

УДК 577.95:564.533.3:551.761.2(571.51/52)

АРКАДЬЕВ В. В., ВАВИЛОВ М. И.

**ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ И ОНТОГЕНЕЗ ПО ЗЛЕБАТИЗЕЙСКИХ
BEYRICHTIDAE (AMMONOIDEA) СРЕДНЕЙ СИБИРИ**

Изучено внутреннее строение и онтогенетическое развитие двух родов семейства *Beurichtidae* — *Gymnoceras* и *Frechites*, характерных представителей позднеанизийских аммоноидей Северо-Восточной Азии. Освещены особенности строения протоконха, септальных трубок и сифона. На основе проведенных исследований рассмотрено систематическое положение семейства *Beurichtidae*.

В среднетриасовых отложениях Средней Сибири *Beurichtidae* распространены главным образом в верхнеанизийском подъярусе, где представлены чаще всего двумя родами — *Gymnoceras* и *Frechites*, виды которых преобладают в двух зонах — *Gymnoceras rotelliforme* и *Frechites humboldtensis*. Биостратиграфические исследования последних лет [1–3, 5] показали, что *Gymnoceras* и *Frechites*, представленные в Средней Сибири и на Северо-Востоке Азии, как правило, канадскими и западноамериканскими видами, характеризуются многочисленными переходными формами, затрудняющими диагностику валидных видов. По справедливому замечанию Н. Дж. Сильберлинга [12, 13], проводившего ревизию многочисленных видов *Gymnoceras* из верхнего анизия хребта Гумбольдта в Неваде, выделенных ранее Дж. Смитом [14], только массовые, послонно собранные коллекции позволяют отделить один вид от другого. Изменчивость представителей *Gymnoceras* и *Frechites* затрагивает не только видовые признаки. *Frechites*, особенно молодые формы, по своей морфологии очень близки *Gymnoceras*, представители которых присутствуют вместе с ними в зоне *humboldtensis* и характеризуются хорошо развитой скульптурой. Это обстоятельство позволило некоторым авторам [7, 12, 13] трактовать *Frechites* как подрод *Gymnoceras*.

Для уточнения диагнозов и систематического положения этих родов нами были проведены онтогенетические исследования некоторых видов и изучены особенности их внутреннего строения. Коллекция, послужившая материалом для настоящей работы, собрана авторами в верхнеанизийских отложениях Северного Верхоянья и побережья Оленецкого залива. Коллекция хранится в музее Ленинградского горного института им. Г. В. Плеханова за № 310.

СЕМЕЙСТВО BEYRICHTIDAE SPATH, 1934**Род *Gymnoceras* Hyatt, 1877**

Типовой вид — *Ammonites blakei* Gabb, 1864; анизийский ярус; Невада.

Диагноз. Раковина от инволютной до полуинволютной, средней толщины, реже слабовздутая, с округленной или килеватой вентральной стороной. Слабовыпуклые боковые стороны покрыты серповидными радиальными ребрами, от очень слабых до довольно грубых, одиночных и дихотомирующих. В точках раздвоения ребер в приумбиликальной части оборота нередко образуются бугоркообразные вздутия. С переходом на вентральную сторону ребра или затухают на вентролатеральных перегибах, или доходят до кия. Умбиликус узкий или умеренно узкий с высокой крутой стенкой. Лопастная линия субаммонитовая с несколькими обособленными умбиликальными лопастями.

ОНТОГЕНЕЗ И ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ

Онтогенетическое развитие лопастной линии и морфологических признаков *Gymnoceras* прослежено у трех видов: *G. laqueatum* (Lind.) — экз. № 1/310 (табл. VI, фиг. 4), *Gymnoceras* sp.— экз. № 2/310 и *Gymnoceras* sp.— экз. № 13/310 (табл. VI, фиг. 5).

Форма и скульптура (рис. 1) у *G. laqueatum* (Lind.) при $V=0,40$ мм и $III=0,60$ мм (рис. 1, а) раковина с широкоокругленной вентральной и вышуклыми боковыми сторонами. При $V=1,9$ мм и $III=2,6$ мм (рис. 1, б) вентральная сторона раковины приостряется и на ней намечается слабый шптевидный киль. На боковых сторонах раковины наблюдаются мелкие

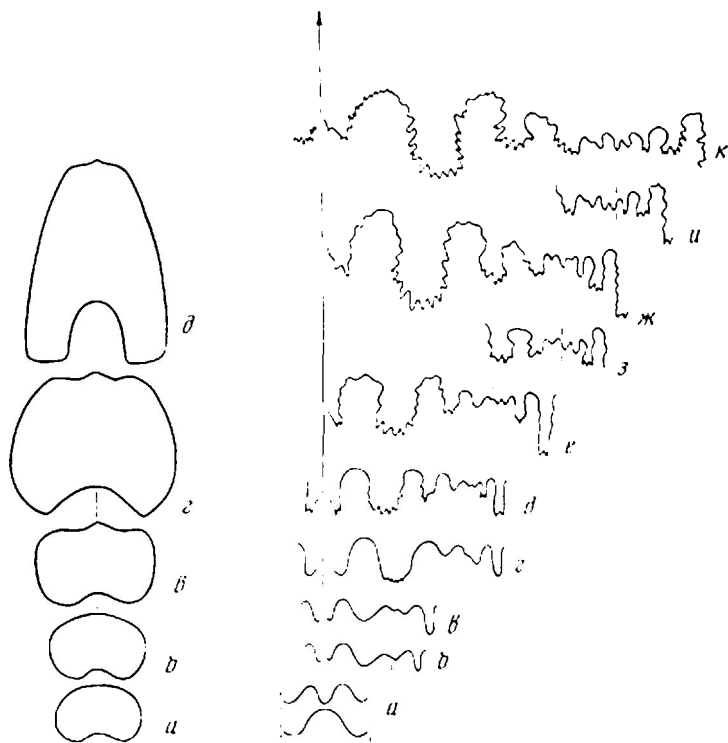


Рис. 1

Рис. 2

Рис. 1. Поперечные сечения оборотов *Gymnoceras laqueatum* (Lind.); экз. № 1/310: а — при $V=0,40$ мм и $III=0,60$ мм ($\times 17,5$), б — при $V=1,9$ мм и $III=2,6$ мм ($\times 4,5$), в — при $V=3,6$ мм и $III=5,5$ мм ($\times 3$), з — при $V=7,4$ мм и $III=8,7$ мм ($\times 2,5$), д — при $V=14,5$ мм и $III=12,0$ мм ($\times 1,75$); хребт Хараулах, ручей Артист-Агатын-Юрэгэ; зона *humboldtensis*

Рис. 2. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Gymnoceras laqueatum* (Lind.); экз. № 1/310: а — 1, 2-ая линии ($\times 12,5$), б — при $V=0,35$ мм и $III=0,50$ мм ($\times 12,5$), в — при $V=0,50$ мм и $III=0,75$ мм ($\times 8,5$), з — при $V=1,9$ мм и $III=2,6$ мм ($\times 4$), д — при $V=3,6$ мм и $III=5,5$ мм ($\times 2,5$), е — при $V=4,7$ мм и $III=6,3$ мм ($\times 2,5$), ж — при $V=7,4$ мм и $III=8,7$ мм ($\times 2$), з — при $V=9,8$ мм и $III=11,0$ мм ($\times 2$), и — при $V=14,5$ мм и $III=12,0$ мм ($\times 1,25$), к — при $V=21,0$ мм и $III=17,0$ мм ($\times 1,5$); ручей Артист-Агатын-Юрэгэ; зона *humboldtensis*

редко поставленные бугорки, расположенные на умбиликальном перегибе. При $V=3,6$ мм и $III=5,5$ мм (рис. 1, в) раковина полуэволютная, с широкой плоскоокругленной вентральной стороной, несущей киль, ограниченный двумя бороздками. На умбиликальном крае расположены редкие серповидно изогнутые бугорки (3—3,5 мм друг от друга) и тонкие ребра, отходящие от них. При $V=7,4$ мм и $III=8,7$ мм (рис. 1, з) раковина инволютная, вздутая, с четким килем на плоскоокругленной вентральной стороне. Слабовыпуклые боковые стороны покрыты дихотомизирующими ребрами, изогнутыми вперед. Ребра прерываются на вентролатеральных перегибах у бороздки, окаймляющей киль. У умбиликального края расположены

крупные удлиненные бугорки, от которых пачинаются ребра. При $V=14,5$ мм и $III=12,0$ мм (рис. 1, *д*) высота оборота заметно возрастает, вентральная сторона становится более узкой, уплощенной, с тонким килем. При $V=19,7$ мм и $III=16,0$ мм характер скульптуры меняется: приумбиликальные бугорки редкие и мелкие, на вентролатеральных перегибах ребра низкие и тонкие. Киль исчезает, и вентральная сторона приобретает крышевидную форму. Взрослая раковина при $D=57,0$ мм инволютная, с уплощенными боковыми и крышевидной вентральной стороной без морфологически выраженного киля. На боковых сторонах — крупные уплощенные сигмоидально изогнутые дихотомизирующие ребра и редко поставлены низкие бугорки, обычно в местах ветвления ребер. Умбиликус умеренно узкий, глубокий, с отвесной стенкой.

Лопастная линия (рис. 2). Присутствует *Gymnotoceras laqueatum* (Lind.) ангустиреслятного типа. Вторая линия (рис. 2, *а*) четырехлопастная — VL:ID. При $V=0,35$ мм и $III=0,50$ мм (рис. 2, *б*) лопасть I смещена в сторону шва, боковая лопасть широкая и глубокая, вентральная — двураздельная, дорсальная — узкая с округленным основанием. При $V=0,50$ мм и $III=0,75$ мм (рис. 2, *в*) на седле L/I появляется лопасть U^1 , которая при $V=1,9$ мм и $III=2,6$ мм (рис. 2, *г*) смещается на внешнюю сторону оборота. На этой стадии происходит деление лопасти I на I_v и I_d . В основании боковой лопасти появляются зубчики, основание дорсальной лопасти уплощается. При $V=3,6$ мм и $III=5,5$ мм (рис. 2, *д*) обнаруживается смещение на внешнюю и внутреннюю сторону раковины лопастей I_v и I_d . Дорсальная лопасть становится двураздельной. Образовавшаяся ранее в вершине седла I_v/I_d лопасть I^1 разделяется на две ветви — I_v^1 и I_d^1 .

Формула лопастной линии на этой стадии развития: $(V_1V_1)LU^1I_vI_d^1$; $I_d^1I_v^1(D_1D_1)$.

При $V=4,7$ мм и $III=6,3$ мм (рис. 2, *е*) лопасть I_v^1 смещается на внутреннюю сторону оборота. Основные элементы линии приобретают гофрировку. На седле I_v/I_d^1 появляется лопасть I^2 , которая затем — при $V=7,4$ мм и $III=8,7$ мм (рис. 2, *ж*) — переходит на внешнюю сторону раковины. При $V=9,8$ мм и $III=11,0$ мм (рис. 2, *з*) на внешнюю сторону оборота возвращается лопасть I_v^1 и из седла I_v^1/I_d^1 , лежащего на шве, возникает лопасть I^3 . При $V=14,5$ мм и $III=12,0$ мм (рис. 2, *и*) лопасть I^3 переходит на внешнюю сторону оборота. При $V=21,0$ мм и $III=17,0$ мм (рис. 2, *к*) эта лопасть возвращается на внутреннюю сторону. На этой стадии лопастная линия субаммонитовая, десятилопастная. Вентральная лопасть широкая, низкая; боковая — самая глубокая, зазубренная в основании и на стенках. Дорсальная лопасть узкая и глубокая. Все элементы линии несут грубую гофрировку. Формула лопастной линии: $(V_1V_1)LU^1I_v^1I_d^1I^3I_v^1I_d^1(D_1D_1)$.

Онтогенетическое развитие лопастной линии *Gymnotoceras* sp., изученное у двух экземпляров (№ 2/310 и 13/310), в целом совпадает с описанной выше схемой. Развитие линии *Gymnotoceras* sp. (экз. № 13/310),

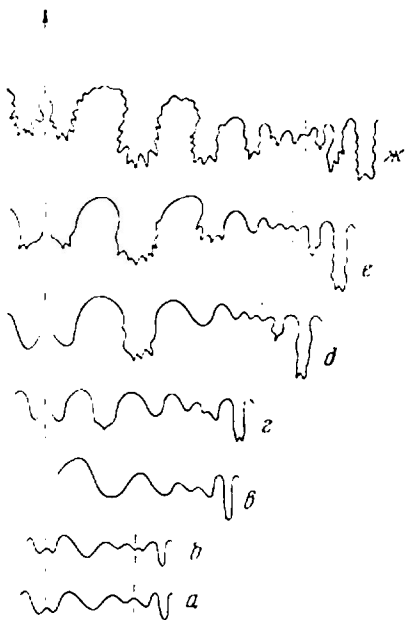


Рис. 3. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Gymnotoceras* sp.; экз. № 13/310: *а* — при $V=0,75$ мм и $III=0,9$ мм ($\times 10$), *б* — при $V=0,9$ мм и $III=1,1$ мм ($\times 12,5$), *в* — при $V=1,5$ мм и $III=1,5$ мм ($\times 12,5$), *г* — при $V=2,1$ мм и $III=2,3$ мм ($\times 8,25$), *д* — при $V=2,9$ мм и $III=3,0$ мм ($\times 8,25$), *е* — при $V=4,0$ мм и $III=4,0$ мм ($\times 3$), *ж* — при $V=11,5$ мм и $III=12,0$ мм ($\times 2$); хребт Хараулах, ручей Артист-Агатын-Юргэ; зона *humboldtensis*

Вид, № экз.	Размеры протококон- ха, мм		Размеры цекума, мм		Характери- стика аммо- нителлы, да, мм а ²	Длина прочифо- на, мм	Номер обо- рота при смене спи- ральных трубок	Число сегм на оборотах					Число обо- ротов фрагм- кона
	D	D'	D	D'				1	2	3	4	5	
<i>Gymnotoceras rotelliforme</i> (Meek), 3/310	0,45	0,40	-	-	-	-	-	10?	10	11	12	16	5
<i>G. falciforme</i> (Smith), 4/310	0,38	0,35	-	-	0,69	0,22	2,1	13?	-	17	13	12	-
<i>G. meeki</i> (Mojs.), 5/310	0,45	0,35	0,06?	0,06?	0,72	-	-	13	15	13	13	-	5
<i>G. meeki</i> (Mojs.), 6/310	0,39	0,35	0,05?	0,05?	0,73	-	-	?	16	15	10	11	-
<i>Frechites</i> sp., 11/310	0,60	0,52	-	-	1,32	-	1,8	1,8	12	13	15	-	-
<i>F. humboldtensis</i> (Hyatt et Smith), 12/310	0,59	0,53	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	1

очевидно, являющегося новым видом, прослежено от $V=0,75$ мм и $III=0,9$ мм до $V=11,5$ мм и $III=12,0$ мм (рис. 3). Хорошо видна стадия деления внутренней боковой лопасти на I_v и I_d (рис. 3, б, в). Образование нового элемента на следующей стадии (рис. 3, г) трактуется нами как вычленение новой лопасти I' из седла I_v/I_d , но такая интерпретация достаточно условна.

Внутреннее строение *Gymnotoceras* изучено по четырем пришлифованным в медиальной плоскости экземплярам: № 5/310 и 6/310 — *G. meeki* (Mojs.) (табл. VI, фиг. 3), № 3/310 — *G. rotelliforme* (Meek) и № 4/310 *G. falciforme* (Smith).

Протококон округлый мелкий ($D^1=0,38-0,45$ мм, $D^2=0,35-0,40$ мм). Форма и размеры цекума могут быть установлены только приблизительно. Он шаровидный мелкий ($D^1=D^2=0,05-0,06$ мм). Жилая камера аммонителлы короткая, угол первичного пережима составляет 270° . Связка просифона длинная (0,22 мм). Смена ретроанонитовых спиральных трубок на проанонитовые происходит в конце второго — начале третьего оборота. У всех изученных видов сифон на ранних стадиях занимает нецентральное положение: у *G. meeki* на первом обороте центральное, далее вентральное; у *G. rotelliforme* на первых полутора оборотах привентральное, далее вентральное; у *G. falciforme* на первом обороте центральное, затем вентральное. Характеристика признаков внутреннего строения *Gymnotoceras* приведена в табл. 1, а основные параметры раковин — в табл. 2.

Видовой состав. В Бореальной области установлено 14 видов: *G. blakei* (Gabb), *G. rotelliforme* (Meek), *G. falciforme* (Smith), *G. argentarium* (Smith), *G. meeki* (Mojs.), *G. spurri* (Smith), *G. beckeri* (Smith), *G. kindlei* (McLearn), *G. deleeeni* McLearn, *G. beachi* McLearn, *G. laqueatum* (Lind.), *G. sublaqueatum* Bytsch, *G. falcatum* (Mojs.) *G. ? todtmannae* Frebold.

Сравнение. Отличается от *Hollandites* менее эволютивной раковиной, как правило, наличием кия на вентральной стороне, более грубой ребристостью оборотов и субаммонитовой лопастной линией. От *Anagymnotoceras* отличается менее грубой скульптурой раковины, отсутствием грубых приумбиликальных бугорков и наличием вентрального кия.

Замечания. *Gymnotoceras*, широко распространенные в верхнеанзизийских отложениях Бореальной области, делятся на две группы: слабокульптированные,

Характеристика основных параметров раковин родов *Gymnoceras* и *Frechites*

Вид, № экз.	Параметр	Номер оборота											
		0	0,5	1,0	1,5	2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0	5,5
<i>Gymnoceras</i>	Д	—	0,70	1,06	1,61	2,36	3,56	5,44	8,54	13,04	20,54	32,04	48,64
<i>rotelliforme</i>	В	—	0,20	0,36	0,55	1,20	1,88	3,10	4,5	7,5	7,5	11,5	16,6
(Meek), 3/310	T _c	—	0,09	0,12	—	—	0,17	0,22	0,36	0,42	—	—	—
<i>G. falciforme</i>	Д	—	0,55	0,80	1,14	1,62	2,29	3,34	4,94	7,59	—	—	—
(Smith), 4/310	В	—	0,18	0,25	0,34	0,48	0,67	1,05	1,6	2,65	—	—	—
	T _c	0,07	0,08	—	—	—	—	0,18	0,20	0,25	—	—	—
<i>G. meeki</i>	Д	—	0,65	0,98	1,49	2,24	3,44	5,19	7,91	12,16	—	—	—
(Mojs.), 5/310	В	—	0,20	0,33	0,51	0,75	1,20	1,75	2,72	4,25	—	—	—
	T _c	—	—	—	—	—	0,20	0,25	0,35	—	—	—	—
<i>G. meeki</i>	Д	—	0,60	0,91	1,29	1,91	2,76	4,01	5,97	8,84	12,84	19,04	28,14
(Mojs.), 6/310	В	—	0,20	0,31	0,38	0,62	0,85	1,25	1,96	2,87	4,0	6,2	9,1
	T _c	0,06	0,07	0,08	—	0,12	0,16	0,20	0,28	0,38	0,52	—	—
<i>Frechites</i> sp.,	Д	—	0,98	1,46	2,18	3,28	4,93	7,43	10,83	—	—	—	—
11/310	В	—	0,35	0,48	0,72	1,1	1,65	2,5	3,4	—	—	—	—
	T _c	—	—	—	0,1	0,15	0,24	—	0,48	—	—	—	—

бескилевые или слабокилевые формы (*G. rotelliforme*, *G. falciforme* и др.), распространены в основном в нижней зоне *rotelliforme*; грубоскульптированные и обладающие четким килем (*G. meeki*, *G. laqueatum* и др.), как правило, приурочены к верхней зоне *humboldtensis*. Первая группа ранее относилась к роду *Beurichites* [8, 14–16], но впоследствии этот род, за редким исключением [2], перестал упоминаться среди аммоноидей верхнеанизийского подъяруса Бореальной области. Это произошло после выхода в свет работ Н. Сильберлинга [12, 13] и Э. Тозера [18, 19] и было вызвано, вероятно, тем фактом, что между бореальными «*Beurichites*» и *Gymnotoceras* были установлены многочисленные переходные формы, не позволяющие точно диагностировать *Beurichites* и заставляющие рассматривать этот род в Бореальной области как группу начальных слабокульптированных форм политипического ряда *Gymnotoceras*. Для решения вопроса о валидности рода *Beurichites* и установления его четкого диагноза необходимы дополнительные исследования, главным образом аммоноидей из Тетической области.

Род *Frechites* Smith, 1932

Типовой вид — *Ceratites humboldtensis* Hyatt et Smith, 1905, анзийский ярус; Невада.

Диагноз. Раковина умеренно инволютная, вздутая или средней толщины, с трапециевидным сечением оборотов. Вентральная сторона широкая, уплощенная или крышевидная. На внешней стороне фрагмокона и на жилой камере киль низкий, нитевидный или отсутствует. На внутренних оборотах вентральная сторона снабжена четким слабоутолщенным килем, ограниченным бороздками. Боковые стороны раковины покрыты грубыми дихотомирующими ребрами. В точках ветвления ребер в приумбиликальной части раковины расположены бугорки, иногда шишобразной формы. На вентролатеральных перегибах ребра заканчиваются бугорками или косо поставленными бугоркообразными вздутостями. Умбиликуле умеренно узкий, реже умеренно широкий, с высокой крутой стенкой. Лопастная линия от субцератитовой до субаммонитовой, ее умбиликальный отрезок составляет единая ауксиллярная лопасть.

ОНТОГЕНЕЗ И ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ

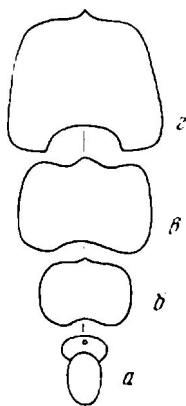
Онтогенетическое развитие лопастной линии и морфологических признаков *Frechites* изучено у двух видов: *F. humboldtensis* (Hyatt et Smith) — экз. № 7/310 (табл. V, фиг. 2) и *F. wemplei* (Smith) — экз. № 10/310 (табл. V, фиг. 1).

Форма и скульптура (рис. 4). При диаметре 0,85 мм (рис. 4, а) раковина *F. humboldtensis* (Hyatt et Smith) эволютная, гладкая, вздутая. При $V=2,0$ мм и $III=2,8$ мм (рис. 4, б) на широкой плоскоокругленной вентральной стороне наблюдается низкий киль, ограниченный двумя бороздками. На боковых сторонах расположены редко поставленные изогнутые удлиненные бугорки, обращенные выпуклостью назад, и отходящие от них низкие ребра. При $V=5,5$ мм и $III=7,5$ мм (рис. 4, в) сечение оборота субпрямоугольное. Вентральная сторона широкая, плоскоокругленная, боковые — выпуклые, украшенные крупными удлиненными бугорками. Отходящие от них дихотомирующие ребра изгибаются вперед на вентролатеральных перегибах и прерываются на вентральной стороне четким килем, образуя характерный узор типа «елочки». При $V=11,0$ мм и $III=12,0$ мм (рис. 4, г) на вентролатеральных перегибах появляются бугорки, ребра на вентральной стороне пропадают, приумбиликальные бугорки становятся шишобразными. Взрослая раковина при диаметре 52,5 мм инволютная, с уплощенными боковыми и крышеобразной вентральной стороной, несущей на фрагмоконе низкий тупой киль. Боковые стороны покрыты грубыми дихотомирующими ребрами, изгибающимися вперед на вентролатеральных перегибах, где заканчиваются вентральными бугорками шишобразной формы. В приумбиликальной части раковины в точках раздвоения ребер располагаются удлиненные бугорки. Наиболее грубая

скульптура наблюдается на жилой камере. Умбиликус умеренно узкий, с крутой высокой стенкой.

Лопастная линия *Frechites humboldtensis* (Hyatt et Smith) при $V=0,35$ мм и $III=0,55$ мм (рис. 5, а) четырехлопастная. При $V=0,60$ мм и $III=0,85$ мм (рис. 5, б) образовавшаяся ранее лопасть U^1 смещена на внешнюю сторону оборота, лопасть I расположена почти на шве. При $V=1,1$ мм и $III=1,6$ мм (рис. 5, в) лопасть I разделяется на две части — I_v и I_d , которые смещаются на разные стороны оборота относительно шва.

Рис. 4. Поперечные сечения оборотов *Frechites humboldtensis* (Hyatt et Smith); экз. № 7/310: а — при $D^1=0,85$ мм ($\times 10$), б — при $V=2,0$ мм и $III=2,8$ мм ($\times 9$), в — при $V=5,5$ мм и $III=7,5$ мм ($\times 2,5$), г — при $V=11,0$ мм и $III=12,0$ мм ($\times 1,65$); хребт Харатулах, ручей Артист - Агатын - Юраг; зона humboldtensis



Лопастная линия на этой стадии имеет вид $VLU^1I_v : I_dD$. При $V=2,0$ мм и $III=2,8$ мм (рис. 5, г) появление нового элемента можно трактовать как вторичное деление лопасти I_d , но, по-видимому, это все же новообразованный элемент I^1 . Появление этой лопасти хорошо видно на рис. 6, б, в, где показана схема онтогенетического развития лопастной линии *F. wemplei* (Smith) (экз. № 10/310). Вентральная и дорсальная лопасти разделяются на две ветви более или менее одновременно в интервале $V=1,1-1,5$ мм. При $V=4,3$ мм и $III=6,2$ мм (рис. 5, д) происходит деление лопасти I^1 на две ветви — I_v^1 и I_d^1 . На этом заканчивается образование основных элементов лопастной линии, и дальнейшее ее развитие следует по пути усложнения имеющихся лопастей и седел. Все элементы линии приобретает гофрировку, которая особенно затрагивает приумбиликальную часть линии между лопастями I_v и I_d (рис. 5, е). При $V=13,0$ мм и $III=14,5$ мм (рис. 5, ж) лопастная линия субаммонитовая, с резко гофрированными лопастями и седлами. Вентральная лопасть широкая, неглубокая, разделенная высоким срединным седлом на две ветви. Боковая лопасть почти такой же ширины, но значительно глубже. Дорсальная лопасть узкая, глубокая и двураздельная. Формула лопастной линии: $(V_vV_d)LU^1I_v(I_v^1=S) : (I_d^1=S)I_d(D_vD_d)$.

Внутреннее строение изучено по двум призмифованным в медиальной плоскости экземплярам: № 11/310 — *Frechites* sp. (табл. V, фиг. 6) и № 12/310 — *F. humboldtensis* (Hyatt et Smith). Протококх округлый, среднего размера ($D^1=0,59-0,60$ мм, $D^2=0,52-0,53$ мм). Цекум не сохранился. Жилая камера аммонителлы короткая ($\alpha=270^\circ$). Смена ретрохоанитовых септальных трубок на прохоанитовые отмечается в конце второго оборота. Сифон на первых полутора оборотах занимает привентральное положение, потом становится вентральным. Характеристика признаков внутреннего строения *Frechites* приведена в табл. 1, а основные параметры раковин в табл. 2.

Видовой состав 8 видов: *F. humboldtensis* (Hyatt et Smith), *F. nevadanus* (Mojs.), *F. chischa* (Tozer), *F. mygayi* (Kipar.), *F. occidentalis* (Smith), *F. wemplei* (Smith), *F. nathorsti* (Mojs.), *F. geminatus* (Mojs.).

Сравнение. От *Gymnotoceras* отличается наличием привентральных бугорков, как правило, более вздутой раковиной и отсутствием индивидуализированных лопастей в приумбиликальной части лопастной линии.

Замечания. Ю. П. Попов [8] описал *F. bisulcatus*, очень близкий *F. humboldtensis* (Hyatt et Smith) и отличающийся от него только более

ранним появлением вентрального киля и более частой ребристостью оборотов на ранних стадиях онтогенеза. Более раннее появление киля, чем у невадских *Frechites* [14, 15], по-видимому, свойственно всем североазиатским представителям этого рода и, очевидно, может рассматриваться как результат географической изменчивости. В связи с этим *F. bisulcatus* следует рассматривать как младший синоним *F. humboldtensis*. Развитие

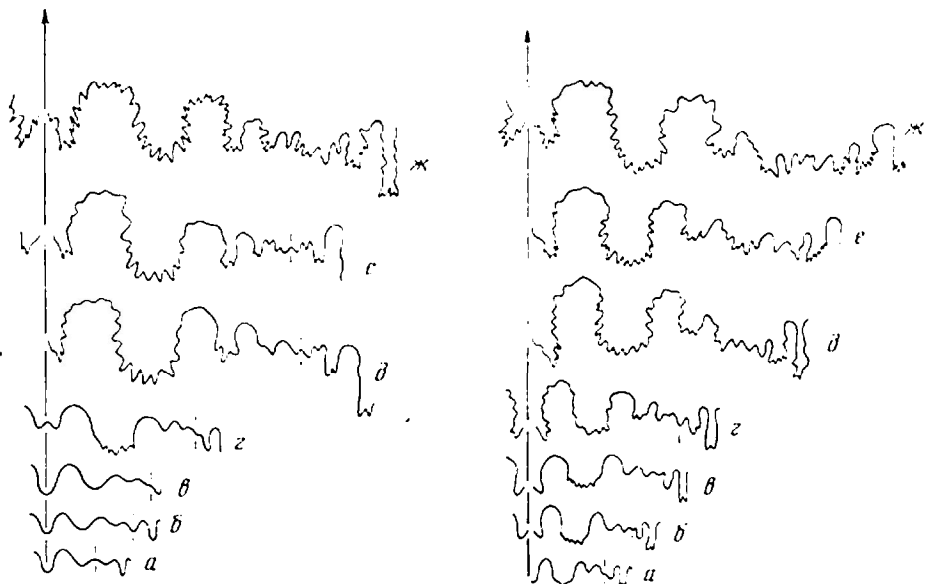


Рис. 5

Рис. 6

Рис. 5. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Frechites humboldtensis* (Hyatt et Smith); экз. № 7310; а — при В=0,35 мм и Ш=0,55 мм ($\times 12,5$), б — при В=0,60 мм и Ш=0,85 мм ($\times 8,5$), в — при В=1,1 мм и Ш=1,6 мм ($\times 6,25$), г — при В=2,0 мм и Ш=2,8 мм ($\times 4$), д — при В=4,3 мм и Ш=6,2 мм ($\times 4$), е — при В=5,5 мм и Ш=7,5 мм ($\times 3$), ж — при В=13,0 мм и Ш=14,5 мм ($\times 2$); хребт Хараулах, ручей Артист-Агатын-Юрэг; зона *humboldtensis*

Рис. 6. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Frechites wemplei* (Smith); экз. № 10310; а — при В=1,5 мм и Ш=2,0 мм ($\times 4,5$), б — при В=2,0 мм и Ш=2,8 мм ($\times 4,5$), в — при В=2,5 мм и Ш=3,8 мм ($\times 4,5$), г — при В=3,5 мм и Ш=5,0 мм ($\times 3,5$), д — при В=5,5 мм и Ш=7,0 мм ($\times 3,5$), е — при В=12,0 мм и Ш=14,0 мм ($\times 2$), ж — при В=16,0 мм и Ш=15,5 мм ($\times 2$); хребт Хараулах, ручей Артист-Агатын-Юрэг; зона *humboldtensis*

лопастной линии *F. bisulcatus* [3] также основывается на последовательном делении внутренней боковой лопасти, а не на появлении новообразованных лопастей U, как трактовалось ранее.

* *
*

Лопастные линии изученных нами двух бореальных родов *Beurichitidae* — *Gymnotoceras* и *Frechites* — развиваются по одному принципу: $VL: ID - (V, V_1)LU^1: ID - (V, V_1)LU^1V_1: I_4(D_1D_1) - (V, V_1)LU^1I_1: I_1(D_1D_1)$. У *Gymnotoceras* в процессе роста наряду с некоторым усложнением линии за счет деления лопастей на всех стадиях развития появляются новообразованные лопасти I², I³ и т. д. Развитие лопастной линии *Frechites* после появления лопасти I¹ ограничивается лишь преобразованием ранее возникших элементов путем их деления, иногда многократного, в приумбиликальной части раковины в ауксиллярную лопасть.

Особенности внутреннего строения *Beurichitidae* до сих пор не были известны, если не считать сообщения Л. Слэта [17] о размерах протоконха у *Gymnotoceras*, которые, по его данным, составляют 0,35 мм, что в целом согласуется с данными наших исследований.

Frechites заметно отличается от *Gymnotoceras* более крупными размерами протоконха. Представители обоих родов имеют нецентральное поло-

жение сифона на первых полутора оборотах раковины, одинаковый угол первичного пережима и момент смены тишов септальных трубок. Переход сифона из нецентрального положения к вентральному совпадает с появлением на вентральной стороне раковины четкого кляя, выполняющего, как отмечал Спэт [17], функцию защиты сифона.

Большинство отечественных специалистов [2, 3, 6—9] рассматривают *Beurichitidae* как самостоятельное семейство в составе надсемейства *Ceratitaceae*. Тозер [19, 20] относит эту группу аммоноидей в качестве подсемейства к *Ceratitidae*, которое включил в одноименное надсемейство наряду с *Keyserlingitidae*, *Sibiritidae*, *Acrochordiceratidae*, *Balatonitidae*, *Hungaritidae* и др. В качестве предков *Beurichitidae* рассматривались *Dieneroceratidae* [11], *Danubitidae* [6, 9] и *Acrochordiceratidae*, в свою очередь связанные с *Keyserlingitidae* [20].

Онтогенетические исследования лопастных линий нижне- и средне-триасовых аммоноидей позволяют выделить среди них довольно большую группу, лопастные линии которых развиваются за счет преобразования внутренней боковой лопасти (1). Такой тип развития отмечается у представителей надсемейства *Ussuritaceae* [6] (*Palaeophyllitidae*, *Ussuritidae* и др.) и у изученных нами *Beurichitidae* (*Ceratitaceae*). Судя по имеющимся материалам [9, 10, 14, 16], развитие лопастных линий представителей *Danubitidae* и *Acrochordiceratidae* также связано с усложнением внутренней боковой лопасти. Близким типом развития характеризуются также анизийские *Gymnitidae* (*Arctogymnites* и, возможно, *Anagymnites*), лопастные линии которых [4] формируются исключительно за счет последовательного деления лопасти. Все эти данные позволяют предположить близкие связи между перечисленными семействами. Предками *Beurichitidae*, по-видимому, следует считать *Acrochordiceratidae*, как предполагал Тозер [19, 20], но филогенетически это семейство, вероятно, ближе не к *Keyserlingitidae*, а к *Palaeophyllitidae* и *Danubitidae* (*Ussuritaceae*), на что указывает определенное сходство в строении и развитии их лопастных линий. *Arctogymnites*, которые Тозер [19, 20] рассматривает в составе *Beurichitidae* (*Beurichitinae*, по Тозеру), существенно отличаются от последних параметрами внутреннего строения и более сложным, хотя и близким характером развития лопастной линии [4]. По-видимому, *Gymnitidae* (*Arctogymnites*, *Anagymnites* и др.) в своем развитии также тесно связаны с надсемейством *Ussuritaceae*.

3

ЛИТЕРАТУРА

1. Архипов Ю. В. Стратиграфия триасовых отложений Восточной Якутии. Якутск: Якутск. книжн. изд-во, 1974. 270 с.
2. Бычков Ю. М., Дагис А. С., Ефимова А. Ф., Полуботко Н. В. Атлас триасовой фауны и флоры Северо-Востока СССР. М.: Недра, 1976. 267 с.
3. Вавилов М. И. Некоторые анизийские аммоноидеи севера Сибири.— Палеонтол. журн., 1978, № 3, с. 50—63.
4. Вавилов М. И., Алексеев С. И., Алабушева А. В. Среднетриасовый род *Arctogymnites* (Ammonoidea).— Палеонтол. журн., 1982, № 1, с. 46—53.
5. Дагис А. С., Архипов Ю. В., Бычков Ю. М. Стратиграфия триасовой системы Северо-Востока Азии.— Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. М., 1979, № 447. 241 с.
6. Захаров Ю. Д. Раннетриасовые аммоноидеи Востока СССР. М.: Наука, 1978. 224 с.
7. Кипарисова Л. Д. Палеонтологическое обоснование стратиграфии триасовых отложений Приморского края.— Тр. Вост. н.-и. геол. ин-та, нов. сер. Л., 1961, т. 48, ч. 1. 278 с.
8. Попов Ю. И. Триасовые аммоноидеи Северо-Востока СССР.— Тр. Ин-та геол. Арктики. Л., 1961, т. 79. 179 с.
9. Шеверев А. А. Триасовые аммоноидеи Юга СССР.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М., 1968, т. 119. 272 с.
10. Hyatt A., Smith J. P. Triassic Cephalopod genera of America.— U. S. Geol. Surv. Profess. Paper, ser. C, 1905, № 40. 394 p.
11. Kummel B. Suborder Ceratitina Hyatt.— In: Treatise on invertebrate paleontology. Pt. 1. Lawrence: Geol. Soc. America—Univ. Kansas Press, 1957, p. 130—185.
12. Silberling N. J. Stratigraphic distribution of Middle Triassic ammonites at Fossil Hill, Humboldt Range, Nevada.— J. Paleontol., 1962, v. 36, № 1, p. 153—160.
13. Silberling N. J., Wallace R. E. Stratigraphy of the Star Peak Group (Triassic) and overlying Lower Mesozoic Rocks, Humboldt Range, Nevada.— U. S. Geol. Surv. Profess. Paper, 1969, v. 592. 50 p.

14. *Smith J. P.* The Middle Triassic Marine Invertebrate Fauna of North America.— U. S. Geol. Surv. Profess. Paper, 1914, v. 83, 254 p.
15. *Smith J. P.* Lower Triassic Ammonoids of North America.— U. S. Geol. Surv. Profess. Paper, 1932, v. 167, 199 p.
16. *Spath L. F.* Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History). Pt IV. Ammonoidea of the Trias. London: Brit. Museum Natur. History, 1934, v. 16, 521 p.
17. *Spath L. F.* The study of ammonites in thin median section.— Geol. Mag., 1950, v. 87, p. 77—84.
18. *Tozer E. T.* A standart for Triassic time.— Bull. Geol. Surv. Canada, 1967, № 156, 103 p.
19. *Tozer E. T.* Triassic Time and Ammonoids: problems and proposals.— Canad. J. Earth Sci., 1971, v. 8, № 8, p. 989—1031.
20. *Tozer E. T.* Triassic ammonoidea: classification, evolution and relationship with Permian and Jurassic forms.— In: Ammonoidea: Evol. Classif., Mode Life and Geol. Usefulness Major Fossil Group. Syst. Assoc. Sympos., York, 1979. London, 1981, p. 65—100.

Ленинградский горный
институт

Поступила в редакцию
8.VII.1982

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1. *Frechites wemplei* (Smith); экз. № 10/310 (×1); ручей Артист-Агатын-Юрэг; зона *humboldtensis*.

Фиг. 2. *Frechites humboldtensis* (Hyatt et Smith); экз. № 7/310 (×1); местонахождение и возраст те же.

Фиг. 3. *Gymnoceras meeki* (Mojs.); экз. № 6/310; а — сбоку (×1), б — медиальное сечение, протококов и два оборота (×60); мыс Станнах-Хочо; зона *humboldtensis*.

Фиг. 4. *Gymnoceras laqueatum* (Lind.); экз. № 1/310 (×1); ручей Артист-Агатын Юрэг; зона *humboldtensis*.

Фиг. 5. *Gymnoceras* sp.; экз. № 13/310 (×1); местонахождение и возраст те же.

Фиг. 6. *Frechites* sp. экз. № 11/310; медиальное сечение (×20); местонахождение и возраст те же.

