

Ю. Д. ЗАХАРОВ

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ВНУТРЕННЕМ СТРОЕНИИ РАКОВИНЫ КАМЕННОУГОЛЬНЫХ, ТРИАСОВЫХ И МЕЛОВЫХ АММОНОИДЕЙ

Изложены данные о внутреннем строении фрагмокона различных аммоноидей, подтверждающие важное значение метода исследования раковин в прозрачных шлифах для выявления родственных связей между группами на семейственном уровне. Приведены новые материалы по Neoglyphioceratinae, Ophiceratidae, Dieneroceratidae, Hedenstroemiidae, Arctoceratidae, Paranoritidae, Nannitidae, Prionitidae, Hungaritidae, Cladiscitidae, Arcestidae, Megaphyllitidae, Pinacoceratidae, Ussuritidae, Phylloceratidae, Desmoceratidae и Tetragonitidae.

В настоящей статье приведены новые данные о внутреннем строении раковины представителей 17 семейств аммоноидей. Материалом для исследования послужили коллекции триасовых аммоноидей, собранных нами в Якутии, Магаданской обл. и Приморье, а также хорошо сохранившиеся экземпляры палеозойских и мезозойских аммоноидей Верхоянья, Приамурья, Тимора, Запада США и Сахалина, любезно предоставленные в наше распоряжение Ю. Бандо, К. Наказавой, Б. Каммелом, Ю. Н. Поповым, Ю. Г. Журавлевым и Н. К. Жарниковой.

Изложенные ниже материалы подтверждают высказанное нами ранее мнение (Захаров, 1971), что сведения о внутреннем строении аммоноидей важны для диагностики таксонов не ниже семейственного и родового рангов и что намечаемые на основании этого изучения типы гидростатических аппаратов характеризуют, как правило, группы родов, принадлежащие к определенным семействам.

ПОДСЕМЕЙСТВО NEOGLYPHIOSERATINAE

В прозрачных шлифах исследованы раковины лишь двух видов Neoglyphioceras. Внутреннее строение раковины *N. bellilineatum* из карбона Миссури изучено А. Миллером и А. Анклесбеем (Miller and Unklesbay, 1943). Более полные сведения о неоглифиоцератинах нам удалось получить на основе изучения *N. abramovi* Porow из намюра Верхоянья. Представители Neoglyphioceras обладают шаровидным протоконхом мелкого и среднего¹ размеров (табл. 1; табл. II, фиг. 1). Наиболее крупными протоконхами обладают раковины верхоянского вида ($D^1_{пр}=0,49-0,52$ мм). Септальные трубки как одного, так и другого видов ретроханитовые (за исключением самых первых септ). Положение сифона на ранних оборотах (1-й и начало 2-го), судя по раковине *N. abramovi*, привентральное, приближающееся к центральному. Жилая камера аммонителлы в отличие

¹ Здесь и далее использована терминология, предложенная В. В. Друщицем и Н. Хями (1969), дополненная на основе имеющегося у нас материала. Предлагается различать следующие размерные группы протоконха, цекума, просифона и жилой камеры: протоконх мелкий ($D^1_{пр} \leq 0,450$ мм), среднего размера ($D^1_{пр} = 0,451-0,600$ мм), крупный ($D^1_{пр} = 0,601-0,750$ мм) и весьма крупный ($D^1_{пр} \geq 0,751$ мм); цекум мелкий ($D^2_{ц}$, или размер вдоль просепты $\leq 0,100$ мм), среднего размера ($D^2_{ц} = 0,100-0,130$ мм), крупный ($D^2_{ц} \geq 0,131$ мм); просифон с весьма короткой связкой ($\leq 0,060$ мм), короткой связкой (0,061-0,100 мм), связкой средней длины (0,101-0,200 мм), длинной связкой ($\geq 0,201$ мм); жилая камера аммонителлы весьма короткая ($\alpha \leq 250^\circ$), короткая ($\alpha = 251-300^\circ$), средней длины ($\alpha = 301-340^\circ$), длинная ($\alpha = 341-360^\circ$) и, наконец, весьма длинная ($\alpha \geq 361^\circ$).

от камер большинства рассмотренных ниже мезозойских аммоноидей длинная ($\alpha=360^\circ$). Раковины американского и верхоянского видов мало отличаются по числу камер в начальных оборотах фрагмокона (табл. 2).

СЕМЕЙСТВО ORPHICERATIDAE

Сведения о внутреннем строении исчерпываются неполным описанием *Orphiceras* (*Lytophiceras*) sp. из индского яруса Верхоянья (р. Бургаганджа). Протоконх у этого вида мелкий (табл. 1). Диаметр аммонителлы около 0,74 мм; жилая камера аммонителлы короткая. Положение сифона во второй половине 1-го и на двух последующих оборотах вентральное. Септальные трубки на 2-м и 3-м оборотах ретрохоанитовые.

СЕМЕЙСТВО DIENEROCERATIDAE

Внутреннее строение раковины изучено нами у двух видов рода *Dieneroceras*: *D. spathi* Kummel et Steele из нижнего триаса Невады (зона *Meekoceras gracilitatis*) и *D. chaoi* Kiparisova из отложений того же возраста Приморья. Оба вида характеризуются мелким протоконхом (табл. 1). Цекум (обнаружен только у *D. chaoi*) среднего размера, каплевидный. Положение сифона на всех стадиях онтогенеза вентральное. Ретрохоанитовый тип септальных трубок сменяется на амфихоанитовый у *D. chaoi* в пределах 5-го оборота. На 5-м обороте раковины *D. spathi* наблюдаются септальные трубки только переходного типа; типичные амфихоанитовые трубки у этого вида обнаруживаются лишь в пределах 6-го оборота (что указывает на большую примитивность его септальных трубок).

В настоящее время, к сожалению, нельзя произвести полного сравнения *D. spathi* с представителями семейства *Orphiceratidae*, в состав которого он первоначально был включен Дж. Смитом.

СЕМЕЙСТВО HEDENSTROEMIIDAE

Исследовано внутреннее строение раковин двух видов: *H. hedenstroemi* (Keyserling) и *H. mojsisovicsi* Diener из оленекских отложений верховьев Колымы (р. Кеньеличи). Протоконх хеденштремий среднего размера, шаровидный (диаметры протоконхов *H. hedenstroemi* и *H. mojsisovicsi* достигают соответственно 0,63 мм и 0,45–0,53 мм). Цекум шаровидный, средних размеров ($D^2_{\text{ц}}=0,101$ мм). Просифон имеет связку средней длины (0,129 мм). Жилая камера аммонителлы короткая ($\alpha=287-296^\circ$). Сифон на всех стадиях онтогенеза занимает вентральное положение. Смена ретрохоанитового типа септальных трубок на амфихоанитовый происходит в пределах 3-го оборота. На 4-м и 5-м оборотах наблюдается тип трубок, являющийся переходным между амфихоанитовым и прохоанитовым типами.

Хеденштремиевый тип гидростатического аппарата имеет сходство с псевдосаггелловым типом (Захаров, 1971). Поэтому заслуживают внимания высказывания Ю. Н. Попова (1961) и Э. Т. Тозера (Tozer, 1971), рассматривающих *Hedenstroemiidae* и *Sagaceratidae* в составе единого надсемейства *Hedenstroemiaceae*. Многие исследователи включают эти семейства в разные отряды.

СЕМЕЙСТВО ARTCOCERATIDAE

Соответствующие данные получены только для *Arctoceras septentrionale* (Diener)² из оленекских отложений Приморья (остров Русский). Протоконх у представителей этого вида имеет средние размеры (табл. 1). Сифон в пределах 2-го и трех последующих оборотов занимает вентральное положение (сведений о сифоне 1-го оборота не получено). Септальные трубки 2-го оборота ретрохоанитовые, 3-го — амфихоанитовые, а последующих оборотов — прохоанитовые.

² Рассматриваемый вид отнесен Л. Д. Кипарисовой (1961) к подроду *Discorogortychnites*. О внутреннем строении типичных гималайских проптитов пока нет никаких сведений.

Таблица 1

Внутреннее строение раковин каменноугольных, триасовых и меловых аммоноидей

Подотряд	Семейство	Род	Вид	Тип гидростатического аппарата	Размеры протококса, мм			Характеристика аммонителлы			Размеры цекума, мм		Длина просифона, мм	Положение сифона на разных оборотах		
					Д ¹ _{пр}	Д ² _{пр}	Ш _{пр}	Д ¹ _а	Д ² _а	α°	Д ¹ _ц	Д ² _ц		1-й	2-й	
Goniatitina	Goniatitidae	Neoglyphioceras	N. a	Неоглифиоцеро- вый	0,49— 0,52	0,43— 0,48	0,57	0,92— 0,94	0,78— 0,82	360	0,10— 0,14	0,09— 0,14	0,046— 0,047	ПВ (Ц)	ПВ (П) ПВ	
Ceratitina	Ophiceratidae	Ophiceras	O. (L.) sp.	?	0,39	0,33	—	0,74?	0,56?	—	—	—	—	—	В	В
	Dieneroceratidae	Dieneroceras	D. s.	?	0,29	—	—	—	—	—	—	—	—	—	В	В
		Dieneroceras	D. ch.		0,29	0,27?	—	—	—	—	0,13	0,11	—	—	ПВ — В	В
	Arctoceratidae	Arctoceras	A. s.	?	0,51	0,40	—	0,96?	—	—	—	—	—	—	В?	В?
	Paranoritidae	Kingites	K. sp.	Кингитовый	0,42	0,41	0,48	0,68	0,62	347	0,14	0,07	0,283	В	В	
	Nannitidae	Paranannites	P. a.	Парананнитовый	0,37	0,29	—	0,66?	0,53	238	—	0,09	0,050	ПВ — В	В	
	Gladiscitidae	Phyllocladiscites	Ph. b.	Филлокладис- цитовый	0,59	0,50	0,40?	0,76— 0,96	0,90	265	0,12	0,12	0,102	В	В	
	Arcestidae	Arcestes	A. sp.	Арцестовый	0,37	0,35	—	0,63?	—	—	—	—	—	—	—	—
	Pinacoceratidae	Placites	P. p.	Плацитовый	0,39	0,32	—	—	—	—	0,08	0,07	0,036	ПВ	В	
Ussuritidae	Monophyllites	M. sp.	?	0,42— 0,43	—	0,43	—	—	—	—	0,10	—	—	В?	В	

Таблица 1 (продолжение)

Подотряд	Семейство	Род	Вид	Тип гидростатического аппарата	Размеры протококса, мм			Характеристика аммонителлы			Размеры цекума, мм		Длина просифона, мм	Положение сифона на разных оборотах	
					Д _{пр} ¹	Д _{пр} ²	Ш _{пр}	Д _а ¹	Д _а ²	α°	Д _ц ¹	Д _ц ²		1-й	2-й
Phylloceratina	Phylloceratidae	Phyllopachyceras	Ph. e.	Филлопахиперовый	0,56—0,60	0,45—0,54	0,57	0,86—0,96	0,73—0,92	234—248	0,12—0,13	0,10—0,12	0,023	Ц (ПВ)	ПВ—В
		Нуропhylloceras	Н. r.		0,58—0,67	0,47—0,51	—	0,94—1,09	0,87	223—235	0,13—0,14	0,08—0,12	0,057—0,076	Ц—Ц(ПВ)	Ц(ПВ)—ПВ
Ammonitina	Desmoceratidae	Desmophyllites	D. d.	Десмофиллитовый	0,40—0,48	0,39—0,42	0,54—0,59	0,75—0,86	0,64—0,76	37	0,09—0,12	0,07—0,10	0,171—0,183	Ц	ПВ
		Desmophyllites	D. sp.		0,60	0,45	0,64—0,67	0,89	0,77	322	0,12	0,09	0,114	—	—
		Damesites	D. s.		0,46—0,48	0,41—0,42	0,57—0,69	0,82—0,84	0,69—0,73	307—309	0,08—0,11	0,08—0,09	0,210	Ц	ПВ(Ц)—В
		Neopuzosia	N. i.		0,42	—	—	—	—	—	0,10?	—	—	—	В?
Lycoceratina	Tetragonitidae	Tetragonites	T. p.	Тетрагонитовый	0,62—0,63	0,52—0,61	0,65—0,68	0,88—1,27	0,91—1,07	305—318	0,08—0,12	0,13—0,15	0,041—0,048?	В(ПВ)—В	В
		Gaudryceras	G. t.		0,75—0,77	0,71—0,72	0,82—0,96	1,39—1,41	1,16—1,20	330	0,11—0,13	0,13—0,16	0,013—0,015	В(ПВ)—В	В
		Gaudryceras	G. cf. d.		0,69—0,74	0,63—0,70	—	1,21—1,47	1,10—1,20	—	0,12	0,13—0,15	—	В(ПВ)—В	В
		Zelandites	Z. aff. i.		0,67—0,68	0,60—0,62	0,89	1,19—1,24	1,04—1,11	320—336	0,09—0,12	0,11—0,14	0,059	В(ПВ)—В	В

Структура фрагмокона у двух видов рода *Neoglyphioceras*

Вид	Число камер в оборотах					
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й
<i>N. bellilineatum</i>	8—9	—	12	13—14	15—18	19
<i>N. abramovi</i>	9	9—10	13—14	14—18	14—16	14—15

СЕМЕЙСТВО PARANORITIDAE

В интересующем нас отношении исследованы *Kingites* sp. nov. (табл. 1) из индского яруса Верхоянья (р. Бургаганджа), *Koninkites varaha* (Diener) и *K. timogensis* (Wanner) из индских и оленекских отложений Приморья. Протококнх рассматриваемых видов мелкий, шаровидный. Жилая камера аммонителлы *Kingites* длинная ($\alpha=147^\circ$). Цекум мелкий, каплевидный. Просифон с длинной связкой. Сифон занимает на всех стадиях онтогенеза вентральное положение (табл. II, фиг. 2). Септальные трубки в пределах первых четырех оборотов ретрохоанитовые. Раковина *K. varaha* исследована лишь по двум наружным оборотам. При $V=7,0$ мм (5-й оборот) ее септальные трубки амфихоанитовые, а при $V=7,5$ мм они близки к прохоанитовому типу.

У *Paranorites? kolymensis* Porow в отличие от рассмотренных выше *Kingites* и *Koninckites* амфихоанитовые септальные трубки появляются на более ранней стадии развития (на 4-м обороте). Связка сифона у этого цератита короткая. Поэтому имеет основание полагать, что *P.? kolymensis* принадлежит к иной семейственной группе, чем *Kingites* и *Koninckites*. В свою очередь по внутреннему строению *P.? kolymensis* обнаруживает некоторое сходство с формой, известной под названием *Xenodiscus subleptodiscus* Porow. Это сходство указывает на возможную генетическую связь между данными цератитами, семейственную принадлежность которых еще предстоит определить.

СЕМЕЙСТВО NANNITIDAE

Особенности внутреннего строения раковины выявлены в результате исследования двух видов *Prosphingites* (Захаров, 1971) и *Paranannites aspenensis* Hyatt et Smith из зоны *Meekoceras gracilitatis* Невады. Американский вид обладает мелкими протококнхом и цекумом (табл. 1). Жилая камера его аммонителлы весьма короткая ($\alpha=238^\circ$). Просифон имеет короткую связку. Положение сифона в пределах 1-го оборота изменяется от привентрального до вентрального; в последующих оборотах оно вентральное. Аналогичные признаки присущи и раковинам *Prosphingites*. Различие между *Prosphingites* и *Paranannites* обнаруживается при исследовании септальных трубок. Смена ретрохоанитового типа септальных трубок на амфихоанитовый осуществляется у них в пределах 4-го оборота. Однако на 5-м и 6-м оборотах септальные трубки *Paranannites* амфихоанитовые, а *Prosphingites* — амфихоанитовые и прохоанитовые.

СЕМЕЙСТВО PRIONITIDAE

Неполные данные о внутреннем строении раковины получены для двух видов: *Hemiprionites dunajensis* Zakharov из хеденштремиевых слоев и Не-

miripionites sp. из анасибиритовых слоев Приморья. Они имеют протоконки среднего размера ($D^1_{пр}=0,50-0,54$ мм) и цекумы среднего размера, но разной формы. Цекум *H. dunajensis* каплевидный ($D^1_{ц}=0,16$ мм, $D^2_{ц}=\approx 0,10$ мм), а цекум *H. sp.* шаровидный ($D^1_{ц}=D^2_{ц}=0,102$ мм). Просифон *H. sp.* имеет короткую связку (0,07 мм). Положение сифона в раковинах рассматриваемых видов вентральное (привентральное между септами). Септальные трубки на 2-м и 3-м оборотах ретрохоанитовые.

СЕМЕЙСТВО HUNGARITIDAE

Имеется материал для сравнения внутреннего строения раковин *Arctohungarites?* sp. (ребристые хунгаритиды, у которых ширина оборотов превышает их высоту), *Grambergia olenekensis* Popow и *G. taimyrensis* Popow из анизийских отложений Оленекского залива у пос. Станнах-Хочо. Все три формы имеют однотипное внутреннее строение. Они обладают мелким протоконхом (Захаров, 1971). Протоконх *Arctohungarites?* sp. имеет яйцевидную форму, приближающуюся к шаровидной ($D^1_{пр}=0,39-0,42$ мм, $Ш_{пр}=0,53-0,56$ мм). Протоконх *G. olenekensis* шаровидный ($D^1_{пр}=\approx 0,36$ мм, $Ш_{пр}=0,41$ мм). Цекум хунгаритид мелкий, шаровидный ($D^1_{ц}=0,06-0,10$ мм, $D^2_{ц}=0,05-0,10$ мм). Просифон обладает короткой связкой (0,085 мм у *Arctohungarites?* sp. и 0,071 мм у *G. olenekensis*). Жилая камера аммонителлы *G. taimyrensis* короткая ($\alpha=295^\circ$), *G. olenekensis* и *Arctohungarites?* sp. — средней длины ($\alpha=329-330^\circ$). Положение сифона на всех стадиях онтогенеза хунгаритид, как было отмечено еще Л. Спатом (Spath, 1950), вентральное. Смена амфихоанитовых трубок на прохоанитовые или на трубки переходного типа наблюдается обычно в 4-м обороте. Одной из особенностей внутреннего строения раковины хунгаритид является существенное увеличение высоты гидростатических камер за период формирования септ 1-го оборота ($V_1/V_0=3,1-4,3$).

СЕМЕЙСТВО CLADISCITIDAE

Детально исследован *Phyllocladiscites basarginensis* Zakharov из анизийских отложений Приморья (мыс Басаргин). Протоконх рассматриваемого вида среднего размера ($D^1_{пр}=0,59$ мм)³. Цекум среднего размера, шаровидный. Просифон обладает связкой средней длины (табл. 1). Жилая камера аммонителлы короткая ($\alpha=265^\circ$). Положение сифона на всех стадиях онтогенеза вентральное. Смена ретрохоанитовых трубок на амфихоанитовые намечается в пределах 3-го оборота (трубки переходного типа); особенность септальных трубок этой части раковины является их относительно большая длина (длина трубок равна половине расстояния между септами). Септальные трубки двух последующих оборотов амфихоанитовые; они несколько короче трубок 3-го оборота (не превышают $1/3$ расстояния между септами).

СЕМЕЙСТВО ARCESTIDAE

Исследовано внутреннее строение раковины *Arcestes* sp. indet. из карнийских отложений Тимора. Протоконх рассматриваемой формы мелкий (табл. 1). Весьма своеобразно положение сифона: в пределах 3-го оборота оно дорсальное и придорсальное, на 4-м обороте — центральное (табл. II, фиг. 3). В пределах последующего оборота сифон несколько приближается к вентральной стороне раковины. В исследованной раковине все наблюдаемые септальные трубки оказались прохоанитовыми (на 5-м, 4-м и, возможно, 3-м оборотах). Судя по материалам Ф. Гранжана (Grandjean, 1910), исследовавшего *A. klipsteini* Mojsisovics, жилая камера аммонителлы *Arcestes* имеет среднюю длину. Весьма интересные материалы,

³ Спат (Spath, 1950) пишет, что протоконх исследованного им *Cladiscites* мелкий ($D^1_{пр}=0,42$ мм).

касающиеся морфологии арцестид, приводит Спат (Spath, 1950). Он отмечает, что у ранних арцестид сифон (он у них толстый) становится внешним уже в конце 1-го оборота, а у более поздних — только в конце 2-го.

Учитывая данные по тиморскому виду, мы полагаем, что в состав рассматриваемой группы включены формы, принадлежащие в действительности к разным семействам.

СЕМЕЙСТВО MEGAPHYLLITIDAE

В прозрачном шлифе исследована раковина лишь одного из представителей этого семейства — *Raparorapoceras paniculatum* Porow из анизийских отложений верховьев Колымы (р. Кеньеличи). Протоконх *Raparorapoceras* мелкий ($D^1_{пр}=0,39$ мм, $D^2_{пр}=0,37$ мм). Цекум мелкий, шаровидный ($D^1_{ц}=D^2_{ц}=0,09$ мм). Просифон весьма короткий (0,03? мм). Положение сифона в самом начале 1-го оборота дорсальное или придорсальное, во второй половине 1-го оборота — промежуточное между центральным и привентральным, в конце 2-го оборота — привентральное, в конце 3-го — вентральное (в сечении сохранились лишь небольшие участки сифона, поэтому полученные данные должны быть проверены на дополнительном материале). В пределах 6-го (?) оборота обнаружены септальные трубки прохоанитового типа.

Как отмечалось выше, дорсальное положение сифона и септальные трубки прохоанитового типа были обнаружены и у другого представителя надсемейства *Arcestaceae* (*Arcestes*).

СЕМЕЙСТВО PINACOCERATIDAE

Рассмотрено внутреннее строение раковины *Placites polydactylus oldhami* Mojsisovics из карнийских отложений Тимора. Протоконх *Placites* мелкий. Цекум мелкий, каплевидный. Просифон весьма короткий (табл. 1). Положение сифона в пределах 1-го оборота привентральное, на всех последующих оборотах — вентральное. Все обнаруженные септальные трубки прохоанитовые (на 6-м, 5-м 4-м и, по-видимому, 3-м оборотах).

СЕМЕЙСТВО USSURITIDAE

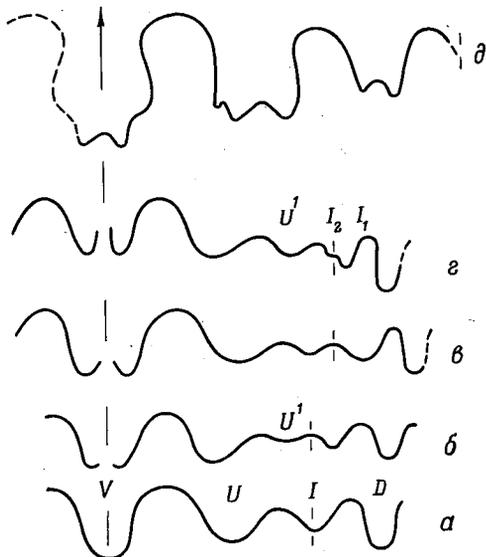
Внутреннее строение раковины изучено на молодых экземплярах *Monophyllites* sp. из анизийских отложений Приморья. Протоконх у исследованных экземпляров мелкий, шаровидный. Цекум мелкий (табл. 1). Положение сифона в 4-м, 3-м, 2-м и, по-видимому, в пределах второй половины 1-го оборота вентральное. Смена ретрохоанитовых септальных трубок на амфихоанитовые имеет место, очевидно, в конце 2-го — начале 3-го оборотов. Тип септальных трубок в наружном обороте неизвестен.

Семейство *Ussurutidae* представляет большой интерес в том отношении, что оно обычно принимается за корневую группу подотряда *Phylloceratina*. Данные о внутреннем строении представителей этого семейства не отличаются полнотой. Тем не менее можно заметить, что по характеру развития септальных трубок *Monophyllites* обнаруживает сходство со многими цератитами. Кроме этого, число лопастей на ранних стадиях онтогенеза *Monophyllites*, так же как и у цератитов, не превышает четырех (рис. 1): В связи с этим уссуритид и цератитов следует рассматривать, по-видимому, в составе единого отряда.

СЕМЕЙСТВО PHYLLOCERATIDAE

Известны некоторые данные о внутреннем строении раковин *Phyllorachyceras*, *Nurophylloceras*, *Ptychophylloceras*, *Euphylloceras*, *Salfeldiella* (Хиами, 1969; Друщиц и Хиами, 1970; Matsumoto and Obata, 1955; Schindewolf, 1968), принадлежащих семейству *Phylloceratinae*. Нами детально исследованы *Phyllorachyceras ezoense* (Yokoyama) и *Nurophylloceras ramosum* (Meek) из кампана Сахалина. Полученные данные позволяют говорить о том, что для филлоцератид характерны протокон-

Рис. 1. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Molophyllites* sp.; а-г — экз. № 863/801: а — при $V=0,26$ мм и $III=0,52$ мм ($\times 118$), б — при $V=0,41$ мм и $III=0,71$ мм ($\times 75$), в — при $V=0,50$ мм и $III=0,90$ мм, г — при $V=0,95$ мм и $III=1,25$ мм ($\times 50$); д — экз. № 8-23/801 при $V=1,25$ мм и $III=2,0$ мм ($\times 42$); Приморье, мыс Басаргин; анизийский ярус, зона *Phyllocladiscites basargi-*



хи мелкого и среднего размеров, преимущественно шаровидной формы. У них весьма короткий просифон. Цекум обычно близок к шаровидному, и отклонения в форме этого образования, подмеченные у *Eurphylloceras* (Друщиц и Хиами, 1970), не характерны для других представителей рассматриваемого семейства.

Исследованные нами филлоцератиды хотя и характеризуются однотипным внутренним строением раковины (табл. II, фиг. 4, 5, 11), тем не менее отличаются по некоторым признакам. Протоконх *Phyllorachyceras* имеет средние размеры и форму, близкую к шаровидной (табл. 1). Протоконх *Нурорфиллоцерас* средних и крупных размеров. Цекум у представителей того и другого родов каплевидный, приближающийся к шаровидному, мелкий или средний по своим размерам. Связка просифона у *Phyllorachyceras* весьма короткая (0,023 мм), у *Нурорфиллоцерас* — от весьма короткой до короткой (0,057—0,076 мм). Жилая камера аммонителлы у рассматриваемых аммоноидей весьма короткая. Положение сифона в 1-м обороте раковины *Phyllorachyceras* субцентрального, приближающееся к привентральному. В начале 1-го оборота раковины *Нурорфиллоцерас* оно почти центральное. В пределах 2-го оборота сифон *Phyllorachyceras* изменяет положение от привентрального до вентрального. Аналогичное изменение в положении сифона у *Нурорфиллоцерас* наблюдается только в 3-м обороте. Смена ретрохоанитового типа септальных трубок на амфихоанитовый происходит у *Phyllorachyceras* во 2-м обороте, а у *Нурорфиллоцерас*, очевидно, в конце 1-го — начале 2-го оборота. 4-й оборот рассматриваемых аммоноидей характеризуется амфихоанитовыми септальными трубками.

В настоящее время нет единого мнения относительно систематической принадлежности надсемейства *Phyllocerataseae*. Одни исследователи вслед за Хайэттом рассматривают его в составе самостоятельного отряда *Phylloceratida*, правда, по-разному трактуя объем этого отряда (Друщиц и Обручева, 1962; Schindewolf, 1968; Kullmann und Wiedmann, 1970), другие — в составе отряда *Ammonitida*, объединяющего филлоцератин, аммонитин и литоцератин (Руженцев, 1962; Шевырев, 1969). Если судить по особенностям относительного развития септальных трубок и некоторым другим признакам внутреннего строения филлоцератид, десмоцератид и тетрагонитид, то предпочтение следует отдать, по-видимому, схеме В. В. Друщица, О. Шиндewolfфа и И. Видмана. Однако вопрос об объеме *Phylloceratida* и взаимоотношения представителей *Phyllocerataseae* с цератитами, привлекающий внимание многих исследователей (Шевырев, 1968; Tozer, 1971), требует дальнейшего уточнения.

СЕМЕЙСТВО DESMOCERATIDAE

Сведения о внутреннем строении раковин *Zurcherella* и *Beudanticeras* приведены в работе В. В. Друщица и А. Хиами (1970). Некоторые данные

о внутреннем строении наружных оборотов раковины *Desmophyllites* и *Damesites* можно получить по фотографиям, приведенным в работе Т. Мацумото и И. Обата (Matsumoto and Obata, 1955). Мы дополнительно исследовали *Desmophyllites* sp. и *Damesites sugata* (Forbes) из турона, *Desmophyllites diphylloides* (Forbes) и *Neopuzosia ishikawa* (Jimbo) из кампана Сахалина. Все изученные аммоноидеи обладают одинаковым типом гидростатического аппарата. Их протоконх яйцевидный, реже шаровидный, мелкий или средний по своим размерам (табл. 1). Цекум каплевидный, приближающийся к шаровидному, мелких и средних размеров. Редкие отклонения от этой формы, замеченные у *Zurcherella*, у других десмоцератид не обнаружены. Просифон бокаловидный. У хорошо сохранившегося сахалинского экземпляра *Desmophyllites*, кроме конуса и связи, обнаружена еще одна составная часть просифона, получившая название кожуха (Захаров, 1972). Связка просифона средней длины или длинная. Жилая камера аммонителлы имеет среднюю длину ($\alpha=307-322^\circ$). Сифон в пределах 1-го оборота центральный, в конце 1-го и начале 2-го оборотов привентральный. Прохоанитовые септальные трубки появляются у всех исследованных форм в конце 3-го оборота. Исключение опять-таки составляет *Zurcherella*, первые прохоанитовые трубки у которой появляются лишь на 4-м обороте.

СЕМЕЙСТВО TETRAGONITIDAE

Сведения о *Protetragonites tauricus*, *Tetragonites duvalianus*, *Gaudryceras* sp. и *Saghalinites wrighti* приведены в работах Биркелунд (Birkelund, 1967), Шиндевольфа (Schindewolf, 1968), Друщица и Хиами (1969). Нам удалось получить большое число препаратов из раковин туронских *Gaudryceras tenuiliratum* Yabe и *G. cf. denseplicatum* (Jimbo), кампанских *Tetragonites popetensis* Yabe и маастрихтских *Zelandites aff. inflatus* Matsumoto Сахалина (табл. II, фиг. 6—10, 12). Размеры протоконхов тетрагонитид, как выяснилось, варьируют в определенных пределах: у *T. duvalianus* они среднего размера, приближающиеся к крупному, у *T. popetensis* и *Zelandites* — крупные, шаровидные, у двух рассматриваемых видов *Gaudryceras* — весьма крупные (табл. 4). Для описываемых аммоноидей характерны чашевидные цекумы среднего и крупного размеров и просифоны с весьма короткой связкой. Жилая камера аммонителлы средней длины ($\alpha=305-336^\circ$). В пределах первой четверти начального оборота сифон занимает положение, промежуточное между вентральным и привентральным. На значительной части 1-го оборота и на всех последующих сифон тетрагонитид занимает вентральное положение. Прохоанитовые септальные трубки появляются в конце 3-го, реже начале 4-го оборота.

Приведенные данные указывают на однотипное строение раковин *Tetragonites*, *Protetragonites*, *Gaudryceras* и *Zelandites*. (Только *Saghalinites* обладает некоторыми своеобразными отличиями. Для него характерно привентральное положение сифона в пределах 1-го оборота и более раннее появление трубок прохоанитового типа.) Поэтому, вероятно, правы В. Аркелл, Б. Каммел и К. Райт (Arkell, Kummel and Wright, 1957), относившие эти роды к *Tetragonitidae*. Вариант, предлагаемый И. Видманом (Kullman and Wiedmann, 1970), согласно которому *Gaudryceras* и *Tetragonites* попадают в разные семейства, нужно признать, по-видимому, неудачным.

ЛИТЕРАТУРА

- Друщиц В. В. и Обручева О. П. 1962. Палеонтология. Изд-во Моск. ун-та, стр. 1—379.
- Друщиц В. В. и Хиами Н. 1969. Некоторые вопросы изучения ранних стадий онтогенеза аммонитов. Тез. докл. на совещ. по пробл. «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов». М., стр. 26—30.
- Друщиц В. В. и Хиами Н. 1970. Строение септ. стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов. Палеонтол. ж., № 1, стр. 35—47.

- Захаров Ю. Д. 1971. Некоторые особенности развития гидростатического аппарата у аммоидей раннего мезозоя. Палеонтол. ж., № 1, стр. 27—36.
- Захаров Ю. Д. 1972. Формирование цекума и просифона у аммоидей. Палеонтол. ж., № 2, стр. 64—70.
- Попов Ю. Н. 1961. Триасовые аммоидеи Северо-Востока СССР. Тр. Н.-и. ин-та геол. Арктики, т. 79, стр. 1—179.
- Руженцев В. Е. 1962. Надотряд аммоидей. Общая часть. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. I. Изд-во АН СССР, стр. 243—334.
- Хиами Н. 1969. Некоторые раннемеловые десмоцератиды, их систематика и особенности ранних стадий онтогенеза. Автореф. канд. диссерт. Изд-во Моск. ун-та, стр. 1—25.
- Шевырев А. А. 1968. Триасовые аммоидеи Юга СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 119, стр. 1—272.
- Шевырев А. А. 1969. Основные проблемы изучения мезозойских аммоидей. Тез. докл. на совещ. по пробл. «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов». М., стр. 22—26.
- Arkell W. J., Kummel B. and Wright C. W. 1957. Mesozoic Ammonoidea. Treatise on invertebrate paleontology, pt. L., p. 80—471.
- Birkelund T. 1967. Submicroscopic shell structures in early growth — stage of Maastrichtian ammonites (Saghalinites and Scaphites). Medd. Dansk. geol. foren., Bd. 17, H. 1, S. 95—104.
- Grandjean F. 1910. La siphon des ammonites et des belemnites. Bull. Soc. géol. France, sér. 4, t. 10, p. 496—519.
- Kullman J. and Wiedmann J. 1970. Significance of sutures in phylogeny of Ammonoidea. Paleontol. Contrib. pap. 47, p. 1—32.
- Matsumoto T. and Obata I. 1955. Some Upper Cretaceous desmoceratids from Hokkaido and Saghalien. (Studies on the Cretaceous Ammonites from Hokkaido and Saghalien, VII). Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., ser. D., geol., vol. 5, № 3, p. 119—151.
- Miller A. K. and Unklesbay A. G. 1943. The siphuncle of Late Paleozoic ammonoids. J. Paleontol., vol. 17, № 1, p. 1—25.
- Schindewolf O. H. 1968. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. 7. Abhandl. math.-naturwis. Kl. Akad. Wiss. und Liter. Mainz, № 3, S. 1—209.
- Spath L. F. 1950. The study of ammonites in thin median sections. Geol. Mag., vol. 87, p. 77—84.
- Tozer E. T. 1971. One, two or three connecting links between Triassic and Jurassic ammonoids? Nature, vol. 232, № 5312, p. 565—566.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР
Владивосток

Статья поступила в редакцию
7 VI 1972

Объяснение к таблице II

Фиг. 1. *Neoglyphioceras abramovi* Popow; экз. № 167/804, протоконх и 1-й оборот, сифон занимает промежуточное положение между привентральным и центральным ($\times 46$); Верхоянье, Сетте-Дабан, бассейн р. Менкюле; намюрский ярус, овлачанская свита.

Фиг. 2. *Kingites* sp. nov.; экз. № 2/805, вентральное положение сифона на ранних стадиях онтогенеза ($\times 12$); Верхоянье, бассейн р. Томпо; индский ярус.

Фиг. 3. *Arcestes* sp. indet.; экз. № 1/806 (внутреннее положение сифона) наружных оборотов, тип септальных трубок прохоанитовый ($\times 6$); Тимор; карнийский ярус.

Фиг. 4. *Phyllorachyceras ezoense* Yokoyama; экз. № 191/951, положение цекума и сифона в начале 1-го оборота ($\times 260$); Сахалин, р. Красноярка; кампанский ярус, красноярковская свита.

Фиг. 5. *Hyporphyloceras ramosum* (Meek); экз. № 355/951, протоконх и начальные обороты фрагмокона, наблюдается смена центрального положения сифона на привентральное ($\times 12$); кампанский ярус, красноярковская свита.

Фиг. 6. *Gaudryceras* cf. *denseplicatum* (Jimbo); экз. № 680/951, вентральное положение сифона на ранних стадиях онтогенеза ($\times 12$); туронский ярус, быковская свита.

Фиг. 7. *Zelandites* aff. *inflatus* Matsumoto; экз. № 86/951, обращает на себя внимание сходство с внутренним строением *Gaudryceras* ($\times 12$); маастрихтский ярус, красноярковская свита.

Фиг. 8—10. *Gaudryceras tenuiliratum* Yabe: 8 — экз. № 575/951, внутреннее строение цекума ($\times 117$); 9 — экз. № 451/951, устье аммонителлы фиксирует заметно углощенный первичный (непионический) валик; 10 — экз. № 575/951, характер сочленения просепты и цекума ($\times 260$); туронский ярус, быковская свита.

Фиг. 11. *Phyllorachyceras ezoense* Yokoyama; экз. № 425/951, протоконх и 1-й оборот ($\times 46$); кампанский ярус, красноярковская свита.

Фиг. 12. *Tetragonites ropetensis* Yabe; экз. № 226/951, цекум, сифон и первые камеры фрагмокона ($\times 117$); кампанский ярус, красноярковская свита.

