. B*, 1972, H. 1, S. 280—282.
- Grasmück K., Trümpy R.* Triassic stratigraphy and general geology of the country around Fleming fjord (East Greenland). — *Medd. Grønland*, 1969, bd 168, N 2, s. 6—71.
- Griesbach C.L.* Palaeontological notes on the Lower Trias of the Himalayas. — *Rec. Geol. Surv. Ind.*, 1880, vol. 13, pt 2, p. 83—113.
- Griesbach C.L.* Geology of the Central Himalayas. — *Mem. Geol. Surv. Ind.*, 1891, vol. 23, p. 1—232.
- Guérin-Franiatte S., Juteau Th.* Découverte de blocs calcaires à ammonites et halobies triasiques dans les pillow-lavas de Sayrun, province d'Antalya (Turquie). — *C.r. Acad. sci. D*, 1970, t. 270, N 24, p. 2897—2899.
- Guérin-Franiatte S., Müller A.* Découverte, en Luxembourg Belge, de Schlotheimiidae primitives (ammonites) dans les pre-planorbis beds (Hettangien inférieur). — *Ann. Soc. géol. Belg.*, 1979, t. 101, p. 399—403.
- Guex J.* Le Trias inférieur des Salt Ranges (Pakistan): Problèmes biochronologiques. — *Eclog. geol. helv.*, 1978, Bd. 71, H. 1, S. 105—141.
- Gugenberger O.* Die Cardita-Schichten von Launsdorf in Mittelkärnten und ihre Fauna. — *S.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl.*, 1934, Bd. 143, S. 41—59.
- Gümbel C.W.* Über die Gleichstellung der Gesteinssmassen in den Nord-Ostlichen Alpen mit ausseralpineren Flötzschichten. — *Verh. Ges. Dt. Naturforsch. Ärzte*, 1859, Bd. 54, S. 80—88.
- Gümbel C.W.* Geognostische Beschreibung des Bayerischen Alpengebirges und seines Vorlandes. Gotha: Perthes, 1861. 950 S.
- Haan G.* Monographiae ammoniteorum et goniatiteorum. Leyden, 1825. 168 p.
- Hada Sh.* Notes on the geology and palaeontology of Malaya. 3. Discovery of Early Triassic ammonoids from Gua Musang, Kelantan, Malaya. — *J. Geosci. Osaka City Univ.*, 1966, vol. 9, art. 4-III, p. 111—113.
- Hahn L.* The Triassic in Thailand. — *Geol. Rdsch.*, 1982, Bd. 71, H. 3, S. 1041—1056.
- Hallam A.* Faunal realm and facies in the Jurassic. — *Palaeontology*, 1969, vol. 12, pt 1, p. 1—18.
- Hallam A.* Jurassic bivalve biogeography. — *Paleobiology*, 1977, vol. 3, N 1, p. 58—73.
- Hallam A.* Eustatic cycles in the Jurassic. — *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1978, vol. 23, N 1/2, p. 1—32.
- Hallam A., El Shaarawy Z.* Salinity reduction of the end-Triassic sea from the Alpine region into North-western Europe. — *Lethaia*, 1982, vol. 15, N 2, p. 169—178.
- Hamada T.* Notes on the drifted Nautilus in Thailand. — In: *Geology and palaeontology of Southeast Asia*. Tokyo: Univ. press, 1966, vol. 2, p. 33—56.
- Hamada T.* Distribution and some ecological barriers of modern Nautilus species. — *Sci. Pap. Coll. Gen. Educ. Univ. Tokyo*, 1977, vol. 27, N 2, p. 89—102.
- Hamada T., Obata I., Okutani T.* Nautilus macromphalus in captivity. Tokyo: Tokai Univ. press, 1980. 104 p.
- Hamada T., Tanabe K., Hayasaka Sh.* The first capture of a living chambered Nautilus in Japan. — *Sci. Pap. Coll. Gen. Educ. Univ. Tokyo*, 1980, vol. 30, N 1, p. 63—66.
- Harland W.B.* A hypothesis of continental drift tested against the history of Greenland and Spitsbergen. — *Cambridge Res.*, 1966, vol. 2, N 18, p. 18—22.
- Hauer F.* Die Cephalopoden des Salzkammergutes aus

- der Sammlung seiner Durchlaucht des Fürsten von Metternich. Wien, 1846. 48 S.
- Hauer F.* Über die vom Herrn Bergrath W. Fuchs in den Venetianer Alpen gesammelten Fossilien. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl., 1851, Bd. 2, H. 1, S. 109—126.
- Hauer F.* Die Gliederung der Trias-, Lias- und Juragebilde in den Nordöstlichen Alpen. — Jb. Geol. Reichsanst. Wien, 1853, Bd. 4, S. 715—784.
- Hauer F.* Beiträge zur Kenntniss der Cephalopoden-Fauna der Hallstätter Schichten. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl., 1855, Bd. 9, S. 141—166.
- Hauer F.* Nachträge zur Kenntniss der Cephalopoden-Fauna der Hallstätter Schichten. — S.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl., 1860, Bd. 41, S. 113—150.
- Hauer F.* Choristoceras: Eine neue Cephalopodensippe aus den Kössener Schichten. — S.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl., 1866a, Bd. 52, H. 4/5, S. 654—660.
- Hauer F.* Cephalopoden der unteren Trias der Alpen. — S.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl., 1866b, Bd. 52, H. 4/5, S. 605—640.
- Hauer F.* Die Cephalopoden des Bosnischen Muschelkalkes von Han Bulog bei Sarajevo. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl., 1888, Bd. 54, S. 1—50.
- Hauer F.* Beiträge zur Kenntniss der Cephalopoden aus der Trias von Bosnien. 1. Neue Funde aus dem Muschelkalk von Han Bulog bei Sarajevo. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl., 1892, Bd. 59, S. 251—296.
- Hauer F.* Beiträge zur Kenntniss der Cephalopoden aus der Trias von Bosnien. 2. Nautilen und Ammoniten mit ceratitischen Loben aus dem Muschelkalk von Haliluci bei Sarajevo. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl., 1896, Bd. 63, S. 237—276.
- Haug E.* Les ammonites du Permien et du Trias. — Bull. Soc. géol. France. Sér. 3, 1894, vol. 22, p. 385—412.
- Haug E.* Études sur les goniatites. — Mém. Soc. géol. France, 1898, t. 7, fasc. 4, N 18, p. 1—112.
- Heinrich A.* Kurze Mitteilung über den Nachweis der subbullatus-Zone am Feuerkogel des Röhtheisteines bei Aussee. — Mitt. Geol. Ges. Wien, 1915, Bd. 8, S. 246—247.
- Heptonstall W.B.* Buoyancy control in ammonoids. — Lethaia, 1970, vol. 3, N 4, p. 317—328.
- Hirsch F.* Middle Triassic conodonts from Israel, Southern France and Spain. — Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud. Innsbruck, 1972, Bd. 21, S. 811—828.
- Hyatt A.* Genera of fossil cephalopods. — Proc. Boston Soc. Natur. Hist., 1884, vol. 22, p. 253—338.
- Hyatt A.* Genesis of the Arietidae. — Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 1889, vol. 16, N 3, p. 1—238.
- Hyatt A.* Ammonoidea. — In: Zittel-Eastman: Text-book of palaeontology. L.; N.Y., 1900, vol. 1, p. 536—592.
- Hyatt A., Smith J.P.* The Triassic cephalopod genera of America. Washington, 1905. 394 p. (US Geol. Surv. Prof. Pap.; N 40-C)
- Ichikawa K.* Chronological classification of the Triassic period in Japan. — J. Geol. Soc. Jap., 1950, vol. 56, N 652, p. 17—22.
- Ishibashi T.* Stratigraphy of the Triassic formation in Okinawa-jima, Ryukyus. — Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. D, 1969, vol. 19, N 3, p. 373—385.
- Ishibashi T.* Upper Triassic ammonites from Okinawa-jima. 1. — Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. D, 1970, vol. 20, N 2, p. 195—223.
- Ishibashi T.* Upper Triassic cephalopods from the Tanoura district, Kumamoto prefecture, Japan. — Trans. and Proc. Palaeontol. Soc. Jap. N. S., 1972, N 88, p. 447—457.
- Ishibashi T.* Upper Triassic ammonites from Okinawa-jima. 2. — Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. D, 1973, vol. 22, N 1, p. 1—12.
- Ishibashi T.* Some Triassic ammonites from Indonesia and Malaysia. — Geol. Palaeontol. Southeast Asia, 1975a, vol. 16, p. 45—56.
- Ishibashi T.* Upper Triassic ammonites from Okinawa-jima. 3. — Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. D, 1975b, vol. 22, N 2, p. 193—213.
- Ishibashi T.* A Middle Triassic ammonite from the Isatomae formation, Kitakami, Japan. — Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. D, 1978, vol. 24, N 1, p. 25—31.
- Ishii K., Fischer J., Bando Y.* Notes on the Permian-Triassic boundary in Eastern Afghanistan (with systematic descriptions of Lower Triassic ammonoids). — J. Geosci. Osaka City Univ., 1971, vol. 14, art. 1, p. 1—18.
- Jacobshagen V.* Zur Gliederung der mediterranen Trias. I. Die Grenze Ladin-Karn. — Neues Jb. Geol. and Paläontol. Monatsh., 1961, H. 9, S. 477—483.
- Jacobshagen V.* Cephalopoden-Stratigraphie der Hallstätter Kalke am Asklepieion von Epidauros (Argolis, Griechenland). — Geol. Paläontol. Marburg, 1967, Bd. 1, S. 13—33.
- Jacobshagen V., Tietze K.W.* Biostratigraphische Probleme im Skyth-Anis — Grenzbereich auf der Insel Chios (Ägäis). — In: Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. Wien, 1974, Bd. 2, S. 115—123. (Schr. Erdwiss. Komm. Öster. Akad. Wiss.)
- Jaekel O.M.J.* Thesen über die Organisation und Lebensweise ausgestorbener Cephalopoden. — Ztschr. Dt. geol. Ges., 1902, Bd. 54, S. 7—9, 67—89.
- Janensch W.* Über die Jugendentwicklung von Rhabdoceras suessi Hauer. — Centralbl. Miner., Geol. und Paläontol., 1906, S. 710—716.
- Jaworski E.* Die Fauna der obertriadischen Nuculamergerl von Misol. — Paläontol. Timor, 1915, Bd. 2, S. 71—174.
- Jaworski E.* Die Trias-, Lias- und Dogger-Fauna der Andinen Geosynklinale und ihre verwandtschaftlichen Beziehungen. — Geol. Rdsch., 1923, Bd. 14, S. 83—89.
- Jeannel A.* La faune norienne de Tinkar-Lipu (Népal occidental, 5200 m): Céphalopodes. — Mém. Soc. géol. France, 1958, t. 37, fasc. 1, N 82, p. 1—50.
- Jeannel A.* Ammonites permienues et faunes triasiques de l'Himalaya Central: Descriptions. — Palaeontol. Indica. N.S., 1959, vol. 34, N 1, p. 1—168.
- Johnston F.N.* Trias at New Pass, Nevada (New Lower

- Karnic ammonoids). — *J. Paleontol.*, 1941, vol. 15, N 5, p. 447—491.
- Kahn P.G.K., Pompea S.M.* Nautiloid growth rhythms and dynamical evolution of the Earth—Moon system. — *Nature*, 1978, vol. 275, N 5681, p. 606—611.
- Kaltenegger W., Preisinger A., Rögl F.* Paläotemperaturbestimmungen an aragonitschaligen Mollusken aus dem Alpen Mesozoikum. — *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1971, vol. 1, N 4, p. 273—285.
- Kanie Y., Fukuda Y., Nakayama H.* et al. Implosion of living Nautilus under increased pressure. — *Paleobiology*, 1980, vol. 6, N 1, p. 44—47.
- Kittl E.* Geologische Exkursionen im Salzkammergut. Wien, 1903a. 118 S. (Exkursionsführer 9. Intern. Geologenkongr.; N 4).
- Kittl E.* Die Cephalopoden der Oberen Werfener Schichten von Muc in Dalmatien. — *Abh. Geol. Reichsanst.* Wien, 1903b, Bd. 20, H. 1, S. 1—77.
- Kittl E.* Beiträge zur Kenntnis der Triasbildungen der Nordöstlichen Dobrudscha. — *Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl.*, 1908, Bd. 81, S. 447—532.
- Klinger H.C.* Speculations on buoyancy control and ecology in some heteromorph ammonites. — In: *The Ammonoidea*. L.; N.Y.: Acad. press, 1981, p. 337—355.
- Kochanová M., Kollárová-Andrusovová V.* Obertriassische Bivalven und Ammonoiten der westlichen Umgebung von Silická Brezová (Slowakischer Karst, Westkarpaten). — *Geol. Carpathica*, 1983, sv. 34, N 5, s. 535—590.
- Kollárová-Andrusovová V.* Amonoidné hlavonožce z triasu Slovenska. — *Geol. sb.*, 1961, roč. 12, N 2, s. 203—260; 1962, roč. 13, N 1, s. 13—80.
- Kollárová-Andrusovová V.* Die Ammoniten aus dem Illyr der Stratská hornatina. — *Geol. sb.*, 1964, roč. 15, N 2, s. 233—238.
- Kollárová-Andrusovová V.* Cephalopodenfaunen und Stratigraphie der Trias der Westkarpaten. — *Geol. sb.*, 1967, roč. 13, č. 2, s. 267—275.
- Kollárová-Andrusovová V.* Cephalopodenfauna des Bleskový prameň. — In: *Kollárová-Andrusovová V., Kochanová M.* Molluskenfauna des Bleskový prameň bei Drnava (Nor, Westkarpaten). Br., 1973, s. 37—114.
- Kotański Z.* Upper and Middle Subtatic napples in the Tatra Mts. — *Bull. Acad. pol. sci. Sér. sci. terre*, 1973a, vol. 21, N 1, p. 75—83.
- Kotański Z.* Ammonites, nautiloids and daonelles from the Upper Subtatic Triassic in the Tatra Mts. — *Rocz. Pol. tow. geol.*, 1973b, t. 43, z. 4, s. 439—451.
- Kozur H.* Vorläufige Mitteilung zur Parallelisierung der germanischen und tethyalen Trias sowie einige Bemerkungen zur Stufen- und Unterstufengliederung der Trias. — *Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud.* Innsbruck, 1973a, Bd. 21, S. 363—412.
- Kozur H.* Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie der Trias. — *Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck*, 1973b, Bd. 3, H. 1, S. 1—37.
- Kozur H.* Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie von Perm und Trias. — *Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck*, 1973 c, Bd. 3, H. 3, S. 1—31.
- Kozur H.* Beiträge zur Stratigraphie der Trias. 2. — *Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck*, 1973d, Bd. 3, H. 4, S. 1—20.
- Kozur H.* Biostratigraphie der germanischen Mitteltrias. T. 1. — *Freiberg. Forschungsh. C*, 1974a, H. 280, T. 1, S. 5—56.
- Kozur H.* Biostratigraphie der germanischen Mitteltrias. T. 2. — *Freiberg. Forschungsh. C*, 1974b, H. 280, T. 2, S. 5—71.
- Kozur H.* Probleme der Triasgliederung und Parallelisierung der germanischen und tethyalen Trias. T. 1. Abgrenzung und Gliederung der Trias. — *Freiberg. Forschungsh. C*, 1974c, H. 298, S. 139—197.
- Kozur H.* Biostratigraphie der germanischen Mitteltrias: Anlagen. — *Freiberg. Forschungsh. C*, 1974d, H. 280, S. 1—4.
- Kozur H.* Probleme der Triasgliederung und Parallelisierung der germanischen und tethyalen Trias. T. 2. Anschluss der germanischen Trias an die internationale Triasgliederung. — *Freiberg. Forschungsh. C*, 1975, H. 304, S. 51—77.
- Kozur H.* Die stratigraphische Stellung der Frankites sutherlandi-Zone in der tethyalen Trias. — *Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck*, 1976, Bd. 6, H. 4, S. 1—18.
- Kozur H.* Die Faunenänderungen nahe Perm-Trias- und Trias-Jura-Grenze und ihre möglichen Ursachen. T. 1. Die Lage der Perm-Trias-Grenze und die Änderung der Faunen und Floren im Perm-Trias-Grenzbereich. — *Freiberg. Forschungsh. C*, 1977, H. 326, S. 73—86.
- Kozur H.* Die Faunenänderungen nahe der Perm-Trias- und Trias-Jura-Grenze und ihre möglichen Ursachen. T. 2. Die Faunenänderungen an der Basic und innerhalb des Rhäts und die möglichen Ursachen für die Faunenänderungen nahe der Perm-Trias- und der Trias-Jura-Grenze. — *Freiberg. Forschungsh. C*, 1980a, H. 357, S. 11—134.
- Kozur H.* The main events in the Permian and Triassic conodont evolution and its bearing to the Upper Permian and Triassic stratigraphy. — *Riv. ital. paleontol. e stratigr.*, 1980b, vol. 85, N 3/4, p. 741—766.
- Krafft A.* Über das permische Alter der Otoceras-Stufe des Himalaya. — *Centralbl. Miner., Geol. und Paläontol.* 1901, S. 275—279.
- Krafft A., Diener C.* Lower Triassic Cephalopoda from Spit., Malla Johar, and Byans. — *Palaentol. Indica. Ser.* 15, 1909, vol. 6, N 1, p. 1—186.
- Kristan-Tollmann E., Krystyn L.* Die Mikrofauna der iadnisch-karnischen Hallstätter, Kalke von Saklibeli (Taurus-Gebirge, Türkei). — *S.-Ber. Österr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. Abt. 1*, 1975, Bd. 184, H. 8/10, S. 259—340.
- Kristan-Tollmann E., Tollmann A.* Die Stellung der Tethys in der Trias und die Herkunft ihrer Fauna. — *Mitt. Österr. Geol. Ges. Wien*, 1982a, Bd. 74/75, S. 129—135.
- Kristan-Tollmann E., Tollmann A.* Die Entwicklung der Tethystrias und Herkunft ihrer Fauna. — *Geol. Rdsch.*, 1982b, Bd. 71, H. 3, S. 987—1019.
- Krumbeck L.* Obere Trias von Buru und Misol. —

- Palaeontographica, 1913, Bd. 4, H. 2, Suppl., S. 1—161.
- Krystyn L.* Zur Ammoniten- und Conodonten-Stratigraphie der Hallstätter Obertrias (Salzkammergut, Österreich). — Verh. Geol. Bundesanst., 1973, H. 1, S. 113—153.
- Krystyn L.* Die Tirolites-Fauna (Ammonoidea) der untertriassischen Werfener Schichten Europas und ihre stratigraphische Bedeutung. — S.-Ber. Österr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl., Abt. 1, 1974a, Bd. 183, H. 1/3, S. 29—50.
- Krystyn L.* Probleme der biostratigraphischen Gliederung der alpin-mediterranen Obertrias. — In: Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. Wien, 1974b, Bd. 2, S. 137—144. (Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.).
- Krystyn L.* Zur Grenzziehung Karn-Nor mit Ammoniten und Conodonten. — Anz. Österr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl., 1974c, N 4, S. 47—53.
- Krystyn L.* Eine neue Zonengliederung im alpin-mediterranen Unterkarn. — In: Beiträge zur Biostratigraphie der Tethys-Trias. Wien, 1978, Bd. 4, S. 37—75. (Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.).
- Krystyn L.* Obertriassische Ammonoitiden aus dem zentralnepalesischen Himalaya (Gebiet vom Jomsom). — Abh. Geol. Bundesanst., 1982, Bd. 36, S. 1—63.
- Krystyn L., Mariolakos I.* Stratigraphie und Tektonik der Hallstätter-Kalk-Scholle von Epidauras (Griechenland). — S.-Ber. Österr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. Abt. 1, 1975, Bd. 184, H. 8/10, S. 181—195.
- Krystyn L., Plöschinger B., Lobitzer H.* Triassic conodont localities of the Salzkammergut region (Northern Calcareous Alps). — Abh. Geol. Bundesanst., 1980, Bd. 35, S. 61—98.
- Krystyn L., Schäffer G., Schlager W.* Stratigraphie und Sedimentationsbild obertriadischer Hallstätterkalke des Salzkammergutes. — Anz. Österr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl., 1968, N 14, S. 329—332.
- Krystyn L., Schäffer G., Schlager W.* Der Stratotypus des Nor. — Magy. állami földt. intéz. évi jelent., 1971a, k. 54, N 2, old. 607—629.
- Krystyn L., Schäffer G., Schlager W.* Über die Fossil-Lagerstätten in den triadischen Hallstätter Kalken der Ostalpen. — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1971b, Bd. 137, H. 2, S. 284—304.
- Krystyn L., Schlager W.* Der Stratotypus des Tuval-Magy. állami földt. intéz. évi jelent., 1971, k. 54, N 2, old. 591—605.
- Krystyn L., Schöllnberger W.* Die Hallstätter Trias des Salzkammergutes. — Exk.-Führer Tagung Paläontol. Ges. Wien, 1972, S. 61—106.
- Kühn O.* Cephalopoden der Trias in Unterkrain. — Razpr. Slov. akad. znan. in umetn., 1954, č. 4, roč. 2, s. 389—394.
- Kühn O., Ramovš A.* Zwei neue Trias-Ammonitenfaunen der Umgebung von Novo Mesto. — Acta geol. jugosl. Akad. znan. umetn., 1965, sv. 5, s. 13—41.
- Kuhn-Schneider E.* Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. Zürich, 1974, 119 S.
- Kullmann J., Wiedmann J.* Significance of sutures in phylogeny of Ammonoidea. — Paleontol. Contrib. Univ. Kans., 1970, pap. 47, p. 1—32.
- Kummel B.* Environmental significance of dwarfed cephalopods. — J. Sediment. Petrol., 1948, vol. 18, N 2, p. 61—64.
- Kummel B.* A classification of the Triassic ammonoids. — J. Paleontol., 1952, vol. 26, N 5, p. 847—853.
- Kummel B.* Middle Triassic ammonites from Peary Land. — Medd. Gronland, 1953, bd 127, N 1, s. 1—21.
- Kummel B.* Triassic stratigraphy of Southeastern Idaho and adjacent areas. — US Geol. Surv. Prof. Pap., 1954, N 254-H, p. 165—194.
- Kummel B.* Suborder Ceratitina Hyatt, 1884. — In: Treatise on invertebrate paleontology. N.Y.; Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kans. press, 1957a, pt L, p. 130—185.
- Kummel B.* Paleogeology of Lower Triassic formations of Southeastern Idaho and adjacent areas. — In: Treatise on marine ecology and paleoecology. N.Y., 1957b, pt 2. Paleogeology, p. 437—467. (Mem. Geol. Soc. Amer.; Vol. 67; N 2).
- Kummel B.* Mollusks of the Triassic. — In: Treatise on marine ecology and paleoecology. N.Y., 1957c, pt 2, Paleogeology, p. 861—866. (Mem. Geol. Soc. Amer.; Vol. 67; N 2).
- Kummel B.* Lower Triassic ammonoids from Western Southland New Zealand. — N.Z. J. Geol. and Geophys., 1959, vol. 2, N 3, p. 429—447.
- Kummel B.* Triassic ammonoids from Thailand. — J. Paleontol., 1960a, vol. 34, N 4, p. 682—694.
- Kummel B.* Anisian ammonoids from Malaya. — Breviora Mus. Comp. Zool., 1960b, N 124, p. 1—8.
- Kummel B.* New Zealand Triassic ammonoids. — N.Z. J. Geol. and Geophys., 1960c, vol. 3, N 3, p. 486—509.
- Kummel B.* The Spitsbergen arctoceratids. — Bull. Mus. Comp. Zool., 1961, vol. 123, N 9, p. 499—532.
- Kummel B.* New Lower Triassic ammonoids from New Zealand. — N.Z.J. Geol. and Geophys., 1965, vol. 8, N 3, p. 537—547.
- Kummel B.* A Triassic ammonite from the Hindubagh region, Baluchistan, West Pakistan. — Breviora Mus. Comp. Zool., 1966a, N 248, p. 1—5.
- Kummel B.* The Lower Triassic formations of the Salt Range and Trans-Indus ranges, West Pakistan. — Bull. Mus. Comp. Zool., 1966b, vol. 134, N 10, p. 361—429.
- Kummel B.* Zoogeographical and paleogeographical evaluation of the Barabanja fauna (Lower Triassic), Northern Madagascar. — C.r. sem. géol., 1966c, p. 13—16.
- Kummel B.* Additional Scythian ammonoids from Afghanistan. — Bull. Mus. Comp. Zool., 1968a, vol. 136, N 13, p. 483—503.
- Kummel B.* Scythian ammonoids from Timor. — Breviora Mus. Comp. Zool., 1968b, N 283, p. 1—21.
- Kummel B.* Ammonoids of the Late Scythian (Lower Triassic). — Bull. Mus. Comp. Zool., 1969, vol. 137, N 3, p. 311—701.
- Kummel B.* Ammonoids from the Kathwai member, Mianwali formation, Salt Range, West Pakistan. — In: Stratigraphic boundary problems: Permian

- and Triassic of West Pakistan. Lawrence: Univ. Kans. press, 1970a, p. 177—192.
- Kummel B.* Lower Triassic (Scythian) ammonoids from Nepal. — *Breviora Mus. Comp. Zool.*, 1970b, N 345, p. 1—21.
- Kummel B.* The Lower Triassic (Scythian) ammonoid *Otoceras*. — *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 1972, vol. 143, N 6, p. 365—418.
- Kummel B.* Aspects of the Lower Triassic (Scythian) stage. — In: *The Permian and Triassic systems and their mutual boundary*. Calgary, 1973a, p. 557—571. (*Canad. Soc. Petrol. Geol.*; N 2).
- Kummel B.* Lower Triassic (Scythian) molluscs. — In: *Atlas of palaeobiogeography*. Amsterdam; New York: Elsevier, 1973b, p. 225—233.
- Kummel B., Erben H.K.* Lower and Middle Triassic cephalopods from Afghanistan. — *Palaeontographica A*, 1968, Bd. 129, Lfg 4/6, S. 95—148.
- Kummel B., Fuchs R.L.* The Triassic of South America. — *Bol. Soc. geol. Peru*, 1953, vol. 26, p. 95—120.
- Kummel B., Lloyd R.M.* Experiments on relative streamlining of coiled cephalopod shells. — *J. Paleontol.*, 1955, vol. 29, N 1, p. 159—170.
- Kummel B., Sakagami S.* Mid-Scythian ammonites from Iwai formation, Japan. — *Breviora Mus. Comp. Zool.*, 1960, N 126, p. 1—11.
- Kummel B., Steele G.* Ammonites from the *Meekoceras gracilitatus* zone at Crittenden Spring, Elko County, Nevada. — *J. Paleontol.*, 1962, vol. 36, N 4, p. 638—703.
- Kummel B., Teichert C.* Relations between the Permian and Triassic formations in the Salt Range and Trans-Indus ranges, West Pakistan. — *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh.*, 1966, Bd. 125, S. 297—333.
- Kummel B., Teichert C.* Stratigraphy and paleontology of the Permian-Triassic boundary beds, Salt Range and Trans-Indus ranges, West Pakistan. — In: *Stratigraphic boundary problems: Permian and Triassic of West Pakistan*. Lawrence: Univ. Kans. press, 1970, p. 1—110.
- Kutassy A.* Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie der alpinen Triassschichten in der Umgebung von Budapest. — *Magy. földt. intéz. évijelent.*, 1927, N 27, old. 105—175.
- Kutassy A.* Die Ausbildung der Trias im Moma-Gebirge (Ungarn-Siebenburgen). — *Centralbl. Miner., Geol. und Paläontol. B*, 1928, H. 5, S. 320—325.
- Kutassy A.* Ujabb adatok a budapestköryeki dachsteini meszko faunajanak ismeretehöz. — *Magy. tud. akad. Mat. term. ért.*, 1932, N 49, old. 222-249.
- Kutassy A.* Cephalopoda triadica. 2. Fossilium Catalogus. I. Animatea. Ps. 56. B., 1933, p. 371—832.
- Lapparent A.* *Traite de géologie*. P.: Masson, 1900.
- Laws R.A.* Late Triassic depositional environments and molluscan associations from West-Central Nevada. — *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1982, vol. 37, N 2/4, p. 131—148.
- Lehmann U.* New aspects in ammonite biology. — In: *Proc. North. Amer. paleontol. convention*. Lawrence: Allen press, 1971, vol. 2, p. 1251—1269.
- Lehmann U.* Über Nahrung und Ernährungsweise von Ammoniten. — *Paläontol. Ztschr.*, 1975, Bd. 49, N 3, S. 187—195.
- Lehmann U.* Ammoniten: Jhr Leben und ihre Umwelt. Stuttgart: Enke, 1976. 172 S.
- Leonardi P., Polo C.* La fauna cassiana di Cortina d'Ampezzo. Pt 2a. Cefalopodi. — *Mem. Ist. geol. e miner. Univ. Padova*, 1952, vol. 17, p. 1—28.
- Leymerie A.* Mémoire sur la partie inférieure du système secondaire du département du Rhone. — *Mém. Soc. geol. France*, 1839, t. 3, p. 313—378.
- Lieberman H.M.* Die Bivalven- und Ostracodenfauna von Raibl und ihr stratigraphischer Wert. — *Verh. Geol. Bundesanst.*, 1979, H. 2, S. 85—131.
- Lieberman H.M.* The suitability of the Raibl sequence as a stratotype for the Carnian stage and the Julian substage of the Triassic. — *Newslett. Stratigr.*, 1980, vol. 9, N 1, p. 35—42.
- Lindström G.* Om Trias- och Juraförsteningar fran Spetsbergen. — *Kgl. sven. vetenskapskad. handl.*, 1865, bd 6, s. 1—20.
- Lóczy L.* Die geologischen Formationen der Balatongegend und ihre regionale Tektonik. — In: *Resultate der wissenschaftlichen Erforschungen des Balatonsees*. Wien: Hölzel, 1916, Bd. 1, Th. 1, S. 1—716.
- Longhi P.* Cefalopodi della fauna triassica di Val di Pena presso Lorenzago. — *Riv. ital. paleontol. e stratigr.*, 1902, vol. 8, N 2/3, p. 53—61.
- Mancini E.A.* Origin of micromorph faunas in the geologic record. — *J. Paleontol.*, 1978, vol. 52, N 2, p. 311—322.
- Mansuy H.* Paléontologie de l'Annam et du Tonkin. — *Mém. Serv. géol. Indochine*, 1913, vol. 2, fasc. 3, p. 1—49.
- Mansuy H.* Étude complémentaire des faunes triassiques de la région de Thanh-Hoa, Nord-Annam. — *Mem. Serv. géol. Indochine*, 1921, vol. 8, fasc. 1, p. 1—7.
- Marcoux J.* "Alpine type" Triassic of the Upper Antalya nappe (western Taurids, Turkey). — In: *Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias*. Wien, 1974, Bd. 2, S. 145—146. (*Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.*).
- Marshall P.* Some New Zealand fossil cephalopods. — *Trans. N.Z. Inst.*, 1909, vol. 41, p. 143—145.
- Martelli A.* Cefalopodi triasici di Boljevicci presso Vir nel Montenegro. — *Palaeontogr. ital.*, 1904, vol. 10, p. 75—140.
- Martin A.W., Catala-Stucki I., Ward P.* The growth rate and reproductive behavior of *Nautilus macromphalus*. — *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh.*, 1978, Bd. 156, H. 2, S. 207—225.
- Mathews A.A.L.* The Lower Triassic cephalopod fauna of the Fort Douglas area, Utah. — *Mem. Walker Mus.*, 1929, vol. 1, N 1, p. 1—46.
- Maubeuge P.L.* Deux trouvailles de *Ceratites* dans le "calcaire coquillier" lorrain. — *Bull. Soc. geol. France*, 1958, t. 6, N 8, p. 69—75.
- McLearn F.H.* Ammonoid faunas of the Upper Triassic Pardonet formation, Peace River foothills, British Columbia. — *Mem. Geol. Surv. Canada*, 1960, N 311, p. 1—144.
- McLearn F.H.* *Anagymnotoceras*, a new Middle Triassic (Anisian) ammonoid genus from Nor-

- theastern British Columbia. Ottawa, 1966. 4 p. (Geol. Surv. Canada Pap.; N 66-56).
- McLearn F.H.* Middle Triassic (Anisian) ammonoids from Northeastern British Columbia and Ellesmere island. Ottawa, 1969. 90 p. (Bull. Geol. Surv. Canada; N 170).
- McTaviss R.A., Dickins J.M.* The age of the Kockatea shale (Lower Triassic), Perth basin — a reassessment. — J. Geol. Soc. Austral., 1974, vol. 21, N 2, p. 195—201.
- Michalik J.* A paleoenvironmental and paleoecological analysis of the West Carpathian part of the Northern Tethyan nearshore region in the Latest Triassic time. — Riv. ital. paleontol. e stratigr., 1980, vol. 85, N 3/4, p. 1047—1064.
- Michard A., Sturani C.* Détermination de quelques céphalopodes, notamment ammonoïdes, dans les dolomies triasiques du Val Grana (Alpes cottiennes méridionales). — C. rend. Soc. geol. France, 1963, N 1, p. 11—13.
- Mihajlović-Pavlović M.* Prilog za poznavanje srednjotrijaške amonitske faune Zlatara (Zap. Srbija). — Гласн. Природ. Муз. Београда. Cep. A, 1979, кн. 34, с. 97—117.
- Miller A.K.* Permian cephalopods. — Geol., Soc. Amer. Spec. Pap., 1944, N 52, p. 71—170.
- Miller A.K., Furnish W.M.* The classification of the Paleozoic ammonoids. — J. Paleontol., 1954, vol. 28, N 5, p. 685—692.
- Mojsisovics E.* Über die Gliederung der oberen Triasbildungen der Östlichen Alpen. — Jb. Geol. Reichsanst. Wien, 1869, Bd. 19, S. 91—150.
- Mojsisovics E.* Das Gebirge um Hallstatt. Th. 1. Die Mollusken-Faunen der Zlambach- und Hallstätterschichten. — Abh. Geol. Reichsanst. Wien, 1873—1875, Bd. 6, H. 1, S. 1—82; H. 2, S. 83—174.
- Mojsisovics E.* Faunengebiete und Faciesgebiete der Trias-Periode in den Ost-Alpen: Einige stratigraphische Studien. — Jb. Geol. Reichsanst. Wien, 1874, Bd. 24, S. 81—134.
- Mojsisovics E.* Vorläufige kurze Übersicht der Ammoniten-Gattungen der mediterranen und juvavischen Trias. — Verh. Geol. Reichsanst. Wien, 1879, H. 7, S. 133—143.
- Mojsisovics E.* Zur Altersbestimmung der triadischen Schichten des Bogdo-Berges in der astrachanischen Steppe. — Verh. Geol. Reichsanst. Wien, 1882a, H. 2, S. 30—31.
- Mojsisovics E.* Die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz. — Abh. Geol. Reichsanst. Wien, 1882b, Bd. 10, S. 1—322.
- Mojsisovics E.* Arktische Triasfaunen. — Mem. Acad. Sci. St.-Petersbourg. Ser. 7, 1886, t. 33, N 6, p. 1—159.
- Mojsisovics E.* Über einige arktische Trias-Ammoniten des Nördlichen Sibirien. — Mem. Acad. Sci. St.-Petersbourg. Ser. 7, 1888a, t. 36, N 5, p. 1—21.
- Mojsisovics E.* Über einige japanische Trias-Fossilien. — Beitr. Paläontol. Geol. Österr.-Ungarns und Oriens Wien, 1888b, Bd. 7, H. 2, S. 163—178.
- Mojsisovics E.* Vorläufige Bemerkungen über die Cephalopodenfaunen der Himalaya-Trias. — S.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl., 1892a, Bd. 101, H. 1, S. 372—378.
- Mojsisovics E.* Die Hallstätter Entwicklung der Trias. — S.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl., 1892b, Bd. 101, H. 1, S. 769—779.
- Mojsisovics E.* Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke. — Abh. Geol. Reichsanst. Wien, 1893, Bd. 6, H. 2, S. 1—835.
- Mojsisovics E.* Ammonites triasiques de la Nouvelle-Caledonie. — C.r. Acad. sci. D, 1895, t. 121, p. 741—742.
- Mojsisovics E.* Beiträge zur Kenntniss der obertriadischen Cephalopoden-Faunen des Himalaya. — Denkschr. Akad. Wien. Math.-naturwiss. Kl., 1896, Bd. 63, S. 575—701.
- Mojsisovics E.* Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke. — Abh. Geol. Reichsanst. Wien, 1902, Bd. 6, Abt. 1, Suppl. H., S. 175—356.
- Mojsisovics E., Waagen W., Diener C.* Entwurf einer Gliederung der pelagischen Sedimente des Trias-Systems. — S.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl., 1895, Bd. 104, Abt. 1, S. 1—32.
- Morgenroth V.* Der Muschelkalk Südthüringens. — Ber. Dt. Ges. Geol. Wiss. R.A., 1972, Bd. 17, H. 6, S. 921—932.
- Mostler H., Scheuring B., Urlichs M.* Zur Mega-, Mikrofauna und Mikroflora der Kössener Schichten (alpine Obertrias) vom Weissloferbach in Tirol unter besonderer Berücksichtigung der in der suessi- und marshi-Zone auftretenden Conodonten. — In: Beiträge zur Biostratigraphie der Tethys-Trias. Wien, 1978, Bd. 2, S. 141—174. (Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.).
- Mu A., Wen S., Wang Y., Chang P.* Stratigraphy of the mount Jolmo Lungma region in Southern Tibet, China. — Sci. Sinica, 1973, vol. 16, N 1, p. 96—111.
- Müller A.H.* Stratonomische Untersuchungen im oberen Muschelkalk des Thüringer Beckens. — Geologica, 1950, Bd. 4, S. 1—74.
- Müller A.H.* Beiträge zur Stratonomie und Ökologie des germanischen Muschelkalkes. — Geologie, 1955, Bd. 4, S. 285—297.
- Müller A.H.* Weitere Beiträge zur Ichnologie, Stratonomie und Ökologie der germanischen Trias. T. 1, 2. — Geologie, 1956, Bd. 5, H. 4/5, S. 405—423; 1959, Bd. 8, H. 3, S. 239—261.
- Müller A.H.* Ein Ceratit (Ceratites cf. schmidi, Ammonoidea) aus dem Unterkeuper (Grenzdolomit) des germanischen Triasbeckens. — Monatsber. Dt. Akad. Wiss. Berlin, 1969, Bd. 11, H. 2, S. 122—132.
- Müller A.H.* Neue Funde seltener Ceratiten aus dem germanischen Muschelkalk und Keuper. — Monatsber. Dt. Akad. Wiss. Berlin, 1970, Bd. 12, H. 8, S. 623—642.
- Müller A.H.* Über Ammonoidea (Cephalopoda) aus der Grenzdolomitregion des germanischen Unterkeupers. — Ztschr. geol. Wiss., 1973, Bd. 1, H. 8, S. 935—945.
- Müller A.H.* Zur Oologie fossiler Tiere. — Biol. Rdsch., 1978, H. 3, S. 155—174.
- Muller S.W., Ferguson H.G.* Mesozoic stratigraphy of the Hawthorne and Tonopah quadrangles, Nevada. — Bull. Geol. Soc. Amer., 1939, vol. 50, p. 1573—1624.
- Münster G., Wissmann H.L.* Beiträge zur Geognosie und Petrefactenkunde des südöstlichen Tirols,

- vorzüglich der Schichten von St. Cassian. — Münster Beitr. Petrefactenk., 1841, Bd. 4, S. 1—152.
- Mutch A.R., Waterhouse J.B.* A new local stage for the Early Triassic rocks of New Zealand. — N.Z. J. Geol. and Geophys., 1966, vol. 8, N 6, p. 1228—1229.
- Mutihac V., Preda I.* Die mediterrane Trias Rumäniens. — In: Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. Wien, 1974, Bd. 2, S. 157—158. (Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.).
- Mutvei H.* On the microscopic shell structure in some Jurassic ammonoids. — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1967, Bd. 129, H. 2, S. 157—166.
- Mutvei H.* The mode of life in ammonoids. — Paläontol. Ztschr., 1975, Bd. 49, H. 3, S. 196—202.
- Mutvei H., Reymont R.A.* Buoyancy control and siphuncle function in ammonoids. — Palaeontology, 1973, vol. 16, pt 3, p. 623—636.
- Naef A.* Über Bau und Lebensweise der tetrabranchiaten Cephalopoden. — Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zürich, 1921, S. 335—338.
- Nakazawa K.* Discovery of the Anisian fauna from Shikoku, Southwest Japan and its geological meaning. — Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto B, 1964a, vol. 30, N 4, p. 7—19.
- Nakazawa K.* On the Monotis typica zone in Japan. — Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto. B, 1964b, vol. 30, N 4, p. 21—39.
- Nakazawa K.* The Lower Triassic Kurotaki fauna in Shikoku and its allied faunas in Japan. — Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. Ser. Geol. and Miner., 1971, vol. 38, N 1, p. 103—133.
- Nakazawa K., Bando Y.* Lower and Middle Triassic ammonites from Portuguese Timor. — Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. Ser. Geol. and Miner., 1968, vol. 34, N 2, p. 83—114.
- Nakazawa K., Bando Y., Matsuda T.* The Ootoceras woodwardi zone and the time-gap at the Permian-Triassic boundary in East Asia. — In: Geology and palaeontology of Southeast Asia. Tokyo: Univ. press, 1980, vol. 21, p. 75—90.
- Nakazawa K., Kapoor H.M., Ishii K.* et al. Preliminary report on the Permo-Triassic of Kashmir. — Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. Ser. Geol. and Miner., 1970, vol. 37, N 2, p. 163—172.
- Nakazawa K., Kapoor H.M., Ishii K.* et al. The Upper Permian and the Lower Triassic in Kashmir, India. — Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. Ser. Geol. and Miner., 1975, vol. 42, N 1, p. 1—106.
- Neumayr M.* Die Ammoniten der Kreide und die Systematik der Ammonitiden. — Ztschr. Dt. geol. Ges., 1875, Bd. 27, H. 4, S. 854—942.
- Newell N.D.* Phyletic size increase, an important trend illustrated by fossil invertebrates. — Evolution, 1949, vol. 3, p. 103—124.
- Newell N.D.* The very last moment of the Palaeozoic era. — In: The Permian and Triassic systems and their mutual boundary. Calgary, 1973, p. 1—10. (Canad. Soc. Petrol. Geol. Mem.; N 2).
- Newell N.D., Kummel B.* Lower Eo-Triassic stratigraphy, Western Wyoming and Southeast Idaho. — Bull. Geol. Soc. Amer., 1942, vol. 53, N 6, p. 937—996.
- Nguyễn D.* Một vài hóa thạch Chân đầu ilencec trong trầm tích triat ha vùng Lang So'n. — Tap chi sinh vật — Dia hoc, 1977, vol. 15, N 1, p. 18—23.
- Nichols K.M., Silberling N.J.* Early Triassic (Smithian) ammonites of paleoequatorial affinity from the Chulitna terrane, South-Central Alaska. Washington, 1979. 14 p. (US Geol. Surv. Prof. Pap.; N 1121-B).
- Noetting F.* Die Ootoceras beds in Indien. — Centralbl. Miner., Geol. und Paläontol., 1900, S. 216—217.
- Noetting F.* Über die Ceratiten-Schichten der Salt Range. — Centralbl. Miner., Geol. und Paläontol., 1901a, S. 109—111.
- Noetting F.* Beiträge zur Geologie der Salt Range, insbesondere der permischen und triadischen Ablagerungen. — Neues Jb. Miner., Geol. und Paläontol., 1901b, Bd. 14, S. 369—471.
- Noetting F.* Über das Alter der Ootoceras-Schichten von Rimkin Paair (Painkhanda) im Himalaya. — Neues Jb. Miner., Geol. und Paläontol., 1904a, Bd. 18, S. 528—555.
- Noetting F.* Über das Verhältnis zwischen Productuskalk und Ceratitenschichten in der Salt Range (Indien). — Centralbl. Miner., Geol. und Paläontol., 1904b, S. 321—327.
- Noetting F.* Über Medicottia Waag. und Episageceras n.g. aus den permischen und triadischen Schichten Indiens. — Neues Jb. Miner., Geol. und Paläontol., 1904c, Bd. 19, S. 334—376.
- Noetting F.* Die asiatische Trias. — In: Lethaea geognostica. Stuttgart, 1905, T. 2, Bd. 1, Lfg 2, S. 107—221.
- Öberg P.* Om Trias-försteningar fran Spetsbergen. — Kgl. sven. vetenskapsakad. handl., 1877, bd 14, N 14, s. 1—19.
- Odin G.S., Kennedy W.J.* Mise à jour de l'échelle des temps mésozoïques. — C.r. Acad. sci. Ser. 2, 1982, t. 294, N 6, p. 383—386.
- Ogilvie-Gordon M.M.* Das Gröden-, Fassa- und Ennebergegebiet in den Südtirolen Dolomiten. 1—3. — Abh. Geol. Bundesanst., 1927, Bd. 24, H. 1, S. 1—376; H. 2, S. 1—89.
- Ogilvie-Gordon M.M.* Geologie des Gebietes von Pieve (Buchenstein), St. Cassian und Cortina d'Ampezzo. — Jb. Geol. Bundesanst., 1929, Bd. 79, S. 357—424.
- Onuki Y., Bando Y.* On some Triassic ammonites from the Rifu formation. — Contrib. Inst. Geol. and Palaeontol. Tohoku Univ., 1959a, N 50, p. 67—80.
- Onuki Y., Bando Y.* On some Triassic ammonites from the Isatomae formation. — Jap. J. Geol. and Geogr., 1959b, vol. 30, p. 97—103.
- Oppel A.* Die Juraformation Englands, Frankreichs und Südwestlichen Deutschlands. — Jber. Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg, 1856, Bd. 12, S. 121—556.
- Oppel A., Suess E.* Über die muthmasslichen Äquivalente der Kössener Schichten in Schwaben. — S.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl., 1856, Bd. 21, S. 535—549.
- Oravec J.* Die Triasbildungen des Schollengebietes zwischen den Gerecse- und Buda-Piliser Gebirgen. — Földt. közl., 1961, k. 91, füz. 2, old. 183—185.

- Ott E.* Die Kalkalgen-Chronologie der alpinen Mitteltrias in Angleichung an die Ammoniten-Chronologie. — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1972, Bd. 141, H. 1, S. 81—115.
- Pallas P.S.* Reise durch verschiedene Provinzen des russischen Reichs. St.—Petersburg, 1776, T. 3, 760 S.
- Parnes A.* Triassic ammonites from Israel. — Bull. Geol. Surv. Isr., 1962, N 33, p. 1—78.
- Parnes A.* Note on Middle Triassic ammonites from Makhtesh Ramon (Southern Israel). — Isr. J. Earth-Sci., 1965, vol. 14, N 1, p. 9—17.
- Parnes A.* Middle Triassic ammonite biostratigraphy in Israel. — Bull. Geol. Surv. Isr., 1975, N 66, p. 1—25.
- Patte E.* Étude des quelques fossiles paleozoïques et mesozoïques recueillis en Indochine et au Yunnan. 2. Ammonites du Trias supérieur de Tonkin. — Mém. Serv. géol. Indochine, 1922, vol. 9, N 1, p. 1—33.
- Patte E.* Études paléontologiques relatives à la géologie de l'est du Tonkin (Paleozoïque et Trias). — Bull. Serv. géol. Indochine, 1926, vol. 15, N 1.
- Pearson D.A.B.* Problems of Rhaetian stratigraphy with special reference to the lower boundary of the stage. — Quart. J. Geol. Soc. London, 1970, vol. 126, pt 1/2, p. 125—150.
- Pelosio G.* Le ammoniti del Trias medio di Asklepione (Argolide, Grecia). 1. Fauna del "calcare a Ptychites" (Anisico sup.). — Mem. Soc. ital. sci. natur., 1973, vol. 19, N 3, p. 139—168.
- Pfaff E.* Über Form und Bau der Ammonitensepten und ihre Beziehungen zur Suturlinie. — Jber. Niedersächs. Geol. Ver. Hannover, 1911, Bd. 4, S. 208—223.
- Pla J.* Grundbegriffe der Stratigraphie mit ausführlicher Anwendung auf die europäische Mitteltrias. Leipzig; Wien: Deuticke, 1930. 252 S.
- Pianka E.R.* Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. — Amer. Natur., 1966, vol. 100, p. 33—46.
- Pilger A., Schönenberg R.* Der erste Fund mitteltriadischer Tuffe in den Gailtaler Alpen (Kärnten). — Ztschr. Dt. geol. Ges., 1958, Bd. 110, H. 1, S. 205—215.
- Pisa G.* Ammoniti ladinicche dell'Alta Valle del Tagliamento (Alpi Carniche). — G. Geol. Ann. Mus. Geol. Bologna. Ser. 2a, 1966, vol. 33, fasc. 2, p. 617—683.
- Pisa G.* Stratigraphie und Mikrofazies des Anis und Ladin der Westlichen Karnischen Alpen (Italien). — Mitt. Ges. Bergbaustud. Innsbruck, 1972, Bd. 21, S. 193—224.
- Pisa G.* Stratigraphische Tabelle der südalpiner Trias. — In: Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. Wien, 1974, Bd. 2, S. 159. (Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.).
- Pisa G., Farabegoli E., Ott E.* Stratigrafia e paleogeografia dei terreni anisici della conca di Agordo e dell'alta Val di Zoldo (Dolomiti sudorientali). — Mem. Soc. geol. ital., 1979, vol. 18, p. 63—92.
- Pompeckj J.F.* Ammoniten des Rhät. — Neues Jb. Miner., Geol. und Paläontol., 1895, Bd. 2, S. 1—46.
- Pugin L.* Le Rhétien, étage du Trias ou du Jurassique? — In: Intern. geol. congr. coll. Jurassique: Compt. et mem. Luxembourg, 1964, p. 91—99.
- Ramovš A.* Die Trias in Jugoslawien. — In: Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. Wien, 1974, Bd. 2, S. 161—165. (Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.).
- Raup D.M.* Depth inferences from vertically imbedded cephalopods. — Lethaia, 1973, vol. 6, N 3, p. 217—225.
- Reis O.M.* Eine Fauna des Wettersteinkalkes. 1. Cephalopoden. — Geogn. Jh. München, 1901, Bd. 13, S. 71—105.
- Reis O.M.* Eine Fauna des Wettersteinkalkes. 2. Nachtrag. — Geogn. Jh. München, 1907, Bd. 18, S. 113—152.
- Renz C.* Trias und Jura in der Argolis. — Ztschr. Dt. geol. Ges., 1906, Bd. 58, H. 3, S. 379—395.
- Renz C.* Stratigraphische Untersuchungen im griechischen Mesozoikum und Paläozoikum. — Jb. Geol. Reichsanst. Wien, 1910, Bd. 60, H. 3, S. 421—636.
- Renz C.* Die mesozoischen Faunen Griechenlands. 1. Die triadischen Faunen der Argolis. — Palaeontographica, 1911, Bd. 58, S. 1—104.
- Renz C.* Die Bulogkalke der Insel Hydra (Ostpeleponnes). — Eclog. geol. helv., 1931, Bd. 24, H. 1, S. 53—60.
- Renz C., Renz O.* Eine untertriadische Ammonitenfauna von der griechischen Insel Chios. — Schweiz. Paläontol. Abh., 1948, Bd. 66, S. 3—98.
- Reyment R.A.* Some factors in the distribution of fossil cephalopods. — Acta Univ. Stockholm. Contrib. Geol., 1958, vol. 1, N 6, p. 97—184.
- Reyment R.A.* Factors in the distribution of fossil cephalopods. Pt 3. Experiments with exact models of certain shell types. — Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala, 1973, vol. 4, N 2, p. 7—41.
- Reyment R.A.* Floating orientations of cephalopod shell models. — Palaeontology, 1980, vol. 23, pt 4, p. 931—936.
- Richter A.E.* Ammoniten — schläfrige Kannibalen? — Miner. Mag., 1980, Bd. 4, H. 1, S. 17—21.
- Richthofen F.* Geognostische Beschreibung der Umgebung von Predazzo, Sanct Cassian und der Seisser Alpe in Süd-Tyrol. Gotha: Perthes, 1860. 327 S.
- Rieber H.* Cephalopoden aus der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). — Schweiz. Paläontol. Abh., 1973a, Bd. 93, S. 1—96.
- Rieber H.* Ergebnisse paläontologisch-stratigraphischer Untersuchungen in der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). — Eclog. geol., helv., 1973b, Bd. 66, H. 3, S. 667—685.
- Rieber H.* Ammoniten und Stratigraphie der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) der Tessiner Kalkalpen. — In: Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. Wien, 1974, Bd. 2, S. 167—176. (Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.).
- Riedel A.* Beiträge zur Paläontologie und Stratigraphie der Ceratiten des deutschen Oberen Muschelkalks. — Jb. Preuss. Geol. Landesanst. Berlin, 1918, Bd. 37, H. 1, S. 1—116.
- Riedel A.* I cefalopodi anisici delle Alpi meri-

- dionali ed il loro significato stratigrafico. — Mem. Ist. geol. Univ. Padova, 1949, vol. 16, p. 1—22.
- Rosenberg G.* Geleitwort zu den Tabellen der Nord- und Südpinenen Trias der Ostalpen. — Jb. Geol. Bundesanst., 1959, Bd. 102, H. 3, S. 477—479.
- Ross Ch.A.* Paleogeography and provinciality. — Soc. Econ. Paleontol. and Miner. Spec. Publ., 1974, N 21, p. 1—17.
- Rossi Ronchetti C.* Il Trias in Lombardia. 2. Cefalopodi iadnici del gruppo delle Grigne. — Riv. ital. paleontol. e stratigr., 1960, vol. 66, N 1, p. 1—64.
- Rothe H.W.* Die Ceratiten und die Ceratitenzonen des Oberen Muschelkalks (Trias) im Thüringer Becken. — Beitr. Geol. Thüringen, 1955, Bd. 8, H. 6, S. 256—323.
- Rothpletz A.* Über die Einbettung der Ammoniten in die Solnhofener Schichten. — Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-phys. Kl., 1909, Bd. 24, Abt. 2, S. 313—337.
- Runnegar B.* A Lower Triassic ammonoid fauna from Southeast Queensland. — J. Paleontol., 1969, vol. 43, N 3, p. 818—828.
- Sakagami S.* Lower Triassic ammonites from Iwai, Oguno-mura, Nishitana-gun, Kwanto massif, Japan. — Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku C, 1955, vol. 4, N 30, p. 131—140.
- Salfeld H.* Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei Jura- und Kreide-Ammonoideen. — Nachr. Ges. Wiss. Göttingen. Math.-phys. Kl., 1920, H. 3, S. 449—467.
- Salomon W.* Geologische und paläontologische Studien über die Marmolata. — Palaeontographica, 1895, Bd. 42, Lfg 1/3, S. 1—210.
- Salopek M.* Über die Cephalopodenfaunen der Mittleren Trias von Süddalmatien und Montenegro. — Abh. Geol. Reichsanst. Wien, 1911, Bd. 16, H. 3, S. 1—44.
- Salopek M.* O cefalopodskim vapnencima Gregorić brijega u Samoborskoj gori. — Prirodoslovn. Istraziv., 1936, sv. 20, s. 201—228.
- Sanders H.L.* Marine benthic diversity: A comparative study. — Amer. Natur., 1968, vol. 102, p. 243—282.
- Sastry M.V.A.* Some Triassic fossils from the Eastern Byans, Central Himalayas. — Rec. Geol. Surv. Ind., 1963, vol. 89, N 2, p. 383—398.
- Sato T.* Ammonites du Trias de la Malaisie. — Jap. J. Geol. and Geogr., 1963, vol. 34, N 2/4, p. 93—99.
- Saunders W.B.* A new species of Nautilus from Palau. — Veliger, 1981a, vol. 24, p. 1—7.
- Saunders W.B.* The species of living Nautilus and their distribution. — Veliger, 1981b, vol. 24, p. 8—17.
- Saunders W.B.* Natural rates of growth and longevity of Nautilus belauensis. — Paleobiology, 1983, vol. 9, N 3, p. 280—288.
- Saunders W.B., Spinosa C.* Nautilus movement and distribution in Palau, Western Caroline islands. — Science, 1979, vol. 204, N 4398, p. 1199—1201.
- Saunders W.B., Spinosa C., Teichert C., Banks R.C.* The jaw apparatus of recent Nautilus and its palaeontological implications. — Palaeontology, 1978, vol. 21, pt 1, p. 129—141.
- Saunders W.B., Wehman D.A.* Shell strength of Nautilus as a depth limiting factor. — Paleobiology, 1977, vol. 3, N 1, p. 83—89.
- Saurin E.* Lexique stratigraphique internationale. Paris, 1956. Vol. 3. Fasc. 6a. 141 p.
- Schindewolf O.H.* Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammonitenlobenlinie. — Abh. Preuss. Geol. Landesanst. Berlin. N.F., 1929, H. 115, S. 1—102.
- Schindewolf O.H.* Über den Ammoniten-Siphon. — S.-Ber. Preuss. Geol. Landesanst. Berlin, 1931, H. 6, S. 197—209.
- Schindewolf O.H.* Zur Stammesgeschichte der Ammoniten. — Paläontol. Ztschr., 1932, Bd. 14, S. 164—181.
- Schindewolf O.H.* Zur Stammesgeschichte der Cephalopoden. — Jb. Preuss. Geol. Landesanst. Berlin, 1934, Bd. 55, S. 258—283.
- Schindewolf O.H.* Über die Faunenwende vom Paläozoikum zum Mesozoikum. — Ztschr. Dt. geol. Ges., 1954a, Bd. 105, H. 2, S. 153—182.
- Schindewolf O.H.* Über die Lobenlinie der Ammonoidea. — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh., 1954b, H. 3, S. 123—140.
- Schindewolf O.H.* On development, evolution and terminology of ammonoid suture line. — Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge, 1954c, vol. 112, N 3, p. 217—237.
- Schindewolf O.H.* Zur Aussparache über die grossen erdgeschichtlichen Faunenschnitte und ihre Verursachung. — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh., 1958, H. 6, S. 270—279.
- Schindewolf O.H.* Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lfg 1. — Abh. Akad. Wiss. und Lit. Math.-naturwiss. Kl., 1961, N 10, S. 637—743.
- Schindewolf O.H.* Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lfg 2. — Abh. Akad. Wiss. und Liter. Math.-naturwiss. Kl., 1962, N 8, S. 427—571.
- Schindewolf O.H.* Acuariceras und andere heteromorphe Ammoniten aus dem Oberen Dogger. — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1963, Bd. 116, H. 2, S. 119—148.
- Schindewolf O.H.* Analyse eines Ammoniten-Gehäuses. — Abh. Akad. Wiss. und Lit. Math.-naturwiss. Kl., 1967, N 8, S. 1—54.
- Schindewolf O.H.* Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. — Abh. Akad. Wiss. und Lit. Math.-naturwiss. Kl., 1968, N 3, S. 43—209.
- Schlager W.* Das Zusammenwirken von Sedimentation und Bruchtektonik in den triadischen Halbtätterkalken des Ostalpen. — Geol. Rdsch., 1969, Bd. 59, S. 289—308.
- Schmidt H.* Neotenic und beschleunigte Entwicklung bei Ammoniten. — Paläontol. Ztschr., 1925, Bd. 7, H. 3, S. 197—295.
- Schmidt H.* Über die Bewegungsweise der Schalen- cephalopoden. — Paläontol. Ztschr., 1930, Bd. 12, S. 194—207.
- Schmidt M.* Fossilien der spanischen Trias. — Abh. Heidelberg. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl., 1936, Bd. 22, S. 1—140.
- Schmitt A., Vrielynck B.* Sur la présence de Trias moyen carbonaté à la base de la série autochtone de l'Olympe (Thessalie septentriona-

- le — Grece). — C.r. Acad. sci. Sér. 2, 1981, t. 292, N 22, p. 1485—1490.
- Schniepp H.* Ludwiga — Supertauchboot der Jurazeit. — Kosmos (BRD), 1976, Bd. 72, N 2, S. 67—73.
- Schrammen A.* Ergebnisse einer neuen Bearbeitung der germanischen Ceratiten. — Jb. Preuss. Geol. Landesanst. Berlin, 1933, Bd. 54, S. 421—439.
- Schwurman W.M.L.* Aspects of Late Triassic palynology. 2. Palynology of the "gres et schiste à Avicula contorta" and "argiles de Levallois" (Rhaetian) of Northeastern France and Southern Luxembourg. — Rev. Palaeobot. and Palynol., 1977, vol. 23, p. 159—253.
- Schwurman W.M.L.* Aspects of Late Triassic palynology. 3. Palynology of the Latest Triassic and Earliest Jurassic deposits of the Northern Limestone Alps in Austria and Southern Germany, with special reference to a palynological characterization of the Rhaetian stage in Europe. — Rev. Palaeobot. and Palynol., 1979, vol. 27, p. 53—75.
- Scupin H.* Welche Ammoniten waren benthonisch, welche Schwimmer? — Verh. Dt. zool. Ges., 1912, 22. Jahresversammli., S. 350—367.
- Seilacher A.* Umlagerung und Rolltransport von Cephalopoden — Gehäusen. — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh., 1963, H. 11, S. 593—615.
- Seilacher A.* Lobenlibellen und Füllstruktur bei Ceratiten. — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1966, Bd. 125, S. 480—488.
- Seilacher A.* Sedimentationsprozesse in Ammonitengehäusen. — Abh. Akad. Wiss. und Lit. Math.-naturwiss. Kl., 1968, N 9, S. 191—203.
- Seilacher A.* Preservational history of ceratite shells. — Palaeontology, 1971, vol. 14, pt 1, p. 16—21.
- Seilacher A.* Mechanische Simulation und funktionelle Evolution des Ammoniten-Septums. — Paläontol. Ztschr., 1975, Bd. 49, N 3, S. 268—286.
- Senkowiczowa H., Kotanski Z.* Gromada Cephalopoda Cuvier, 1797. — In: Budowa geologiczna Polski. W-wa: Wyd-wo Geol., 1979, t. 3. Atlas skamieniałości przewodnich i charakterystycznych, cz. 2 a. Mezozoik. Trias, s. 94—102.
- Seyed-Emami K.* A summary of the Triassic in Iran. — Geol. Surv. Iran Rep., 1971, N 20, p. 41—53, 80—81.
- Seyed-Emami K.* A new species of Distichites (Ammonoidea) from the Upper Triassic Nayband formation of the Zefreh area (Central Iran). — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh., 1975, H. 12, S. 734—744.
- Shimizu S.* On some Anisic ammonites from the Hollandites beds of the Kitakami mountainland. — Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. 2, 1930a, vol. 14, N 1, p. 63—74.
- Shimizu S.* On some Triassic ammonites from the Sakawa basin, province of Tosa in Shikoku. — Jap. J. Geol. and Geogr., 1930b, vol. 8, N 1/2, p. 13—18.
- Shimizu S.* Note on two Carnic species of Proarcestes from Shikoku. — Jap. J. Geol. and Geogr., 1931, vol. 8, N 3, p. 117—121.
- Shimizu S., Jimbo N.* On the Triassic ammonites from Tao, Uonashimura (Shirokawa-cho), Higashiwa-gun, Ehime prefecture. — Chikyū, 1933, vol. 19, N 1, p. 10—31.
- Silberling N.J.* «Trachyceras zone» in the Upper Triassic of the Western United States. — J. Paleontol., 1956, vol. 30, N 5, p. 1147—1153.
- Silberling N.J.* Pre-Tertiary stratigraphy and Upper Triassic paleontology of the Union district, Shoshone mountains, Nevada. Washington, 1959. 67 p. (US Geol. Surv. Prof. Pap.; N 322).
- Silberling N.J.* Upper Triassic marine mollusks from the Natchez Pass formation in Northwestern Nevada. — J. Paleontol., 1961, vol. 35, N 3, p. 535—542.
- Silberling N.J.* Stratigraphic distribution of Middle Triassic ammonites at Fossil Hill, Humboldt range, Nevada. — J. Paleontol., 1962, vol. 36, N 1, p. 153—160.
- Silberling N.J., Nichols K.M.* Middle Triassic molluscan fossils of biostratigraphic significance from the Humboldt Range, northwestern Nevada. Washington, 1982. 150 p. (US Geol. Surv. Prof. Pap.; N 1207).
- Silberling N.J., Tozer E.T.* Biostratigraphic classification of the marine Triassic in North America. — Geol. Soc. Amer. Spec. Pap., 1968, N 110, p. 1—63.
- Silberling N.J., Wallace R.E.* Stratigraphy of the Star Peak group (Triassic) and overlying Lower Mesozoic rocks Humboldt range, Nevada. Washington, 1969. 50 p. (US Geol. Surv. Prof. Pap.; N 592).
- Simionescu I.* Studii geologice și paleontologice din Dobrogea. 5. Fauna triasica inferioară din Dobrogea. — Acad. Rom. Publ. Fond. Vas. Adam. Buc., 1911, vol. 5, p. 63—78.
- Simionescu I.* Studii geologice și paleontologice din Dobrogea. 6. Fauna amonitolor triasici dela Hagighiol. — Acad. Rom. Publ. Fond. Vas. Adam. Buc., 1913, vol. 5, p. 271—370.
- Skwarko S.K.* Mesozoic Mollusca from Australia and New Guinea. — Bull. Austral. Bur. Miner. Resour., Geol. and Geophys., 1967, N 75, p. 1—100.
- Skwarko S.K.* Middle and Upper Triassic Mollusca from Yuat river, Eastern New Guinea. — Bull. Dep. Nat. Develop. Bur. Miner. Resour., Geol. and Geophys., 1973, N 126, p. 27—50.
- Skwarko S.K., Kummel B.* Marine Triassic molluscs of Australia and Papua New Guinea. — Bull. Dep. Miner. and Energy Bur. Miner. Resour., Geol., and Geophys., 1974, N 150, p. 111—128.
- Smith J.P.* The Middle Triassic marine invertebrate faunas of North America. Washington, 1914. 254 p. (US Geol. Surv. Prof. Pap.; N 83).
- Smith J.P.* Upper Triassic marine invertebrate faunas of North America. Washington, 1927, 135 p. (US Geol. Surv. Prof. Pap. N 141).
- Smith J.P.* Lower Triassic ammonoids of North America. Washington, 1932. 199 p. (US Geol. Surv. Prof. Pap., N 167).
- Spath L.F.* Notes on ammonites. — Geol. Mag., 1919, vol. 56, p. 27—35, 65—71, 115—122, 170—177, 220—225.

- Spath L.F.* The Eotriassic invertebrate fauna of East Greenland. — Medd. Grønland, 1930, bd 83, N 1, s. 1—90.
- Spath L.F.* The evolution of the Cephalopoda. — Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc., 1933, vol. 8, N 4, p. 418—462.
- Spath L.F.* Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (natural history). Pt 4. The Ammonoidea of the Trias. L., 1934, 521 p.
- Spath L.F.* Additions to the Eotriassic invertebrate fauna of East Greenland. — Medd. Grønland, 1935, bd 98, N 2, s. 1-115.
- Spath L.F.* The phylogeny of the Cephalopoda. — Paläontol. Ztschr., 1936, Bd. 18, N 3/4, S. 156—181.
- Spath L.F.* Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (natural history). Pt 5. The Ammonoidea of the Trias. L., 1951, 228 p.
- Speciale A.* Il Trias in Lombardia. 21. Fossili del Trias medio delle Valli Trompia e Sabbia. — Riv. ital. paleontol. e stratigr., 1967, vol. 73, N 4, p. 1055—1140.
- Spinosa C., Furnish W.M., Glenister B.F.* Araxoceratitidae, Upper Permian ammonoids, from the Western Hemisphere. — J. Paleontol., 1970, vol. 44, N 4, p. 730—736.
- Spinosa C., Furnish W.M., Glenister B.F.* The Xenodiscidae, Permian ceratitoid ammonoids. — J. Paleontol., 1975, vol. 49, N 2, p. 239—283.
- Stehli F.G., McAlester A.L., Helsley C.E.* Taxonomic diversity of recent bivalves and some implications for geology. — Bull. Geol. Soc. Amer., 1967, vol. 78, N 4, p. 455—466.
- Stenzel H.B.* Living Nautilus. — In: Treatise on invertebrate paleontology. N.Y.; Lawrence; Geol. Soc. Amer.; Univ. Kans. press, 1964, pt K, p. 59—93.
- Stoyanow A.A.* On the character of the boundary of Palaeozoic and Mesozoic near Djulfa. — Зап. Петербург. минер. о-ва. Сер. 2, 1910, ч. 47, с. 61—135.
- Strauch F.* Zur Klimabindung mariner Organismen und ihre geologisch-paläontologische Bedeutung. — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1972, Bd. 140, H. 1, S. 82—127.
- Suess E.* Über Ammoniten. — S.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math-naturwiss. Kl., 1865, Bd. 52, Abt. 1, S. 71—89.
- Suess E., Mojsisovics E.* Studien über die Gliederung der Trias- und Jurabildungen in den Östlichen Alpen. 2. Die Gebirgsgruppe des Osterhorns. — Jb. Geol. Reichsanst. Wien, 1868, Bd. 19, S. 167—200.
- Summesberger H., Wagner L.* Der Stratotypus des Anis (Trias): Geologische Beschreibung des Profiles von Grossreifling (Steiermark). — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 1972a, Bd. 76, S. 515—538.
- Summesberger H., Wagner L.* Grossreifling (Steiermark): binodosus-Zone, trinodosus-Zone, avisiyanus-Zone. Historischer Stratotypus des Anis (Waagen und Diener, 1895). — Exk.-Führer Tagung. Paläontol. Ges. Wien, 1972b, S. 1—4.
- Sutton J.* Development of the continental framework of the Atlantic. — Proc. Geol. Assoc., 1968, vol. 79, N 3, p. 275—303.
- Szabo I., Kovacs S., Lelkes G., Oravecz-Scheffer A.* Stratigraphic investigation of a Pelsonian-Fas-sanian section at Felsőörs (Balaton Highland, Hungary). — Riv. ital. paleontol. e stratigr., 1980, vol. 85, N 3/4, p. 789—805.
- Taraz H.* Permo-Triassic section in Central Iran. — Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 1969, vol. 53, N 3, p. 688—693.
- Taraz H.* Uppermost Permian and Permo-Triassic transition beds in Central Iran. — Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 1971, vol. 55, N 8, p. 1280—1294.
- Taraz H., Golshani F., Nakazawa K. et al.* The Permian and Lower Triassic systems in Abadeh region, Central Iran. — Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. Ser. Geol. and Miner., 1981, vol. 47, N 2, p. 61—133.
- Tatzreiter F.* Zur Stellung der Himavatites columbianus Zone (höheres Mittelnor) in der Tethys. — In: Beiträge zur Biostratigraphie der Tethys-Trias. Wien, 1978, Bd. 4, S. 105—139. (Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.).
- Tatzreiter F.* Neue trachyostrake Ammonoideen aus dem Nor (Alaun 2) der Tethys. — Verh. Geol. Bundesanst., 1980, H. 2, S. 123—159.
- Tatzreiter F.* Ammonitenfauna und Stratigraphie im höheren Nor (Alaun, Trias) der Tethys aufgrund neuer Untersuchungen in Timor. — Denkschr. Österr. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl., 1981, Bd. 121, S. 1—162.
- Taylor B.E., Ward P.D.* Stable isotopic studies of Nautilus macromphalus Sowerby (New Caledonia) and Nautilus pompilius L. (Fiji). — Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1983, vol. 41, N 1/2, p. 1-16.
- Teichert C.* Major features of cephalopod evolution: Essays in paleontology and stratigraphy. — Dep. Geol. Univ. Kans. Spec. Publ., 1967, N 2, p. 162—210.
- Teichert C.* Drifted Nautilus shells in the Bay of Bengal. — J. Paleontol., 1970, vol. 44, N 6, p. 1129—1130.
- Teichert C., Kummel B., Sweet W.* Permian-Triassic strata, Kuh-E-Ali Bashi, northwestern Iran. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ., 1973, vol. 145, N 8, p. 359—472.
- Tichy G., Schramm J.-M.* Das Hundskarl-Profil, ein Idealprofil durch die Werfener Schichten am Südfuss des Hagengebirges, Salzburg. — Karinthin, 1979, N 80, S. 106—115.
- Tollmann A.* Die Hallstätter Zone des Östlichen Salzkammergutes. — Jb. Geol. Bundesanst., 1960, Bd. 103, S. 37—131.
- Tollmann A.* Analyse des klassischen nordalpinen Mesozoikums. Wien: Deuticke, 1976. 580 S.
- Tollmann A.* Bemerkungen zur Frage der Berechtigung der Rhätischen Stufe. — In: Beiträge zur Biostratigraphie der Tethys-Trias. Wien, 1978, Bd. 4, S. 175—177. (Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.).
- Tommasi A.* La fauna dei calcari rossi e grigi del Monte Clapsavon nella Carnia Occidentale. — Palaeontogr. ital., 1899, vol. 5, p. 1—54.
- Tommasi A.* Due nuovi Dinarites nel Trias inferiore della Val del Dezzo. — Boll. Soc. geol. ital., 1902, vol. 21, N 2, p. 344—348.

- Tommasi A.* I fossili della Lumachella triasica di Ghegna in Valsecca presso Roncobello. — *Palaeontogr. ital.*, 1911, vol. 17, p. 1—36; 1913, vol. 19, p. 31—101.
- Toni A.* Illustrazione della fauna triasica di Valdepena (Cadore). — *Mem. Ist. geol. Univ. Padova*, 1914, vol. 2, p. 113—194.
- Toriyama R., Sato T., Hamada T., Komalarjun P.* Nautilus pompilius drifts on the west coast of Thailand. — In: *Geology and palaeontology of Southeast Asia*. Tokyo: Univ. press, 1966, vol. 2, p. 17—30.
- Toula F.* Eine Muschelkalkfauna am Golfe vom Ismid in Kleinasien. — *Beitr. Paläontol. Geol. Österr.-Ungarns und Orients Wien*, 1896, Bd. 10, H. 4, S. 153—191.
- Tozer E.T.* Lower Triassic stages and ammonoid zones of Arctic Canada. — *Pap. Geol. Surv. Canada*, 1965a, N 65-12, p. 1—14.
- Tozer E.T.* Latest Lower Triassic ammonoids from Ellesmere Island and Northeastern British Columbia. — *Bull. Geol. Surv. Canada*, 1965b, N 123, p. 1—45.
- Tozer E.T.* Upper Triassic ammonoid zones of the Peace River foothills, British Columbia, and their bearing on the classification of the Norian stage. — *Canad. J. Earth Sci.*, 1965c, vol. 2, p. 216—226.
- Tozer E.T.* A standard for Triassic time. — *Bull. Geol. Surv. Canada*, 1967, N 156, p. 1—103.
- Tozer E.T.* Triassic time and ammonoids: Problems and proposals. — *Canad. J. Earth Sci.*, 1971a, vol. 8, N 8, p. 989—1031.
- Tozer E.T.* One, two or three connecting links between Triassic and Jurassic ammonoids? — *Nature*, 1971b, vol. 232, N 5312, p. 565—566.
- Tozer E.T.* The earliest marine Triassic rocks: Their definition, ammonoid fauna, distribution and relationship to underlying formations. — *Bull. Canad. Petrol. Geol.*, 1972a, vol. 20, N 4, p. 643—650.
- Tozer E.T.* Triassic ammonoids and Daonella from the Nakhiak group, Anarak region, Central Iran. — *Rep. Geol. Surv. Iran*, 1972b, N 28, p. 29—69.
- Tozer E.T.* Lower and Middle Triassic ammonoids and bivalves from Nordaustlandet (Spitsbergen) collected by dr Oskar Kulling in 1931. — *Geol. fören. Stockholm förhandl.*, 1973, bd 95, N 1, s. 99—104.
- Tozer E.T.* Definitions and limits of Triassic stages and substages: Suggestions prompted by comparisons between North America and the Alpine-Mediterranean region. — In: *Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias*. Wien, 1974, Bd. 2, S. 195—206. (Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.).
- Tozer E.T.* Review of the Lower Triassic ammonoid succession and its bearing on chronostratigraphic nomenclature. — In: *Beiträge zur Biostratigraphie der Tethys-Trias*. Wien, 1978, Bd. 4, S. 21—36. (Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.).
- Tozer E.T.* Latest Triassic ammonoid faunas and biochronology, Western Canada. — *Pap. Geol. Surv. Canada*, 1979, N 79-1B, p. 127—135.
- Tozer E.T.* Latest Triassic (Upper Norian) ammonoid and Monotis faunas and correlations. — *Riv. ital. paleontol. e stratigr.*, 1980a, vol. 85, N 3/4, p. 843—875.
- Tozer E.T.* New genera of Triassic Ammonoidea: *Curr. Res. Pt. A*. — *Pap. Geol. Surv. Canada*, 1980b, N 80-1A, p. 107—113.
- Tozer E.T.* *Wagoceras*, a new name for *Pseudotibetites* Tozer, 1980, non Jeannet, 1959 (Cephalopoda, Triassic). — *Pap. Geol. Surv. Canada*, 1980c, N 80-1B, p. 276.
- Tozer E.T.* Triassic Ammonoidea: Classification, evolution and relationship with Permian and Jurassic forms. — In: *The Ammonoidea*. L.; N.Y.: Acad. press, 1981a, p. 65—100.
- Tozer E.T.* Triassic Ammonoidea: Geographic and stratigraphic distribution. — In: *The Ammonoidea*. L.; N.Y.: Acad. press, 1981b, p. 397—431.
- Tozer E.T.* Late Triassic (Upper Norian) and Earliest Jurassic (Hettangian) rocks and ammonoid faunas, Halfway River and Pine Pass map areas, British Columbia: *Curr. Res. Pt. A*. — *Pap. Geol. Surv. Canada*, 1982, N 82-1A, p. 385-391.
- Tozer E.T., Parker J.R.* Notes on the Triassic biostratigraphy of Svalbard. — *Geol. Mag.*, 1968, vol. 105, N 6, p. 526—542.
- Trammer J.* *Beyrichites* (*Beyrichites*) sp. from the Lower Muschelkalk of the Holy Cross Mts. — *Acta geol. pol.*, 1972, vol. 22, N 1, p. 25—28.
- Trammer J.* Stratigraphy and facies development of the Muschelkalk in the South-Western Holy Cross Mts. — *Acta geol. pol.*, 1975, vol. 25, N 2, p. 179—216.
- Truth F.* Upper Triassic fossils from the Burmo-Siamese frontier: On some fossils from the Kamawakala limestone. — *Rec. Geol. Surv. Ind.*, 1930, vol. 63, p. 174—176.
- Trechmann Ch.T.* The Trias of New Zealand. — *Quart. J. Geol. Soc. London*, 1918, vol. 73, pt 3, N 291, p. 165—246.
- Tronkov D.A.* Triassische Ammoniten-Sukzessionen im Westlichen Balkangebirge in Bulgarien. — *Докл. Болг. АН*, 1976, т. 29, N 9, с. 1325—1328.
- Trueman A.E.* The ammonite body-chamber, with special reference to the buoyancy and mode of life of the living ammonite. — *Quart. J. Geol. Soc. London*, 1941, vol. 96, pt 4, N 384, p. 339—383.
- Trueman E.R., Packard A.* Motor performances of some cephalopods. — *J. Exp. Biol.*, 1968, vol. 49, p. 495—507.
- Trümpy D.* Pre-Cretaceous of Colombia. — *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1943, vol. 54, p. 1281—1304.
- Trümpy R.* Lower Triassic ammonites from Jameson Land (East Greenland). — *Medd. Grønland*, 1969, bd 168, N 2, s. 77—116.
- Tsoflias P.* Sur la découverte d'ammonites triasiques au front de la nappe du Pinde en Péloponnèse septentrional (Grèce). — *C.r. Soc. géol. France*, 1969, N 4, p. 118—119.
- Tsoflias P.* I calcari a cefalopodi triassici della zona Olonos-Pindos nel Peloponneso Settentrionale (Grecia). — *Riv. ital. paleontol. e stratigr.*, 1972, vol. 78, N 4, p. 623—630.

- Turculet I., Bosancu-Portamas A.* Noi contributii privind studiul faunei triasice de pe Pîriul Cailor (Rarău—Bucovina). — An. sti. Univ. Iasi. Sect. II b, 1979, vol. 25, p. 37—42.
- Urlichs M.* Ostracoden aus den Kössener Schichten und ihre Abhängigkeit von der Ökologie. — Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud. Innsbruck, 1972, Bd. 21, S. 661—710.
- Urlichs M.* Zur Stratigraphie und Ammonitenfauna der Cassianer Schichten von Cassian (Dolomiten — Italien). — In: Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. Wien, 1974, Bd. 2, S. 207—222. (Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.).
- Urlichs M.* Zur Altersstellung der Pachycardien-tuffe und der Unteren Cassianer Schichten in den Dolomiten (Italien). — Mitt. Bayer. Staats-samml. Paläontol. Hist. Geol., 1977, N 17, S. 15—25.
- Urlichs M., Mundlos R.* Revision der Ceratiten aus der atavus-Zone (Oberer Muschelkalk, Oberanis) von SW-Deutschland. — Stuttgart. Beitr. Naturk. B, 1980, N 48, S. 1-42.
- Vegh-Neubrandt E.* Korrelations-Probleme der unga-rische Trias. — In: Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. Wien, 1974, Bd. 2, S. 223—227. (Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.).
- Venzo S., Pelosio G.* Nuova fauna a ammonioidi dell'Anisico superiore di Lenna in Val Brem-bana (Bergamo). — Mem. Soc. ital. sci. natur., 1968, vol. 17, N 2, p. 73—141.
- Virgili C.* El Triasico de los Catalanides. — Bol. Inst. geol. miner. esp., 1958, vol. 69, p. 1—856.
- Voßmerbäumer H.* Cephalopoden in Muschelkalk Mainfrankens: Ein biostratonomischer Beitrag. — Geol. Bl. N.-O.-Bayern, 1972, Bd. 22, H. 1, S. 8—25.
- Voss G.L.* The biology and bathymetric distribution of deepsea cephalopods. — Stud. Trop. Oceanogr. Miami, 1967, N 5, p. 511—535.
- Voss G.L.* Present status and new trends in cephalopod systematics. — In: The biology of cephalopods. L.: Acad. press, 1977a, p. 49—60.
- Voss G.L.* Classification of recent cephalopods. — In: The biology of cephalopods. L.: Acad. press, 1977b, p. 575—579.
- Waagen W.* Salt-Range fossils: Geological results. — Palaeontol. Indica. Ser. 13, 1891, vol. 4, pt 2, p. 89—242.
- Waagen W.* Salt Range fossils. 2. Fossils from the ceratite formation. — Palaeontol. Indica. Ser. 13, 1895, vol. 2, p. 323.
- Walther J.* Über die Lebensweise fossiler Meerest-hiere. — Ztschr. Dt. geol. Ges., 1897, Bd. 49, S. 209—273.
- Wang Y.* Latest Early Triassic ammonoids of Ziyun, Guizhou — with notes on the relations-hip between Early and Middle Triassic ammo-noids. — Acta palaeontol. sinica, 1978, vol. 17, N 2, p. 151—179.
- Wang Y.* Ammonoids from Falang formation (Lad-inian—E. Carnian) of southwestern Guizhou, China. — Acta palaeontol. sinica, 1983, vol. 22, N 2, p. 153—162.
- Wang Y. et al.* Some Mollusca of Early Trias-sic and Early Permian from Southern Tibet. — В кн: Докл. исслед. хребта Джомолунгма, 1975. Пекин, 1979, с. 105—116.
- Wang Y., He G.* Triassic ammonoids from the mount Jolmo Lungma region. — Palaeontol. Sinica. 1976, N 12, p. 223—545.
- Wang Y., He G.* Triassic ammonoid sequence of China. — Riv. ital. paleontol. e stratigr., 1980, vol. 85, N 3/4, p. 1207—1220.
- Wang Y., He G.* Some Triassic ammonoids from Xizang. — В кн: Палеонтол. Тибета. Сицзан гушэньу. Пекин, 1981, т. 3, с. 283—313.
- Wanner J.* Triascephalopoden von Timor und Rotti — Neues Jb. Miner., Geol. und Paläontol., 1911, Bd. 32, S. 177—195.
- Ward P.* Cameral liquid in Nautilus and ammo-nites. — Paleobiology, 1979, vol. 5, N. 1, p. 40—49.
- Ward P.* Restructuring the chambered Nautilus. — Paleobiology, 1980, vol. 6, N 3, p. 247—249.
- Ward P.* Shell sculpture as a defensive adaptation in ammonoids. — Paleobiology, 1981, vol. 7, N 1, p. 96—100.
- Ward P., Carlson B., Weekly M., Brumbaugh B.* Remote telemetry of daily vertical and hori-zontal movement of Nautilus in Palau. — Nature, 1984, vol. 309, N 5965, p. 248—250.
- Ward P.D., Chamberlain J.* Radiographic observa-tion of chamber formation in Nautilus pompil-ius. — Nature, 1983, vol. 304, N 5921, p. 57—59.
- Ward P., Greenwald L., Greenwald O.E.* The buoyancy of the chambered Nautilus — Sci. Amer., 1980, vol. 243, N 4, p. 162—175.
- Ward P., Greenwald L., Magnier Y.* The chamber formation cycle in Nautilus macromphalus. — Paleobiology, 1981, vol. 7, N 4, p. 481—493.
- Ward P., Greenwald L., Rougerie F.* Shell implosion depth for living Nautilus macromphalus and shell strength of extinct cephalopods. — Lethaia, 1980, vol. 13, N 2, p. 182.
- Ward P., Martin A.W.* Depth distribution of Nau-tilus pompilius in Fiji and Nautilus macromph-alus in New Caledonia. — Veliger, 1980, vol. 22, N 3, p. 259—264.
- Ward P., Stone R., Westermann G., Martin A.* Notes on animal weight, cameral fluids, swim-ming speed and color polymorphism of the cephalopod Nautilus pompilius in the Fiji islands. — Paleobiology, 1977, vol. 3, N 4, p. 377—388.
- Ward P., Wicksten M.* Food sources and feeding behavior of Nautilus macromphalus. — Veliger, 1980, vol. 23, p. 119—124.
- Warren P.S.* Triassic faunas in the Canadian rockies. — Amer. J. Sci., 1945, vol. 243, p. 480—491.
- Waterhouse J.B.* An ophiceratid ammonoid from New Zealand Permian and its implications for the Permian-Triassic boundary. — Geol. Mag., 1973, vol. 110, N 4, p. 305—329.
- Waterhouse J.B.* Permian-Triassic boundary in New Zealand. — N.Z. J. Geol. and Geophys., 1976a, vol. 19, N 3, p. 373—384.
- Waterhouse J.B.* World correlations for Permian

- marine faunas. — Univ. Queensl. Pap. Dep. Geol., 1976b, vol. 7, N 2, p. 1—232.
- Waterhouse J.B.* Chronostratigraphy for the world Permian. — In: Contrib. geol. time scale. Intern. geol. congr., Sydney, 1976. Tulsa (Okla), 1978, p. 299—322.
- Weaver J.S., Chamberlain J.A.* Equations of motion for post mortem sinking of cephalopod shells and the sinking of Nautilus. — *Paleobiology*, 1976, vol. 2, p. 8—18.
- Webb J.A.* A radiometric time scale of the Triassic. — *J. Geol. Soc. Austral.*, 1981, vol. 28, N 1/2, p. 107—121.
- Wedekind R.* Die Genera der Palaeoammonoidea (Goniatiten). — *Palaeontographica*, 1918, Bd. 62, Lfg 3/4, S. 85—184.
- Weitschat W., Lehmann U.* Biostratigraphy of the uppermost part of the Smithian stage (Lower Triassic) at the Botneheia, W-Spitsbergen. — *Mitt. Geol.-paläontol. Inst. Univ. Hamburg*, 1978, H. 48, S. 85—100.
- Welter O.A.* Die obertriadischen Ammoniten und Nautiliden von Timor. — *Paläontol. Timor*, 1914, Lfg 1, N 1, S. 1—258.
- Welter O.A.* Die Ammoniten und Nautiliden der ladinischen und anisichen Trias von Timor. — *Paläontol. Timor*, 1915, Lfg 5, N 10, S. 71—136.
- Welter O.A.* Die Ammoniten der Unteren Trias von Timor. — *Paläontol. Timor*, 1922a, Lfg 11, N 19, S. 83—154.
- Welter O.A.* Nachtrag zu den obertriadischen Ammoniten von Timor. — *Paläontol. Timor*, 1922b, Lfg 11, N 19, S. 154—160.
- Wendt J.* Stratigraphische Kondensation in triadischen und jurassischen Cephalopodenkaliken der Tetshys. — *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh.*, 1970, H. 7, S. 433—448.
- Wendt J.* Cephalopod accumulations in the Middle Triassic Hallstatt-limestone of Yugoslavia and Greece. — *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh.*, 1973, H. 10, S. 624—640.
- Wenger R.* Die germanischen Ceratiten. — *Palaeontographica A*, 1957, Bd. 108, Lfg 1/4, S. 57—129.
- Westermann G.E.G.* The significance of septa and sutures in Jurassic ammonite systematics. — *Geol. Mag.*, 1958, vol. 95, N 6, p. 441—455.
- Westermann G.E.G.* Form, structure and function of shell and siphuncle in coiled Mesozoic ammonoids. — *Life Sci. Contr. Roy. Ontario Mus.*, 1971, N 78, p. 1—39.
- Westermann G.E.G.* Strength of concave septa and depth limits of fossil cephalopods. — *Lethaia*, 1973, vol. 6, N 4, p. 383—403.
- Westermann G.E.G.* Remarks on Mutvei and Reymont's hypothesis regarding ammonoid phragmocones. — *Palaeontology*, 1975a, vol. 18, pt 2, p. 437—438.
- Westermann G.E.G.* Model for origin, function and fabrication of fluted cephalopod septa. — *Paläontol. Ztschr.*, 1975b, Bd. 49, N 3, S. 235—253.
- Westermann G.E.G.* The connecting rings of Nautilus and Mesozoic ammonoids: Implications for ammonoid bathymetry. — *Lethaia*, 1982, vol. 15, N 4, p. 373—384.
- Westermann G.E.G., Ward P.* Septum morphology and bathymetry in cephalopods. — *Paleobiology*, 1980, vol. 6, N 1, p. 48—50.
- Wiedmann J.* Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoiten: Ein Überblick. T. I. — *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh.*, 1966, Bd. 125, H. 1/3, S. 49—79.
- Wiedmann J.* The heteromorphs and ammonoid extinction. — *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.*, 1969, vol. 44, N 4, p. 563—602.
- Wiedmann J.* Über den Ursprung der Neoammonoiten — das Problem einer Typogenese. — *Eclog. geol. helv.*, 1970, Bd. 63, N 3, S. 923—1020.
- Wiedmann J.* Ammoniten—Nuklei aus Schlämmpollen der nordalpinen Obertrias — ihre stammesgeschichtliche und stratigraphische Bedeutung. — *Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud. Innsbruck*, 1973a, Bd. 21, S. 561—622.
- Wiedmann J.* Upper Triassic heteromorph ammonites. — In: *Atlas of palaeobiogeography*. Amsterdam; New York: Elsevier, 1973b, p. 235—249.
- Wiedmann J.* Evolution or revolution of ammonoids at Mesozoic system boundaries. — *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.*, 1973c, vol. 48, N 2, p. 159—194.
- Wiedmann J.* Zum Problem der Definition und Abgrenzung von Obernor (Sevat) und Rhät. — In: *Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias*. Wien, 1974, Bd. 2, S. 229—235. (Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.).
- Wiedmann J.* On the significance of ammonite nuclei from sieve residues. — *Ann. Miner. Geol. Tunis*, 1977, N 28, p. 135—161.
- Wiedmann J., Fabricius F., Krystyn L. et al.* Über Umfang und Stellung des Rhaet. — *Newslett. Stratigr.*, 1979, vol. 8, N 2, p. 133—148.
- Wiedmann J., Kullmann J.* Ammonoid sutures in ontogeny and phylogeny. — In: *The Ammonoidea*. L.; N.Y.: Acad. press, 1981, p. 215—255.
- Willey A.* In the home of the Nautilus. — *Natur. Sci.*, 1895, vol. 6, N 40, p. 405—414.
- Willey A.* Letters from New Guinea on Nautilus and some other organisms. — *Quart. J. Microsc. Sci.*, 1897a, vol. 39, p. 145—180.
- Willey A.* Zoological observations in the South Pacific. — *Quart. J. Microsc. Sci.*, 1897b, vol. 39, p. 219—231.
- Willey A.* Contribution to the natural of the pearly Nautilus. — In: *Zoological results based on material from New Britain, New Guinea, Loyalty islands and elsewhere*. Cambridge: Univ. press, 1902, pt 6, p. 691—830.
- Wittenburg P.* Beiträge zur Kenntnis der Werfener Schichten Südtirols. — *Jb. Geol. und Paläontol. Abh. N.F.*, 1908, Bd. 8, S. 251—289.
- Yabe H., Shimizu S.* The Triassic fauna of Rifu, near Sendai. — *Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. 2*, 1927, vol. 11, N 2, p. 101—136.
- Yang Z., Li Z.* Chronostratigraphic classification of the marine Triassic in China. — *Riv. ital. paleontol. e stratigr.*, 1980, vol. 85, N 3/4, p. 1157—1166.
- Yehara S.* On the Lower Triassic ammonites from the Nomura basin, Iyo province. — *J. Geol. Soc. Tokyo*, 1926, vol. 32, N 386, p. 37—40.
- Yehara S.* The Lower Triassic cephalopod and bivalve

- fauna of Shikoku. — *Yap. J. Geol. and Geogr.*, 1928, vol. 5, N 4, p. 135—172.
- Yin Ch., Wang Y., Zhang M.* Triassic system — In: *Rep. of sci. exped. in the mount Jolmo Lungma region (1966—1968)*. *Geology. Peking*, 1974, p. 81—126.
- Zakharov Yu.D.* Geographical differentiation of Permian and Lower Triassic invertebrates and the main centres of ammonoid migration. — *Riv. ital. paleontol. e stratigr.*, 1980, vol. 85, N 3/4, p. 665—682.
- Zankl H.* Die Karbonatsedimente der Obertrias in den Nördlichen Kalkalpen. — *Geol. Rdsch.*, 1967, Bd. 56, S. 128—139.
- Zankl H.* Der Hohe Göll. Aufbau und Lebensbild eines Dachsteinkalk-Riffes in der Obertrias der Nördlichen Kalkalpen. — *Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges.*, 1969, Bd. 519, S. 1—123.
- Zapfe H.* Faziesfragen des nordalpinen Mesozoikums. — *Verh. Geol. Bundesanst.*, 1959, S. 122—128.
- Zapfe H.* Beiträge zur Paläontologie der nordalpinen Riffe: Die Fauna der "erratischen Blöcke" auf der Falnbergalm bei Gosau, Oberösterreich (Brachiopoda, Scaphopoda, Gastropoda, Cephalopoda). — *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 1965, Bd. 68, S. 279—308.
- Zapfe H.* Beiträge zur Paläontologie der nordalpinen Riffe: Die Fauna der Zlambach-Mergel der Fischerwiese bei Aussee, Steiermark. — *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 1967a, Bd. 71, S. 413—480.
- Zapfe H.* Untersuchungen im obertriadischen Riff des Gosaukammes (Dachsteingebiet, Oberösterreich). 8. — *Verh. Geol. Bundesanst.*, 1967b, H. 1/2, S. 13—27.
- Zapfe H.* Fragen und Befunde von allgemeiner Bedeutung für die Biostratigraphie der alpinen Obertrias. — *Verh. Geol. Bundesanst.*, 1968, H. 1/2, S. 13—27.
- Zapfe H.* Die Stratotypen des Anis, Tuval und Nor und ihre Bedeutung für die Biostratigraphie und Biostratonomie der alpinen Trias. — *Magy. allami földt. intéz. évijelent.*, 1971, k. 54, füz. 2, old. 579—590.
- Zapfe H.* Mesozoikum in Österreich (Überblick über die stratigraphische Forschung, 1963—1972). — *Mitt. Geol. Ges. Wien*, 1973, Bd. 65, S. 171—216.
- Zapfe H.* Trias in Österreich. — In: *Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias*. Wien, 1974, Bd. 2, S. 245—251. (*Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.*.)
- Zeiss A.* Ein neuer Fund der seltenen Clydonitoiden — Gattung *Acanthinites* (Ceratitida, Nor) und seine paläontologische Bedeutung. — *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläontol. Hist. Geol.*, 1977, Bd. 17, S. 27—34.
- Zhao J., Liang X., Zheng Zh.* Late Permian cephalopods of South China. — *Palaeontol. Sinica. N. S. B.*, 1978, N 12, p. 1—194.
- Ziegler B.* Ammoniten als Faziesfossilien. — *Paläontol. Ztschr.*, 1963, Bd. 37, N 1/2, S. 96—102.
- Ziegler B.* Ammoniten-Ökologie am Beispiel des Oberjura. — *Geol. Rdsch.*, 1967, Bd. 56, S. 439—464.
- Zittel K.A.* Cephalopoda. — In: *Handbuch der Palaeontologie*. München; Leipzig, 1884, Abt. 1, Bd. 2. Mollusca und Arthropoda, S. 329—522.
- Živković M.* Srednji trijas na Zlataru. — *Geol. An. Balk. pol.*, 1931, kn. 10, N 2, s. 86—103.
- Zorn H.* Paläontologische, stratigraphische und sedimentologische Untersuchungen des Salvatore-dolomits (Mitteltrias) der Tessiner Kalkalpen. — *Schweiz. Paläontol. Abh.*, 1971, Bd. 91, S. 3—90.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Abadehceras 88
 Abichites 87
 Acanthinites 96
 Acanthoceratites 93
 Acanthopliceras 89
 Acanthothetidites 97
 Acrochordiceras 93
 Acrochordiceratidae 93
 Acrochordiceroides 90
 Actinoceratites 93
 Aegeiceras 99
 Alanites 90
 Albanites 90
 Alloceratites 94
 Alloceratitinae 93
 Allocionites 96
 Alloptychites 92
 Amarassites 98
 Ambites 90
 Ammotibetites 96
 Amphipopanoceras 92
 Amphistephanites 88
 Anacrochordiceras 93
 Anaflemingites 90
 Anagymnites 99
 Anagymnotoceras 93
 Anahedenstroemia 91
 Anakashmirites 88
 Anarorites 91
 Anasibirites 90
 Anasirenites 95
 Anastephanites 93
 Anatibetites 96
 Anatomites 98
 Anatroplites 97
 Anawasatchites 90
 Anaxenaspis 90
 Andalusites 94
 Anderssonoceras 87
 Anderssonoceratidae 87
 Anfuceras 87
 Anisarcestes 100
 Anolcites 95
 Anotoceras 88
 Apleuroceras 94
 Aplococeras 94
 Aplococeratidae 94
 Araxoceras 87
 Araxoceratidae 87
 Arcestaceae 100
 Arcestes 100
 Arcestidae 100
 Arcestina 84, 99
 Archioceratites 93
 Arctoceras 90
 Arctoceratidae 90
 Arctogymnites 93
 Arctohungarites 94
 Arctomeekoceras 89
 Arctopronites 90
 Arctoptychites 92
 Arctosirenites 95
 Arctotiolites 89
 Argolites 95
 Argosirenites 96
 Arianites 89
 Arioceltites 97
 Aristoptychites 92
 Arnautoceltites 89
 Arnioceltites 97
 Arpadites 95
 Arpaditidae 95
 Arthaberites 91
 Asklepioceras 95
 Aspenites 91
 Aspenitidae 91
 Aspiditella 89
 Aspidites 89
 Audaxlytoceras 86
 Austroceratites 94
 Austrotrachyceras 95
 Avushoceras 88
 Bacchites 98
 Badiotites 97
 Badiotitidae 97
 Bajarunia 89
 Balatonites 93
 Balatonitidae 93
 Balioceratites 93
 Balkanites 88
 Bambanagites 99
 Baoenites 96
 Barrandeites 98
 Beatites 91
 Beaumontites 92
 Beneckeia 91
 Beneckeidae 91
 Bernhardites 88
 Beyrichites 93
 Beyrichitidae 93
 Bihatites 97
 Bittnerites 88
 Bogdoites 89
 Boreomeekoceras 89
 Bosnites 91
 Brouwerites 96
 Buchites 96
 Buddhaites 99
 Bukowskiites 99
 Bulogites 93
 Burijites 101
 Californites 96
 Caloceratites 93
 Campyloceratites 93
 Carniolites 88
 Carnites 94
 Carnitidae 94
 Catalecanites 90
 Catenohalorites 96
 Caucasites 99
 Celtitaceae 97
 Celtites 97
 Celtitidae 97
 Ceratitaceae 93
 Ceratites 94
 Ceratitida 86
 Ceratitidae 93
 Ceratitina 71, 92
 Chaotianoceras 87
 Chioceras 92
 Chioceratidae 92
 Chiotites 92
 Choristoceras 98
 Choristocerataceae 98, 107
 Choristoceratidae 98
 Cibolites 86
 Cibolitidae 86
 Cladiscites 92
 Cladiscitidae 92
 Cladiscitinae 92
 Clionites 96
 Clionites 96
 Clionititidae 96
 Clydonitaceae 96
 Clydonites 96
 Clydonitidae 96
 Clypeoceras 89

Clypites 91
Cochloceras 98
Cochloceratidae 98
Coeloceltites 96
Collignonites 90
Columbites 89
Columbitidae 89
Cordillerites 91
Coroceras 100
Cosmoceratites 94
Cuccoceras 93
Cycloceltites 98
Cycloceltitidae 98
Cycloceratites 93
Cyrtolepurites 96
Cyrtolepuritidae 96
Cyrtohabdoceras 98
Czekanowskites 94

Dagnoceras 88
Dagnoceratinae 88
Dalmatites 89
Danubitaceae 94
Danubites 94
Danubitidae 94
Daphnites 96
Dawsonites 95
Daxatina 95
Diaplococeras 88
Didymites 98
Didymitidae 98
Dieneria 94
Dienerites 92
Dieneroceras 89
Dieneroceratidae 89
Digitophyllites 99
Dimorphites 98
Dimorphotoceras 95
Dinaritaceae 88
Dinarites 88
Dinaritidae 88
Dionites 96
Diphyllites 101
Diplosirenites 95
Discoceratites 94
Discophiceras 89
Discophyllites 101
Discophyllitidae 101
Discopropythites 90
Discoptychites 92
Discotoceras 87
Discotropites 97
Distichites 96
Distichitidae 95
Distichitinae 96
Dittmarites 95
Dittmaritoides 96
Doaboceras 90
Dobrogeites 94
Doloceratites 93
Dorikranites 89
Dorikranitidae 89
Drepanites 96
Drumoceras 97
Drumoceratidae 97

Dunedinites 89
Durgaites 93
Durvilleoceras 90
Dushanoceras 87
Dzhulfites 87
Dzhulfitidae 87
Dzhulfoceras 88
Echinoceratites 93
Ectolcites 96
Edmundites 95
Eoacrochordiceras 93
Eoaxoceras 87
Eodanubites 94
Eogymnites 99
Eophyllites 101
Eoprottrachyceras 95
Eopsiloceras 101
Eoptychites 89
Eosagenites 95
Eosteinnannites 96
Eosturia 92
Eoacrochordiceras 93
Epiceltites 89
Epiceltitoides 89
Epiceratites 94
Epiczekanowskites 94
Epigymnites 99
Epihedestroemia 91
Epiluvavites 98
Episageceras 86
Episageceratidae 86
Epiculites 98
Epiculitidae 98
Eremites 96
Eudiscoceras 93
Euflemingites 90
Euisculites 97
Eukashmirites 88
Eupinacoceras 99
Eusagenites 97
Eutomoceras 93

Fengchengoceras 87
Fengshanites 89
Flemingites 90
Flemingitidae 90
Flexoptychites 92
Floriantes 94
Frankites 95
Frechioceras 91
Frechites 93
Fremontites 95

Galeites 100
Gandakites 96
Gangadharites 93
Gevanites 94
Girthiceras 95
Glamocites 95
Glyphidites 98
Glyptophiceras 88
Gnomohalorites 96
Gonarcestes 100
Goniiodiscus 90
Goniojuvavites 98

Gonionotites 98
Gosauites 94
Graciloceratites 87
Grambergia 95
Griesbachites 98
Griesbachoceras 89
Groenlandites 94
Groenlanditinae 94
Guembelites 98
Gurleyites 90
Gymnites 99
Gymnitidae 99
Gymnoceratites 93
Gymnotoceras 93
Gymnotropites 97
Gyrolecanites 90
Gyronites 90
Gyronitinae 90
Gyrophiceras 88

Haaniceras 94
Haidingerites 97
Halilucites 93
Halorites 98
Haloritidae 97
Haloritinae 98
Handroceratites 93
Hanielites 88
Hannaoceras 95
Hauerites 96
Haydenites 93
Hedenstroemia 91
Hedenstroemiidae 91
Heinrichites 98
Helicites 96
Hellenites 89
Hellenitidae 89
Hemiaspenites 89
Hemilecanites 88
Hemiprionites 90
Heraclites 95
Heraclitinae 95
Hercegovites 88
Himavatites 96
Hollandites 93
Hololobus 88
Homerites 97
Hoploceratites 93
Hoplotropites 97
Huananoceras 87
Huananoceratidae 87
Huishuities 93
Humboldtites 99
Hungarites 94
Hungaritidae 94
Hyattites 98
Hyparpadites 95
Hypisculites 98
Hypocladiscites 92
Hypophiceras 88
Hyracites 93

Iberites 94
Inaigymnites 99
Indigirites 95

- Indigiophyllites 101
 Indocellites 97
 Indoclonites 96
 Indojuvavites 98
 Indolobites 100
 Indonesites 97
 Intornites 95
 Inyoites 90
 Inyoitidae 90
 Iranites 87
 Isculites 92
 Isculitidae 92
 Isculitoides 92
 Ismidites 90
 Israelites 94
 Istreites 92

 Japonites 99
 Japonitidae 99
 Jellinekites 98
 Jinjiangoceras 87
 Joannites 100
 Joannitidae 100
 Jovites 97
 Judicarites 94
 Julfoceras 88
 Juvavites 98
 Juvavitinae 98
 Juvenites 88

 Karangatites 94
 Karicellites 88
 Kashmirites 88
 Kashmiritidae 88
 Kazakhstanites 65, 89
 Kazakhstanitidae 65, 89
 Kellnerites 93
 Kelteroceras 88
 Keyserlingites 93
 Keyserlingitidae 93
 Khyalynites 90
 Khyalynitidae 90
 Kiangsiceras 88
 Kingites 89
 Kingoceras 87
 Kiparisovia 99
 Kiparisovites 93
 Klamathites 94
 Klipsteinia 95
 Konglingites 88
 Konglingitinae 87
 Koninckites 89
 Koptoceras 94
 Kumaonites 89
 Kymatites 90
 Kymatitinae 90

 Laboceras 94
 Lanceolites 90
 Lanceolitidae 90
 Langdaiceras 94
 Langpingoceras 96
 Latisageceras 86
 Lecanites 97
 Lecanitidae 97
 Leconteia 95

 Leconteiceras 95
 Leioceratites 93
 Leiophyllites 101
 Leisingites 96
 Lekeerites 89
 Lenophiceras 89
 Lenotropites 94
 Lenticoelmites 87
 Leptogyroceras 87
 Liardites 95
 Liccaites 88
 Lingyunites 89
 Lipuites 96
 Lissonites 96
 Liuchengoceras 87
 Liuchengoceratidae 87
 Lobitaceae 100
 Lobites 100
 Lobitidae 100
 Lobitina 100
 Longmenshanoceras 87
 Longbardites 95
 Longbarditidae 94
 Longbarditinae 95
 Longbarditoides 95
 Lytophiceras 89

 Maclearnoceras 95
 Malayites 98
 Malletoptychites 92
 Mangyshlakites 89
 Margarites 97
 Margaritropites 97
 Martolites 98
 Medicottiaceae 86
 Meekoceras 90
 Meekocerataceae 89
 Meekoceratidae 90
 Meekoceratina 69, 88
 Megaphyllitaceae 99
 Megaphyllites 99
 Megaphyllitidae 99
 Megaphyllitina 81, 99
 Meginoceras 95
 Melagathiceras 88
 Melagathiceratidae 88
 Meropella 101
 Mesocladiscites 92
 Mesohedenstroemia 91
 Metacarnites 96
 Metadagnoceras 90
 Metadinarites 94
 Metahedenstroemia 91
 Metasageceras 91
 Metasibirites 96
 Metasibiritidae 96
 Metasphingites 95
 Metasturia 92
 Metatibetites 96
 Metatirolites 101
 Metinyoites 90
 Metophiceras 88
 Metotoceras 88
 Metussuria 90
 Microtropites 97

 Miltites 98
 Mingyuexiaceras 87
 Mirojuvavites 98
 Mohamedites 93
 Mojsisovicites 95
 Mojsvarites 101
 Molengraaffites 98
 Monacanthites 92
 Monophyllites 101
 Monophyllitidae 101
 Muensterites 95

 Nairites 96
 Nannites 97
 Nannitidae 97
 Nannoceratites 93
 Nassichukites 96
 Nathorstiaceae 94
 Nathorstites 95
 Nathorstitidae 95
 Neanites 96
 Negebites 94
 Neocladiscites 92
 Neoclypites 91
 Neocolumbites 89
 Neodalmatites 95
 Neodalmatitidae 94
 Neohimavatites 96
 Neopopanoceras 92
 Neoprotrachyceras 95
 Neosirenites 95
 Neotibetites 96
 Nevadites 93
 Nicomedites 93
 Nielsenoceras 86
 Nitanceras 99
 Nodotibetites 96
 Noetlingites 94
 Noetlingitinae 94
 Nordophiceras 89
 Noridiscites 96
 Noridiscitidae 96
 Norites 91
 Noritidae 91

 Obrutchevites 100
 Olenikites 93
 Olenikitidae 93
 Ophioceratites 93
 Ophicelites 96
 Ophiceras 89
 Ophiceratidae 89
 Orestites 100
 Orthocelmites 97
 Osmanites 93
 Otocellites 97
 Otoceras 88
 Otocerataceae 87
 Otoceratidae 88
 Otoceratina 64, 87
 Owenites 92
 Owenitinae 92

 Pachyceratites 93
 Pachydiscoceras 87
 Pachyprotychites 90

- Pachyproptychitidae 90
 Pachyrotoceras 87
 Palaeokazachstanites 90
 Palaeolecanites 87
 Palaeonorinoceras 97
 Palaeophyllites 101
 Palaeophyllitidae 101
 Palicites 95
 Palicitidae 95
 Pallasites 89
 Pamphagosirenites 95
 Paraceltites 86
 Paraceltitidae 86
 Paraceltitina 64, 86
 Paraceratites 93
 Paraceratitinae 93
 Paraceratitoides 94
 Paracibolites 86
 Paracladiscites 92
 Paracochloceras 98
 Paracrochordiceras 93
 Paradanubites 94
 Paradymites 98
 Paradinarites 89
 Paradistichites 96
 Parafrechites 93
 Paraganides 100
 Paragoceras 89
 Paragumbelites 98
 Paragymnites 99
 Parahauerites 95
 Parahedenstroemia 91
 Paraindigirites 95
 Parainyoites 90
 Parajuvavites 98
 Parakellnerites 93
 Parakymatites 91
 Paralecanites 86
 Paralecanitidae 86
 Paralobites 100
 Paranannites 92
 Paranannitidae 92
 Paranorites 89
 Paranoritidae 89
 Paranoritoides 89
 Parapinacoceras 99
 Paraplacites 99
 Parapopanoceras 92
 Parapopanoceratidae 92
 Pararcestes 100
 Parasageceras 91
 Parasibirites 89
 Paraspthingites 92
 Paraspidites 89
 Parastephanites 90
 Parasturgia 92
 Parathetidites 97
 Parathisbites 98
 Paratibetites 96
 Paratirolites 87
 Paratrachyceras 95
 Paratropites 97
 Paravishnuites 89
 Parowenites 92
 Parussuria 90
 Patagiceratites 91
 Paulotropites 97
 Pearylandites 94
 Pentagonoceras 87
 Pericarinoceras 87
 Peripleurites 98
 Peripleurocyclus 93
 Periptyhoceras 87
 Pernodoceras 87
 Perrinoceras 94
 Phalacroceratites 94
 Philippites 93
 Phisonites 87
 Phormedites 98
 Phyllocerataceae 58, 101
 Phylloceratida 59, 84, 100
 Phyllocladiscites 92
 Phyllytoceras 99
 Pinacoceras 99
 Pinacocerataceae 99
 Pinacoceratidae 99
 Pinacoceratina 80, 98
 Pinacoplacites 99
 Placites 99
 Placitinae 99
 Planodiscoceras 87
 Planodiscoceratitinae 87
 Platotropites 97
 Platytes 96
 Pleurodistichites 96
 Pleuronodoceras 87
 Pleuronodoceratidae 87
 Pleuropinacoceras 97
 Piococeras 88
 Polycyclus 95
 Polysphinctoceras 95
 Pompeckjites 99
 Popinites 93
 Popovites 92
 Preflorianites 90
 Preflorianitoides 90
 Prenkites 89
 Prionites 90
 Prionitidae 90
 Prionolobus 90
 Proacrochordiceras 93
 Proarcestes 100
 Proarcestidae 84, 100
 Proavites 90
 Procarnites 91
 Procarnitidae 91
 Proceratites 87
 Procladiscites 92
 Procladiscitinae 92
 Procolumbites 89
 Progonoceratites 93
 Proharpoceras 88
 Prohungarites 93
 Projuvavites 98
 Prolecanitida 86
 Prolecanitina 86
 Pronoetlingites 94
 Proptychites 89
 Proptychitidae 89
 Proptychitoides 89
 Prosphingites 92
 Prosphingitinae 92
 Proteites 94
 Proteusites 94
 Proteusitidae 94
 Protophiceras 88
 Protoplatytes 96
 Protosageceras 86
 Prototoceras 87
 Protrachyceras 95
 Protrachyceratitinae 95
 Protropites 89
 Pseudaplococeras 94
 Pseudarniotites 89
 Pseudaspenites 91
 Pseudaspidites 89
 Pseudharpoceras 89
 Pseudocardioceras 98
 Pseudocarnites 94
 Pseudoceltites 88
 Pseudodanubites 94
 Pseudodinarites 88
 Pseudoflemingites 90
 Pseudohalorites 100
 Pseudohauerites 96
 Pseudohedenstroemia 91
 Pseudoisculites 97
 Pseudokymatites 89
 Pseudosageceras 91
 Pseudosibirites 90
 Pseudosirenites 96
 Pseudostephanites 87
 Pseudothetidites 97
 Pseudotibetites 96
 Pseudotirolites 87
 Pseudotirolitidae 87
 Pseudotoceras 88
 Pseudowenites 92
 Psilocladiscites 92
 Psilolobites 100
 Psilosturgia 92
 Pterosirenites 95
 Pteroceras 95
 Ptycharcestes 98
 Ptychitaceae 91
 Ptychites 92
 Ptychitidae 92
 Ptychitina 71, 91
 Ptychopopanoceras 92
 Ptychosphaerites 92
 Qianjiangoceras 87
 Reiflingites 93
 Repossia 93
 Rhabdoceras 98
 Rhabdoceratitidae 88
 Rhacophyllites 101
 Rhaetites 100
 Rikuzenites 94
 Rimkinites 94
 Rimkinitidae 94
 Robustites 93
 Romanites 100
 Rongjiangoceras 87

Rotaraxoceras 87
 Rotodiscoceras 87*

 Sageceras 91
 Sagecerataceae 91
 Sageceratidae 91
 Sageceratina 69, 90
 Sagenites 96
 Sagenitinae 96
 Sakhaites 88
 Salterites 93
 Sandlingites 96
 Sandlingitidae 96
 Sanyangites 88
 Schizoloboceras 87
 Schizophyllites 101
 Semiornites 93
 Serpianites 93
 Shevyrevites 87
 Sibirites 89
 Sibiritidae 89
 Sibyllites 97
 Siculites 98
 Silenticeras 95
 Silesiacrochordiceras 93
 Simonyceras 101
 Sinoceltites 87
 Sirenites 95
 Sirenitidae 95
 Sirenotrachyceras 95
 Smithoceras 92
 Solimanites 93
 Sphaerites 92
 Sphaerocladiscites 92
 Sphingites 100
 Sphingitidae 100
 Spinoleiohyllites 101
 Spirogmoceras 95
 Spitisculites 92
 Stacheites 88
 Stannakhites 94
 Stantonites 96
 Steinmannites 96
 Stenarcestes 100
 Stenopopanoceras 92
 Stephanites 88
 Stephanitidae 88
 Stikinoceras 95
 Stolleites 95
 Stoppaniceras 93
 Striatosirenites 95
 Sturia 92
 Sturiidae 92
 Styrites 97
 Subalbanites 90
 Subartoceras 94
 Subcolumbites 89
 Subdoricranites 89
 Subflemingites 89
 Subinyoites 90
 Submeekoceras 90
 Subolenekites 93
 Subowenites 92
 Subvishnuites 90
 Suordachites 95
 Svalbardiceras 93
 Svilajites 88
 Symboloceratites 94
 Sympolycyclus 95

 Tapashanites 87
 Tapashanitidae 87
 Tardeceras 97
 Tellerites 91
 Thanamites 97
 Thanamitidae 97
 Thermalites 88
 Thetidites 97
 Thetiditidae 97
 Thiniites 96
 Thisbites 98
 Thisbitidae 98
 Tibetites 96
 Tibetitidae 96
 Ticinities 94
 Timorisculites 98
 Timorodidymites 98
 Timorotropites 97
 Tirolites 88
 Tirolitidae 88
 Tirolitoides 88
 Tjururpites 93
 Tompoites 88
 Tompophiceras 88
 Tompoproptychites 89
 Tornquistites 97
 Tozericeras 88
 Tozerites 94
 Trachyceras 95
 Trachycerataceae 95
 Trachyceratidae 95
 Trachyceratina 60, 78
 Trachyphyllites 86
 Trachypleuraspidites 96
 Trachysagenites 95
 Trachystenoceras 95
 Tragorhacoceras 101
 Traskites 96
 Trigonogastrites 87
 Triphyllites 101

 Tritropidoceras 97
 Tropiceltites 97
 Tropiceiltitidae 87
 Tropigastrites 94
 Tropigymnites 99
 Tropijuvavites 98
 Tropitaceae 97
 Tropites 97
 Tropitidae 97
 Tsvetkovites 95
 Tunglanites 89
 Tuyangites 88

 Unionvillites 93
 Urartoceras 87
 Ussuria 90
 Ussuriceras 89
 Ussuriidae 90
 Ussuriphyllites 101
 Ussuritaceae 101
 Ussurites 101
 Ussuritidae 101

 Vandaites 98
 Vavilovites 89
 Vedioceras 88
 Velebites 94
 Vescotoceras 87
 Vickohlerites 92
 Vishnuites 89
 Vredenburgites 96

 Waldthausenites 98
 Wangoceras 95
 Wasatchites 90
 Welterites 96
 Wopfingites 101
 Wordieoceras 89
 Wyomingites 90

 Xenaspis 87
 Xenoceltites 88
 Xenoceltitinae 88
 Xenodiscaceae 86
 Xenodiscidae 87
 Xenodiscites 86
 Xenodiscoides 90
 Xenodiscus 87
 Xenodrepanites 96
 Xenoprotrachyceras 93
 Xiangulingites 87
 Xiphogymnites 99

 Yanosirenites 95

 Zenoitites 92
 Ziyunites 92

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
СТРАТИГРАФИЯ ТРИАСА	6
Расчленение триасовых отложений	6
Триасовые отложения германского типа	6
Триасовые отложения открытого моря	8
Нижний триас	10
Средний триас	25
Анизийский ярус	26
Ладинский ярус	32
Верхний триас	36
Карнийский ярус	36
Норийский ярус	41
Рэтский ярус	48
КЛАССИФИКАЦИЯ ТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ	53
Ранние попытки классификации	53
Современные схемы классификации	56
Предлагаемая классификация	64
Надотряд Ammonoidea Zittel, 1884	86
Отряд Prolecanitida Miller et Furnish, 1954	86
Отряд Ceratitida Hyatt, 1884	86
Подотряд Paraceltitina Shevyrev, 1968	86
Подотряд Otoceratina Shevyrev et Ermakova, 1979	87
Подотряд Meekoceratina Druschits et Doguzhaeva, 1976	88
Подотряд Sageceratina Shevyrev, 1983	90
Подотряд Ptychitina Hyatt et Smith, 1905	91
Подотряд Ceratitina Hyatt, 1884	92
Подотряд Pinacoceratina Waagen, 1895	98
Подотряд Megaphyllitina Shevyrev, 1983	99
Подотряд Arcestina Hyatt, 1884	99
Подотряд Lobitina Schindewolf, 1968	100
Отряд Phylloceratida Arkell, 1950	100
ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ	101
ЭКОЛОГИЯ ТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ	114
Экология современных цефалопод	116
Опытное моделирование	123
Морфофункциональный анализ	124
Тафономические наблюдения	128
ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ	132
Ранний триас	134
Средний триас	141
Поздний триас	146
ЛИТЕРАТУРА	154
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ	179

