

УДК 564.53:551.761.2

К СИСТЕМЕ И ФИЛОГЕНИИ BEYRICHTIDAE (AMMONOIDEA, СРЕДНИЙ ТРИАС)

© 2021 г. А. Г. Константинов*

Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, Россия

**e-mail: KonstantinovAG@ipgg.sbras.ru*

Поступила в редакцию 23.11.2020 г.

После доработки 15.12.2020 г.

Принята к публикации 12.01.2021 г.

Рассмотрены история выделения семейства *Beurichitidae* (*Ammonoidea*) и взгляды различных авторов на его систему. Приведены морфологическая характеристика бейрихитид, их состав и распространение, обоснован семейственный статус этой группы среднетриасовых аммоноидей. Проведен анализ филогенетических связей аммоноидей семейства *Beurichitidae*, рассмотрены две линии в эволюции бореальных позднеанизийских бейрихитид, выделенных на основе изучения морфогенеза основных структур раковины и анализа хроно- и хорологических данных. В составе *Beurichitidae* выделено новое подсемейство *Frechitinae* subfam. nov.

Ключевые слова: система, филогения, *Ammonoidea*, *Beurichitidae*, средний триас

DOI: 10.31857/S0031031X21050081

ВВЕДЕНИЕ

С изучением триасовых аммоноидей, имеющих первостепенное значение для разработки детальной биостратиграфической шкалы триасовой системы (Tozer, 1971, 1981; Дагис и др., 1979, 1996; Шевырев, 1986, 1990; Valini et al., 2010; Jenks et al., 2015), связан целый ряд задач и проблем. Среди них в первую очередь можно выделить выявление таксономического состава, стратиграфического распространения и закономерностей географической дифференциации группы. Корректное решение этих задач невозможно без разработки вопросов филогении и систематики триасовых аммоноидей, построения их естественной (филогенетической) классификации, основанной на родстве групп, так как, так или иначе, при их биостратиграфическом и палеобиогеографическом анализе рассматриваются состав и распространение таксонов во времени и в пространстве. Данные, полученные в результате онто-филогенетических исследований аммоноидей, имеют не только прикладное значение для разработки и палеонтологического обоснования детальных зональных шкал триасовых отложений, но и необходимы для выявления закономерностей эволюции и истории развития аммоноидей, как составной части биоты морских беспозвоночных в триасовом периоде.

Настоящая статья посвящена анализу филогенетических связей аммоноидей семейства *Beurichitidae*, широко распространенных в средне- и

верхнеанизийских отложениях бореальных и тетических регионов, обладающих высокими темпами эволюции и имеющих большое значение для детальной биостратиграфии среднего и, особенно, верхнего анизийского подъярусов.

СЕМЕЙСТВО BEYRICHTIDAE: МОРФОЛОГИЯ, СОСТАВ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Семейство *Beurichitidae* было выделено Л. Спатом (Spath, 1934) для своеобразной группы анизийских аммоноидей, обладающей в различной степени инволютной дискоконовой раковиной с умеренно и сильно объемлющими оборотами, скульптурой из сигмоидально изогнутых одиночных и раздваивающихся ребер или складок на боковых сторонах, субаммонитовой лопастной линией с зазубренными лопастями и гофрированными седлами. В состав семейства первоначально были включены следующие роды: *Beurichites* Waagen, 1895 с под родами *Beurichites* s. str. и *Gangadharites* Diener, 1916; *Nicomedites* Toulou, 1896; *Hollandites* Diener, 1905; *Philippites* Diener, 1905 и *Gymnotoceras* Hyatt, 1877. Эти аммоноидеи распространены в средне- и верхнеанизийских отложениях преимущественно Тетической палеобиогеографической области: Альп, Балканского п-ова, Малой Азии, Гималаев, Японии и Невады. Только для одного рода, *Gymnotoceras*, наряду с видами, известными в верхнем анизии

Невады [*G. blakei* (Gabb, 1864), *G. meeki* (Mojsisovics, 1888), *G. russelli* Smith, 1914, *G. wemplei* Smith, 1914], были установлены виды [*G. laqueatum* (Lindstroem, 1865), *G. geminatum* (Mojsisovics, 1886)] в бореальных регионах – на о-ве Шпицберген.

Б. Каммел (Kummel, 1952; Arkell et al., 1957) принял семейство *Beurichitidae* в том же объеме, что и Спат (Spath, 1934). Несколько позднее Ю.Н. Попов и Л.Д. Кипарисова (Попов и др., 1958; Попов, 1961; Кипарисова, 1961) уточнили диагноз семейства и расширили его состав, включив в него род *Frechites* Smith, 1932 на том основании, что лопастная линия у этого рода также субаммонитовая с рассеченными или зубчатыми седлами, а молодые обороты с килем на вентральной стороне мало отличаются от таковых рода *Gymnotoceras*.

Ф. Мак-Лерн (McLearn, 1966) описал род *Anagymnotoceras* McLearn, 1966 и включил в него виды, описанные ранее в составе рода *Gymnotoceras* в широком смысле (McLearn, 1946, 1948), не имеющие килей на вентральной стороне и происходящие из среднего анизия, зоны *Anagymnotoceras varium* Британской Колумбии.

Несколько позднее А.А. Шевырев (1968) в первом варианте предложенной им системы триасовых аммоноидей отнес к семейству *Beurichitidae*, наряду с родами *Beurichites*, *Nicomedites*, *Hollandites*, *Philippites* и *Gymnotoceras*, роды *Frechites* и *Anagymnotoceras*. Три года спустя Э. Тозер (Tozer, 1971) понизил статус бейрихитид до подсемейства *Beurichitinae* Spath, 1934 семейства *Ceratitidae* Mojsisovics, 1879 и расширил его состав за счет признания самостоятельности родового статуса *Gangadharites* и включения родов *Salterites* Diener, 1907 и *Arctogymnites* Popow, 1961. Последний род, имеющий дискоконную инволютную взрослую раковину и сложно рассеченную лопастную линию аммонитового типа, отнесенный его автором (Попов, 1961) к семейству *Gymnitidae* Waagen, 1895, рассматривался Тозером в составе бейрихитин условно.

С начала 80-х гг. прошлого века и до настоящего времени в составе рассматриваемой группы аммоноидей было установлено свыше полутора десятка новых родов из средне- и верхнеанизийских отложений Невады (Silberling, Nichols, 1982; Bucher, 1988, 1992a, b; Monnet, Bucher, 2005), севера Средней Сибири (Константинов, 1987), запада Малой Азии (Fantini Sestini, 1990), Центрального Ирана (Krystyn, Tatzreiter, 1991), Альп (Tatzreiter, Balini, 1993) и Британской Колумбии (Tozer, 1994; Ji, Bucher, 2018).

Одни авторы вслед за Спатом (Spath, 1934) рассматривают бейрихитид в качестве семейства (Kummel, 1952; Arkell et al., 1957; Попов и др., 1958; Попов, 1961; Кипарисова, 1961; Шевырев, 1968, 1986, 1995; McLearn, 1969; Бычков и др.,

1976; Корчинская, 1982; Аркадьев, Вавилов, 1984; Константинов, 1987, 1991a, б; Arkadiev, Vavilov, 1989; Fantini Sestini, 1990; Вавилов, 1992), другие (Tozer, 1971, 1981, 1994; Bucher, 1988, 1992a, b; Krystyn, Tatzreiter, 1991; Tatzreiter, Balini, 1993; Monnet, Bucher, 2005; Ji, Bucher, 2018) понижают статус этой группы аммоноидей до подсемейства *Beurichitinae* в составе семейства *Ceratitidae*.

Изучение автором средне- и позднеанизийских представителей *Beurichitidae* севера Средней Сибири и северо-востока Азии (Дагис, Константинов, 1986; Константинов, 1987, 1990, 1991a, б) показало, что аммоноидеи этой группы обладают рядом общих признаков, соответствующих семейственному рангу, что позволяет рассматривать их в качестве семейства *Beurichitidae*.

Бейрихитиды характеризуются общим типом формы раковины, скульптуры и лопастной линии. Раковина у аммоноидей этой группы, как правило, дискоконная, в различной степени инволютная, с умеренно и сильно объемлющими оборотами, быстро нарастающими в высоту. Скульптура на боковых сторонах состоит из сигмоидально изогнутых ребер или складок, одиночных и раздваивающихся вблизи умбиликального края с образованием бугорков или вздутий в приумбиликальной части ребер (часто) и в при-вентральных концах ребер (реже). Вентральная сторона обычно выпуклая, от узко- до широко округленной, иногда уплощенная, отделенная от боковых сторон вентральным краем, часто со срединным вентральным килем, который хорошо выражен у молодых форм и исчезает с ростом. Бейрихитиды имеют субаммонитовую лопастную линию с зубчатыми основаниями лопастей и гофрированными сторонами и вершинами седел; дорсальная лопасть у них двураздельная в основании, со слабо зубчатыми стенками. У некоторых родов, таких как *Arctogymnites*, лопастная линия сложная, аммонитового типа. В онтогенезе лопастная линия у всех изученных родов бейрихитид развивается по единой схеме, которая в интерпретации различных авторов имеет следующий вид: VL:ID → (V₁V₁)LU¹I₂:I₁(D₁D₁) (Константинов, 1987, 1991a, б) или (V₁V₁)LU¹I_v:I_d(D₁D₁) (Аркадьев, 1982; Аркадьев, Вавилов, 1984; Arkadiev, Vavilov, 1989).

С учетом этих черт морфологии я включаю в состав семейства *Beurichitidae* следующие роды: *Pseudohollandites* Krystyn et Tatzreiter, 1991; *Hollandites* (=Salterites); *Anagymnotoceras* (=Eogymnotoceras Bucher, 1988; Aghdarbandites Krystyn et Tatzreiter, 1991); *Nicomedites* (=Osmanites Toula, 1896; Solimanites Toula, 1896; Mohamedites Toula, 1896); *Kocaelia* Fantini Sestini, 1990 (=Semibeurichites Krystyn et Tatzreiter, 1991); *Beurichites*; *Gangadharites*; *Philippites*; *Favreticeras* Bucher, 1992; *Guexites* Bucher, 1992; *Nicholsites* Bucher, 1992; *Billing-*

sites Monnet et Bucher, 2005; Chiratites Monnet et Bucher, 2005; Schreyerites Tatzreiter et Balini, 1993; Gymnotoceras (=Eofrechites Ji et Bucher, 2018); Frechitoides Konstantinov, 1987; Frechites; Parafrechites Silberling et Nichols, 1982; Pleurofrechites Tozer, 1994; Tuchodiceras Tozer, 1994 и Arctogymnites. Род Dixeiceras Monnet et Bucher, 2005, отнесенный авторами (Monnet, Bucher, 2005) к бейрихитинам, имеет цератитовую лопастную линию с гладкими вершинами седел, и поэтому, на мой взгляд, должен рассматриваться в составе Ceratitidae. К цератитидам относится, скорее всего, также и род Serpianites Rieber, 1973, установленный в составе комплекса аммоноидей из пограничной битуминозной зоны верхнего анизия Тессинских Альп и описанный в составе этого семейства Г. Рибером (Rieber, 1973). Хотя некоторые исследователи без каких-либо комментариев и обоснования включают род Serpianites в Beyrichitidae (Шевырев, 1986) или в Beyrichitinae (Tozer, 1981; Balini, Marchesi, 2018), я отношу его к цератитидам, к которым он близок по своей скульптуре и форме раковины.

Таким образом, в составе Beyrichitidae в настоящее время установлено более 20 родов, имеющих широкое географическое распространение, среди которых может быть выделено несколько морфологических групп более низкого ранга. Рассмотрение их приведено ниже в анализе филогенетических связей семейства Beyrichitidae.

К СИСТЕМЕ И ФИЛОГАНИИ BEYRICHITIDAE

Несмотря на высокие темпы эволюции и частую встречаемость бейрихитид в средне- и верхнеанизийских отложениях различных регионов мира, филогения этой группы изучена недостаточно. В настоящее время нет единого мнения в вопросе о происхождении Beyrichitidae. Первоначально Спат (Spath, 1934) при выделении этого семейства рассматривал его в качестве группировки родов, переходной между Meekoceratidae в широком смысле и более поздними Ceratitidae, связывая ее возникновение с “примитивной ветвью, которая произвела как Paranoritidae и более поздние Meekoceratidae и Arctoceratitidae, так и более специализированные и, следовательно, короткоживущие ответвления, такие как Proptychitidae и Procarnitidae” (Spath, 1934: с. 406). Позднее в качестве предковых групп для бейрихитид разными авторами считались Dieneroceratidae (Kummel, 1952; Kummel in: Arkell et al., 1957), Danubitidae (Шевырев, 1968; Захаров, 1978) и Acrochordiceratidae (Tozer, 1971, 1981; Аркадьев, Вавилов, 1984; Вавилов, 1989, 1992).

Также недостаточно изучены филогенетические взаимоотношения на уровне видов и родов внутри семейства Beyrichitidae. Только в послед-

нее время были выявлены филогенетические связи древнейших бейрихитид Тетической области, изученные на материале из низов среднего анизия Малой Азии (Balini, Marchesi, 2018). На основании данных стратиграфического распространения и закономерного изменения морфологических признаков была выделена филолиния Nicomedites → Kocaelia toulai (Arthaber), в которой происходит усложнение лопастной линии, заключающееся в углублении вентральной лопасти, увеличении рассеченности лопастей и стенок седел, а также смещении скульптуры взрослых стадий предков на ювенильные стадии потомков. Намечена также и вторая предполагаемая филолиния, “Hollandites” asseretoi Fantini Sestini → Aghdarbandites, объединяющая формы, скульптурированные ребрами с одним—тремя находящимися на них бугорками.

Сравнительно лучше изучены филогенетические взаимоотношения отдельных видов и родов Beyrichitidae Северной Америки и Бореальной области. В работах Н. Сильберлинга (Silberling, 1962; Silberling, Nichols, 1982) описаны постепенные переходы между видами Gymnotoceras, Frechites и Parafrechites, встречающимися на разных стратиграфических уровнях в верхнем анизии Невады: Gymnotoceras rotelliforme Meek → G. blakei; Frechites nevadanus (Mojsisovics) → Parafrechites meeki (Mojsisovics). Тозер (Tozer, 1971) на материале из анизийского яруса Британской Колумбии установил филогенетический ряд Nicomedites → Gymnotoceras → Frechites. Однако, по мнению автора (Константинов, 1991а, с. 42), “принятие в качестве предкового для бореальных родов Gymnotoceras и Frechites рода Nicomedites, который в основном известен из тетических регионов, в частности, Малой Азии (Toula, 1896; Assereto, 1972, 1974), мало обосновано”. Х. Бухер (Bucher, 1988) вероятным предком рода Gymnotoceras считает род Eogymnotoceras, распространенный в слоях с Augastaceras escheri и с Platycucoceras praebalatonensis зоны Nevadisculites taylori, а также в низах зоны Balatonites shoshonensis Невады. Следует отметить, что типовой вид рода Eogymnotoceras, E. thompsoni Bucher, 1988, характеризуется значительной изменчивостью, затрагивающей, в том числе, и диагностический признак, отличающий этот род от Anagymnotoceras — наличие срединного кия на вентральной стороне. У некоторых вариантов E. thompsoni срединный вентральный киль отсутствует. С другой стороны, второй вид рода Eogymnotoceras, установленный в среднем анизии Невады, E. transiens Bucher, 1988, по данным его автора (Bucher, 1988), связан постепенным переходом с родом Gymnotoceras в низах зоны shoshonensis, где оба рода встречаются совместно. Учитывая вышесказанное, род Eogymnotoceras, как было уже отмечено нами ранее (Константинов, 1991а), трудно диагностируем

из-за близости типового вида *E. thompsoni* к роду *Anagymnotoceras*, в частности, к *A. spivaki* (McLearn, 1946). Вероятно, правильно было бы считать *Eogymnotoceras* подродом рода *Anagymnotoceras*. Поэтому в качестве предка рода *Gymnotoceras* нами (Константинов, 1991а) был принят род *Anagymnotoceras*, широко распространенный в среднеанизийских отложениях Британской Колумбии (McLearn, 1966, 1969; Tozer, 1994), Невады (Silberling, Tozer, 1968; Bucher, 1988), Свальбарда (Корчинская, 1982), севера Средней Сибири и северо-востока Азии (Константинов, 1990).

Исходной предковой группой для всех бейрихитид позднего анизия и ладина, известных как в разрезах Бореальной области, так и в экотонных разрезах Невады, на наш взгляд, мог послужить вид *Gymnotoceras rotelliforme*, распространенный в одноименной зоне верхнего анизия Невады (Silberling, Nichols, 1982) и севера Средней Сибири (Дагис, Константинов, 1986; Константинов, 1991б). *G. rotelliforme* характеризуется значительной индивидуальной изменчивостью, заключающейся в вариациях относительной высоты оборота, ширины умбиликуса, формы поперечного сечения оборотов и скульптуры. С одной стороны, формы, близкие к голотипу вида, имеют гладкую инволютную раковину, с другой стороны, грубоскульптурованные формы — полуэволютную раковину с ребрами, раздваивающимися от приумбиликальных вздутий.

На основе изучения морфогенеза основных структур раковины и анализа хронологических и хорологических данных в развитии бореальных позднеанизийских бейрихитид выделено две линии (Константинов, 1991а). Одна из них берет начало от вариантов *Gymnotoceras rotelliforme* с гладкой раковиной и включает *G. rotelliforme* → *G. blakei* → *Arctogymnites sonini* Popow → *A. spektori* Archipov (рис. 1). Древнейший представитель филолинии *G. rotelliforme* имеет инволютную дискоконную раковину со слабыми складкообразными ребрами на всех стадиях роста (табл. V, фиг. 1; см. вклейку). От *G. rotelliforme* в конце фазы *rotelliforme* произошли типичные *Gymnotoceras*, такие как типовой вид рода *G. blakei* и *G. deeleni* (McLearn), имеющие инволютную дискоконную раковину, слабый вентральный киль и сигмоидально изогнутые ребра на боковых сторонах, сглаживающиеся в конце фрагмокона и на жилой камере (табл. V, фиг. 2–4; табл. 1). Кроме того, по сравнению с предковым видом (рис. 2, а, б), его лопастная линия более сложно рассечена, с сильным развитием вторичных зубцов, образующихся по первичным в основаниях лопастей (рис. 2, в). К группе видов *G. blakei*, вероятно, принадлежат также *G. yuati* (Skwarko, 1973) из зоны *Paraceratites trinodosus* Новой Гвинеи (Skwarko, 1973), а также *G. smithi* Tozer, 1994 из зоны *Eogymnotoceras* (= *Gymnotoc-*

eras) *deeleni* Британской Колумбии (Tozer, 1994). Тенденция все более ранней утраты скульптуры в индивидуальном морфогенезе потомков и, по-видимому, коррелятивно связанное с этим усложнение лопастной линии, получила свое развитие у непосредственного потомка *G. blakei* — эндемичного сибирского рода *Arctogymnites* (рис. 2, г–е), появившегося в зоне *nevadanus*, перекрывающей зону *rotelliforme*, и представленного последовательными видами *A. sonini* (табл. V, фиг. 7, 8; табл. VI, фиг. 2; см. вклейку) и *A. spektori* (табл. VI, фиг. 1). Кроме того, в этой филолинии раковина становилась все более инволютной, дисковидной, а вентральная сторона — более узкой.

Развитие ранних представителей филолинии *G. rotelliforme* → *G. blakei* → *Arctogymnites sonini* → *A. spektori* проходило в палеобассейнах северо-востока Азии и Невады. В конце позднего анизия ареал этой группы аммоноидей сократился до палеоакваторий северо-востока Азии, где был распространен род *Arctogymnites*. Эти своеобразные и, по-видимому, узкоспециализированные аммоноидеи, обладающие на поздних стадиях роста гладкой инволютной дискоконной раковиной со сложной лопастной линией аммонитового типа, были выделены М.Н. Вавиловым (1992) в подсемейство *Arctogymnitinae* Vavilov, 1992, включающее единственный род *Arctogymnites*.

Вторая линия, исходной формой для которой были грубоскульптурованные варианты *Gymnotoceras rotelliforme*, объединяет следующие формы: *G. rotelliforme* → *G. olenekense* → *Frechitoides* → *Frechites* → *Parafrechites*. Вероятная тесная родственная связь грубоскульптурованных вариантов *Gymnotoceras rotelliforme* и сменяющего его в разрезах севера Средней Сибири *G. olenekense* (табл. V, фиг. 5, 6) подчеркивается наличием у этих видов слабого срединного кия на вентральной стороне внутренних оборотов (табл. V, фиг. 5в), сглаживающегося с ростом, а также сходным морфогенезом поперечного сечения оборотов от поперечно-овального и округлого на ранних стадиях развития, до округленно-овального, вытянутого в высоту и округленно-трапециевидного на поздних. Срединный вентральный киль на ранних оборотах присутствует также у рода *Frechitoides*, являющегося потомком *G. olenekense*, отделившегося от него в палеобассейнах севера Средней Сибири в начале последующей фазы *Frechites nevadanus*. В палеоакваториях Британской Колумбии в разновозрастных отложениях известны находки *Frechitoides liardensis* (McLearn, 1946), близкого к *F. carinatus* Konstantinov, 1987 (Константинов, 1991б). Сближает *Gymnotoceras olenekense* и *Frechitoides* и относительно слабая рассеченность лопастной линии с волнистыми сторонами и вершинами седел (рис. 3, а, б). От *Frechitoides*, имеющих на средних стадиях роста ребра, раздваивающиеся от приумбиликальных бугорков,

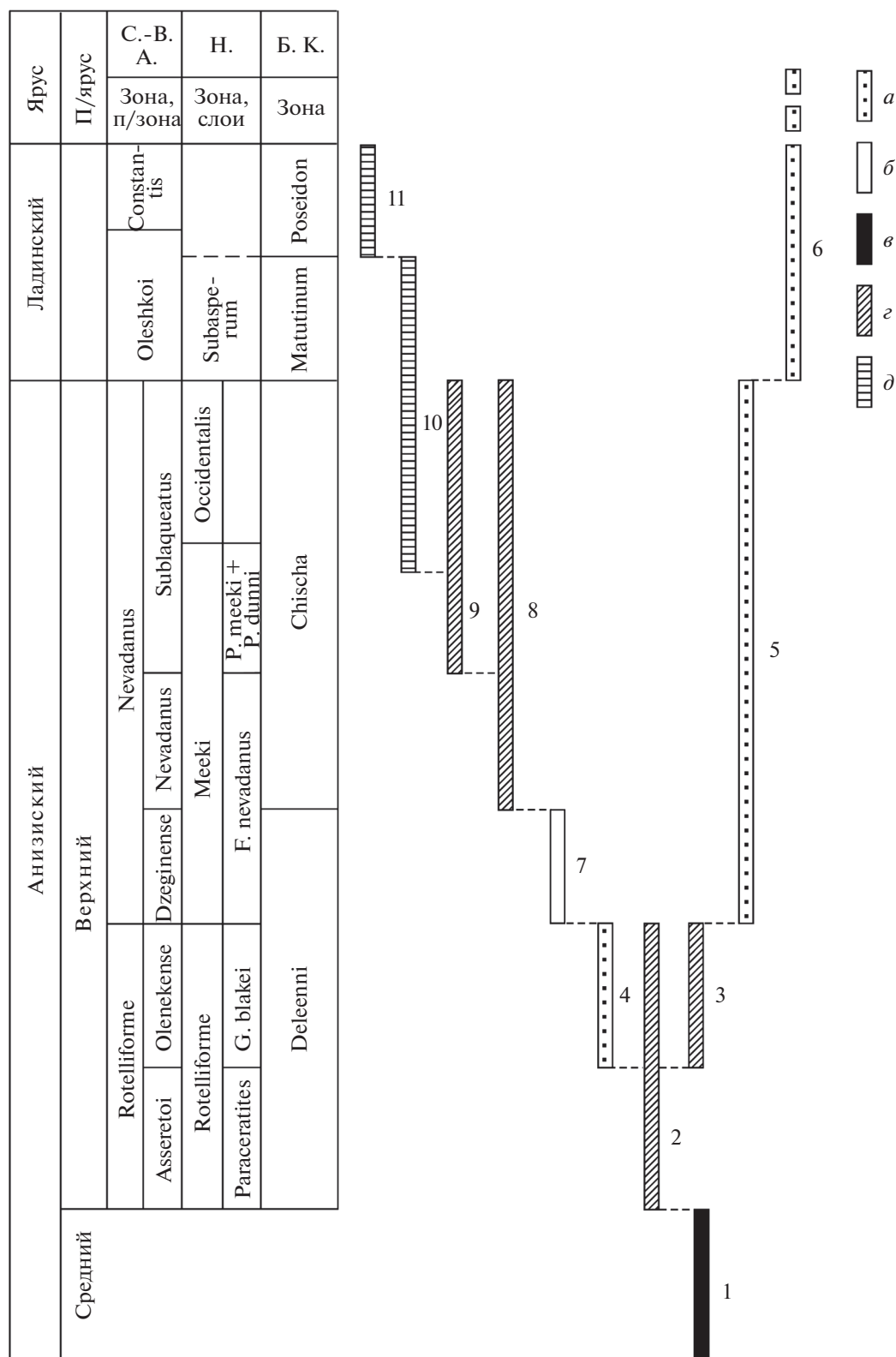


Рис. 1. Схема филогении позднеанизийских и раннеладинских Beugichitidae Бореальной области. Обозначения: 1–4 – подсемейство Beugichitinae: 1 – род *Anagymnotoceras*; 2 – *Gymnotoceras rotelliforme*; 3 – *Gymnotoceras blakei*; 4 – *Gymnotoceras olenekense*; 5, 6 – подсемейство Arctogymnitinae: 5 – *Arctogymnites sonini*; 6 – *Arctogymnites spektorii*; 7–11 – подсемейство Frechitinae subfam. nov.: 7 – род *Frechitoides*; 8 – род *Frechites*; 9 – род *Parafrechites*; 10 – род *Pleurofrechites*; 11 – род *Tuchodiceras*. Сокращения: С.-В. А. – северо-восток Азии; Н. – Невада; Б.К. – Британская Колумбия. Распространение таксонов: а – эндемики северо-востока Азии; б – бореальные формы; в – космополитные формы; з – формы, распространенные в Бореальной области и в экотонных разрезах Северной Америки; д – формы, распространенные в экотонных разрезах Северной Америки.

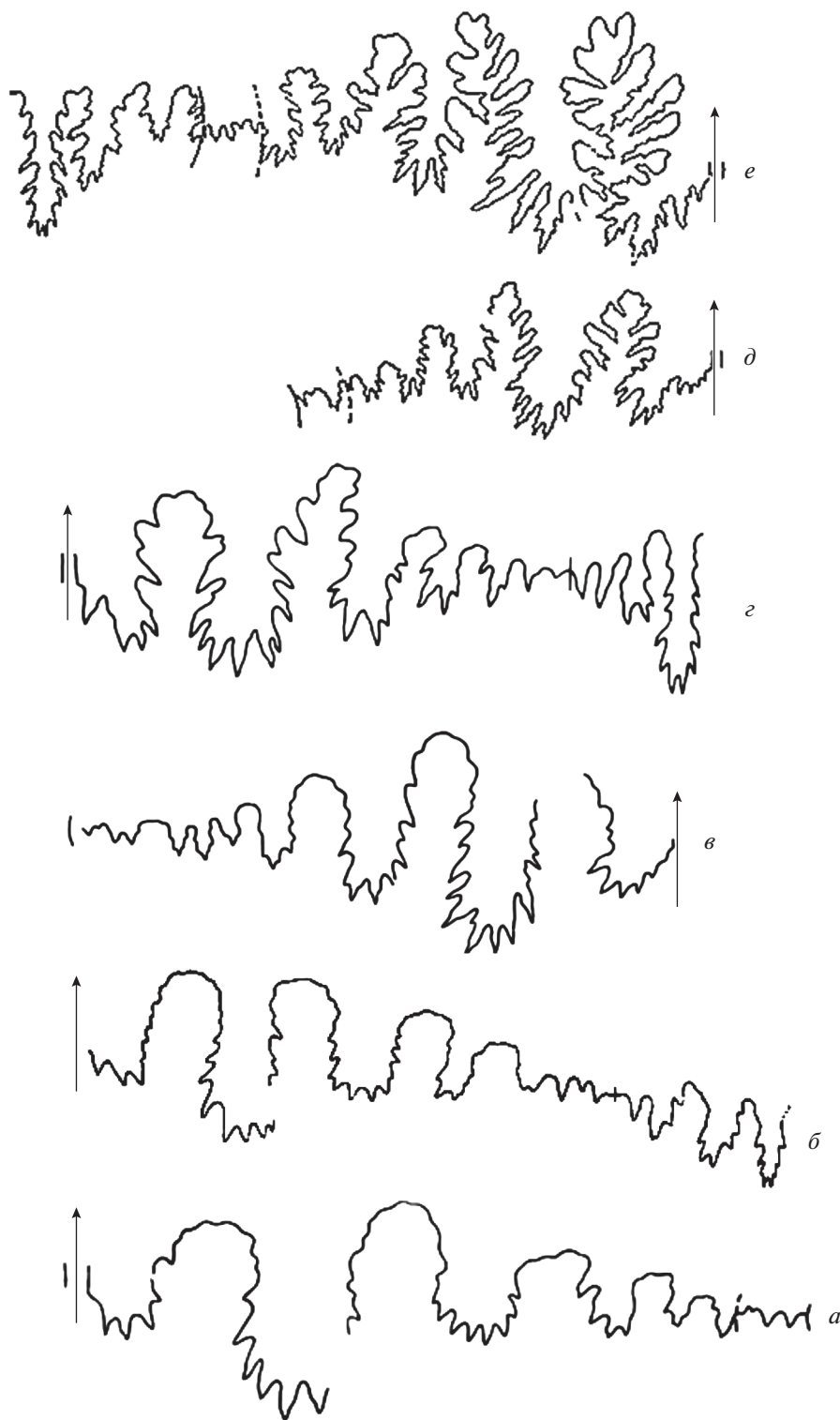


Рис. 2. Лопастные линии *Gymnotoceras rotelliforme*, *G. blakei* и некоторых *Arctogymnites*: *a, б* – *Gymnotoceras rotelliforme*: *a* – экз. ЦСГМ № 81/811, при $V = 14$ мм; нижнее течение р. Лены, о-в Таас-Ары; верхний анизий, зона *rotelliforme*; *б* – экз. ЦСГМ № 118/811, при $Ш = 12.4$ мм, $V = 19.1$ мм; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, пос. Ыстаннах-Хочо; возраст тот же; *в* – *G. blakei*, экз. ЦСГМ № 63/811, при $Ш = 15$ мм, $V = 30.5$ мм; местонахождение то же; верхний анизий, зона *rotelliforme*, подзона *olenekense*; *г, д* – *Arctogymnites sonini*: *г* – экз. ЦСГМ № 203/811, при $Ш = 9.8$ мм, $V = 16$ мм (5 оборотов); местонахождение то же; верхний анизий, зона *nevadanus*, подзона *dzezinense*; *д* – экз. ЦСГМ № 202/811, при $Ш = 14.3$ мм, $V = 26.5$ мм; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, мыс Улахан-Крест; верхний анизий, зона *nevadanus*, подзона *dzezinense*; *е* – *A. spektori*, экз. ЦСГМ № 214/811, при $Ш = 18$ мм, $V = 40$ мм; нижнее течение р. Лены, мыс Чекуровский; нижний ладин, зона *oleshkoii*.

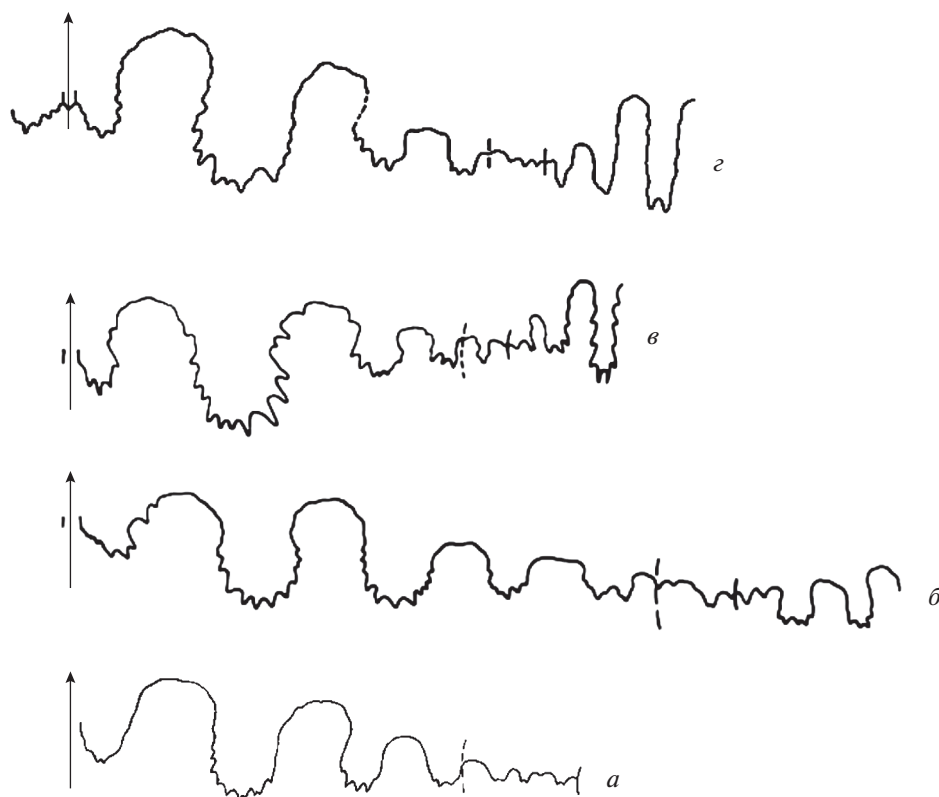


Рис. 3. Лопастные линии *Gymnotoceras olenekense* и некоторых *Frechitinae* subfam. nov.: *а* – *Gymnotoceras olenekense*, голотип ЦСГМ № 1/774, при Ш = 11.3 мм, В = 9.4 мм; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, мыс Улахан-Крест; верхний анизий, зона rotelliforme, подзона olenekense; *б* – *Frechitoides carinatus*, экз. ЦСГМ № 28/805, при Ш = 15.1 мм, В = 22 мм; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, руч. Стан-Хая-Юрэгэ; верхний анизий, зона nevadanus, подзона dzeginense; *в* – *Frechites nevadanus*, экз. ЦСГМ № 151/811, при Ш = 14.3 мм, В = 13.4 мм; Северный Хараулах, бассейн р. Кенгдей, руч. Артист-Агатын-Юрэгэ; верхний анизий, зона nevadanus; *г* – *Parafrechites sublaqueatus*, экз. ЦСГМ № 22/811, при Ш = 10.4 мм, В = 15.9 мм (5.5 оборотов); местонахождение то же; верхний анизий, зона nevadanus, подзона sublaqueatus.

вздутые вентральные концы ребер, трапециевидное сечение оборота и отчетливый вентральный киль (табл. VI, фиг. 3, 4), произошли первые *Frechites* (табл. VI, фиг. 5), доминировавшие в комплексе аммоноидей подзоны nevadanus зоны nevadanus севера Сибири. Встречающийся в вышележащих отложениях северо-востока Азии и Невады род *Parafrechites* по морфологическим и хорологическим данным можно связать только с родом *Frechites* (Константинов, 1991а, с. 45): “Морфология внутренних оборотов *Frechites* с частыми сигмоидальными ребрами и вентральным килем наблюдается у *Parafrechites* на всех стадиях морфогенеза” (табл. VI, фиг. 8). В то же время, стадии скульптуры с двумя рядами бугорков, характерной для взрослых *Frechites*, у *Parafrechites* нет, но у некоторых видов, например, у *P. meeki* (табл. VI, фиг. 6), *P. sublaqueatus* (Bytschkov) (табл. VI, фиг. 7) в конце фрагмокона наблюдаются вздутия ребер на умбиликальном и вентральном крае, которые только у крайних форм *P. meeki* могут иметь вид бугорков. Лопаст-

ные линии *Frechites* и *Parafrechites* практически неотличимы (рис. 3, в, г).

Основным звеном эволюции в линии *Gymnotoceras rotelliforme* → *G. olenekense* → *Frechitoides* → *Frechites* → *Parafrechites* было сохранение на поздних стадиях морфогенеза потомков признаков ранних стадий развития предков и некоторое упрощение лопастной линии, заключавшееся в сокращении числа индивидуальных лопастей во внешней части оборота и в более позднем заложении в онтогенезе лопастей I¹ и I² (табл. 2).

В настоящее время приведенная выше схема филогенетических связей бореальных позднеанизийских бейрихитид, предложенная ранее (Константинов, 1991а), может быть дополнена с учетом данных по самым молодым бейрихитидам Британской Колумбии и Невады. Тозер (Tozer, 1994) описал из верхов верхнего анизия и нижней части ладина этого региона два рода бейрихитид – *Pleurofrechites* и *Tuchodiceras*. *Pleurofrechites*, известный в зоне *Frechites chischa* и зоне *Eoprottrichyceras matutinum* Британской Колумбии, а также в

Таблица 1. Возрастная изменчивость скульптуры у некоторых позднеанизийских Beyrichitidae севера Сибири

Вид	1-ая стадия	2-ая стадия	3-я стадия	4-ая стадия	5-ая стадия
Anagymnoceras helle (McLearn)	1–3.5	3.5–5 (р.)	5–5.5	более 5.5	?
Gymnoceras inflatum Konstantinov	1–2.5	2.5–3 (р.)	4–5	5–6.5 (п.)	более 6.5
G. rotelliforme Meek	1	2–3 (р.)	4-ый	5-ый и 6-ой об. (п.)	более 6 (на ж.к.)
G. blakei (Gabb)	1–2	3–3.75 (р.)	3.75–4 (п.)	5-ый и 6-ой об. (п.)	при различном Д
Arctogymnites sonini Popov	1–1.5	1.5–2 (р.)	3–4.5 (п.)	–	5–7
Frechitoides migayi (Kiparisova)	1–2	3–4 (с.)	Сглаживание ребер: 5–5.25	5.25–7	ж.к.
F. olenekensis Konstantinov	1–2	3–4 (с.)	Сглаживание ребер: 5-ый об.	6–7	ж.к.
F. carinatus Konstantinov	1–2	3 (с.)	–	4–5	конец ж.к.
Frechites nevadanus (Mojsisovics)	1.5–2	3–4 (п. с.)	5-ый об.	конец 5-го–7	–
Parafrechites meeki (Mojsisovics)	1–3	3–3.5 (с.)	5–5.75	конец 6-го об.	более 6 (на ж.к.)
P. sublaqueatus (Bytschkov)	1–3	3–3.5 (с.)	5–5.75	конец 6-го об.	более 6 (на ж.к.)

Примечания: Стадии: 1-я стадия – раковина гладкая; 2-я стадия – простые радиальные ребра: прямые редко расставленные (р.) или частые сигмоидально изогнутые (с.); 3-я стадия – чередование основных ребер, вздутых около умбиликального края и более коротких дополнительных; 4-я стадия – чередование ребер, раздваивающихся от приумбиликальных вздутий и коротких дополнительных; 5-я стадия – простые ребра или сглаживание раковины. Цифрами обозначены номера оборотов. Сокращения: об. – оборот; ж.к. – жилая камера; Д – диаметр раковины; п. – параболическая скульптура (бугорки); – стадия отсутствует; ? – нет данных.

Таблица 2. Возникновение элементов лопастной линии в онтогенезе некоторых позднеанизийских Beyrichitidae севера Сибири (по: Константинов, 1991a, с дополнениями)

Вид	(V ₁ V ₁)LID	Образование U ¹	Деление I на I ₁ и I ₂ ; D двузубчатая	Образование I ¹	Образование I ²	Возникновение зубцов на седле I ² /I ¹
Gymnoceras blakei (Gabb)	1.5 об.	1.75 об.	конец 2-го об.	начало 4-го об.	3.5 об.	конец 4-го–5-ый об.
Arctogymnites sonini Popov	конец 1-го–начало 2-го	1.5 об.	начало 3-го об.	начало 4-го об.	3.5 об.	более 3.5 об.
A. spektori Archipov	конец 1-го–начало 2-го	1.5 об.	начало 3-го об.	2.75–3 об.	3.5 об.	более 3.5 об.
Frechitoides migayi (Kiparisova)	?	?	начало 3-го об.	?	?	?
Frechites nevadanus (Mojsisovics)	?	?	2.5 об.	3.5 об.	4.25 об.	конец 5-го об.
Parafrechites sublaqueatus (Bytschkov)	1.5 об.	1.75 об.	На 3-ем об.	3.5 об.	начало 5-го об.	далее с ростом

Примечания: цифрами обозначены номера оборотов; об. – оборот; ? – нет данных.

зоне *Eoprottrchyceras subasperum* Невады, по характеру ребристости, наличию вентрального киля на внутренних оборотах, сглаживанию ребер на жилой камере и субаммонитовой лопастной линии со слабо гофрированным седлом V/L очень близок к роду *Parafrechites* и отличается от него уплощенной вентральной стороной и субтрапециевидным поперечным сечением оборотов, вытянутым в высоту. Тозер (Tozer, 1994, с. 122) считает вероятным связующим звеном между типичными *Frechites* и типичными *Pleurofrechites* вид *Frechites occidentalis* (Smith, 1914) из верхнего анизия Невады, однако отсутствие у рода *Pleurofrechites* вздутый и бугорков на ребрах позволяет нам предположить, что предковым видом для *Pleurofrechites* мог послужить род *Parafrechites*, в частности, вид *P. dunni* (Smith, 1914), для которого характерны уплощенная вентральная сторона и раннее исчезновение ребер в онтогенезе (Silberling, Nichols, 1982). Род *Tuchodicerias* из вышележащих отложений зоны *Tuchodicerias roseidon* Британской Колумбии отличается от *Pleurofrechites* не только отсутствием вентрального киля на всех стадиях роста, что было отмечено Тозером (Tozer, 1994), но и, как я считаю, более ранним сглаживанием ребер в онтогенезе. Лопастные линии этих родов (Tozer, 1967, рис. 23; 1994, рис. 49а, 50с) по форме и числу лопастей и седел на внешней стороне оборота сходны с таковой рода *Parafrechites*, но отличаются тем, что у них гофрирована только вершина седла V/L. Последнее обстоятельство хорошо укладывается в общую тенденцию упрощения лопастной линии, выявленную в ряду предшествующих предковых форм (рис. 3). Эти роды, несомненно, находятся в тесных генетических взаимоотношениях между собой, что следует из морфологических и хронологических данных, и происходят от рода *Parafrechites*, являясь конечными членами филогении *Frechitoides* → *Frechites* → *Parafrechites* → *Pleurofrechites* → *Tuchodicerias*.

Зарождение этой филогении произошло в бо-реальных палеобассейнах севера Средней Сибири, что подтверждается как ареалом предкового вида *G. olenekense*, так и максимальным в этом регионе видовым разнообразием последующего рода *Frechitoides*. Кроме севера Средней Сибири, где известно три вида этого рода (Константинов, 1987), *Frechitoides* установлен также в верхнем анизии о-ва Зап. Шпицберген и Британской Колумбии и представлен видами *F. migayi* (Kipariso-va, 1968) (Корчинская, 1997) и *F. liardensis*, соответственно. Роды *Frechites* и *Parafrechites* из более молодых верхнеанизийских отложений были распространены не только по всей Бореальной области (Tozer, 1967, 1994; Корчинская, 1982, 1997, 2007; Константинов, 1991б; Ji, Bucher, 2018), но также и в зоне палеобиогеографического экотона в Неваде (Silberling, Nichols, 1982). Ареал рода

Pleurofrechites существенно сократился и охватывает палеоакватории Невады и Британской Колумбии (Tozer, 1994), в то время как конечный член филогении – род *Tuchodicerias* – установлен только в разрезах Британской Колумбии (Tozer, 1994).

Таким образом, роды *Frechitoides*, *Frechites*, *Parafrechites*, *Pleurofrechites* и *Tuchodicerias* представляют собой, несомненно, гомогенную группировку родственных форм, существовавшую во второй половине позднего анизия и в начале ладина преимущественно в палеобассейнах Бореальной области. Аммоноидеи этой группы объединяет общность морфогенеза формы раковины, скульптуры (табл. 1) и лопастной линии (табл. 2). Такая четкая морфологическая и биогеографическая обособленность этих аммоноидей позволяет выделить их в самостоятельное подсемейство *Frechitinae* subfam. nov. в составе семейства *Beurichitidae* Spath, 1934. Ниже приведено его описание.

О Т Р Я Д CERATITIDA

ПОДОТРЯД CERATITINA

НАДСЕМЕЙСТВО CERATITACEAE MOJSISOVICS, 1879

СЕМЕЙСТВО BEURICHTIDAE SPATH, 1934

ПОДСЕМЕЙСТВО FRECHITINAE KONSTANTINOV, SUBFAM. NOV.

Д и а г н о з. Раковины средних размеров, дисконовые или платиконовые уплощенные и средней толщины, умеренно инволютные, с сильно объемлющими оборотами. Поперечное сечение оборота на поздних стадиях роста округленно-прямоугольное или округленно-трапециевидное, вытянутое в высоту. Вентральная сторона полого выпуклая или уплощенная, на внутренних оборотах с морфологически обособленным средним вентральным килем, сглаживающимся с ростом. На боковых сторонах чередование сигмоидально изогнутых ребер, основных и более коротких дополнительных, берущих начало от середины боковых сторон. Иногда на поздних стадиях роста ребра отходят по два или по три от продолговатых приумбиликальных бугорков или вздутый основных ребер. Лопастная линия субаммонитовая с зазубренными основаниями лопастей и гофрированными стенками и вершинами седел, ее генетическая формула $(V_1V_1)LU^1I_2:I^1I_1(D_1D_1)$.

Р о д о в о й с о с т а в. Пять родов: *Frechitoides* из верхнего анизия, зоны *nevadanus*, подзоны *dze-ginense* севера Средней Сибири; зоны *deleeni* Британской Колумбии, зоны *laqueatus* о-ва Зап. Шпицберген; *Frechites* из верхнего анизия, зон *meeki* и *occidentalis* Невады; зоны *chischa* Британской Колумбии и Арктической Канады; зоны *nevadanus* севера Средней Сибири и северо-востока России;

зоны laqueatus Свальбарда; слоев с Frechites nevadanus Земли Франца-Иосифа; Parafrechites из верхнего анизия, зоны meeki Невады и Британской Колумбии; зоны nevadanus, подзон nevadanus и sublaqueatus севера Средней Сибири и северо-востока России; зоны laqueatus Свальбарда; Pleurorechites из верхнего анизия, зоны chischa Британской Колумбии; нижнего ладина, зоны subasperum Невады, зоны matutinum Британской Колумбии и Альберты; Tuchodiceras из нижней части верхнего ладина, зоны poseidon Британской Колумбии.

С р а в н е н и е. От Arctogymnitinae новое подсемейство отличается платиконовой или дискоковой раковиной меньших размеров, формой поперечного сечения оборотов с полого выпуклой или уплощенной вентральной стороной, наличием морфологически обособленного срединного вентрального киля и образованием двойных или тройных пучков ребер, отходящих от приумбиликальных вздутий или бугорков. Кроме того, выделяемое подсемейство отличается субаммонитовой лопастной линией с извилистыми, а не зубренными стенками и вершинами седел, меньшим числом индивидуализированных лопастей.

От Beyrichitinae с инволютной дискоковой раковиной и узкой выпуклой или уплощенной вентральной стороной (роды Nicomedites, Kocaelia, Beyrichites, Gangadharites, Philippites, Schreyerites, Gymnotoceras) новое подсемейство отличается меньшим числом индивидуализированных лопастей, отсутствием вторичных зубцов, рассекающих первичные зубцы в основаниях лопастей, формой поперечного сечения оборотов, наличием морфологически обособленного срединного вентрального киля, вздутий и бугорков на ребрах.

От Beyrichitinae с умеренно инволютной и эволютной раковиной с широкой пологовыпуклой или уплощенной боковой стороной, с бугорками или вздутиями на ребрах (роды Pseudohollandites, Hollandites, Anagymnotoceras, Favreticeras, Guexites, Nicholites, Billingsites, Chiratites) фрехитины отличаются наличием срединного вентрального киля.

* * *

Работа выполнена при поддержке ФНИ № 0331-2019-0004.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аркадьев В.В. Стратиграфия и аммоноидеи среднего триаса северного Верхоянья: Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. Л., 1982. 26 с.
- Аркадьев В.В., Вавилов М.Н. Внутреннее строение и онтогенез позднеанизийских Beyrichitidae (Ammonoidea) Средней Сибири // Палеонтол. журн. 1984. № 4. С. 63–72.

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.

Вавилов М.Н. Филогения среднетриасовых аммоноидей и биостратиграфическая схема среднего триаса Бореальной области // Методические аспекты стратиграфических исследований в нефтегазоносных бассейнах. Л.: ВНИГРИ, 1989. С. 112–122.

Вавилов М.Н. Стратиграфия и аммоноидеи среднетриасовых отложений Северо-Восточной Азии. М.: Недра, 1992. 234 с.

Дагис А.С., Архипов Ю.В., Бычков Ю.М. Стратиграфия триасовой системы Северо-Востока Азии. М.: Наука, 1979. 244 с.

Дагис А.С., Дагис А.А., Ермакова С.П. и др. Триасовая фауна Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука, 1996. 232 с.

Дагис А.С., Константинов А.Г. Инфразональная схема верхнего анизия севера Сибири // Биостратиграфия мезозоя Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1986. С. 48–57.

Захаров Ю.Д. Раннетриасовые аммоноидеи Востока СССР. М.: Наука, 1978. 224 с.

Кипарисова Л.Д. Палеонтологическое обоснование стратиграфии триасовых отложений Приморского края. Ч. I. Головоногие моллюски // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. 1961. Т. 48. С. 1–278.

Константинов А.Г. Новый род среднетриасовых аммоноидей севера Средней Сибири // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987. С. 70–81.

Константинов А.Г. Первые находки рода Anagymnotoceras (Ammonoidea) в триасовых отложениях Северо-Востока Азии // Триас Сибири. Новосибирск: Наука, 1990. С. 67–73.

Константинов А.Г. Филогенетические связи бореальных позднеанизийских Beyrichitidae // Биостратиграфия и палеонтология триаса Сибири. Новосибирск: Изд-во ОИГГиМ СО РАН, 1991а. С. 40–49.

Константинов А.Г. Биостратиграфия и аммоноидеи верхнего анизия севера Сибири. Новосибирск: Наука, 1991б. 160 с.

Корчинская М.В. Объяснительная записка к стратиграфической схеме мезозоя (триас) Свальбарда. Л.: ПГО “Севморгеология”, 1982. 99 с.

Корчинская М.В. Некоторые виды двустворок и аммоноидей из триасовых отложений Свальбарда // Стратиграфия и палеонтология Российской Арктики. СПб.: ВНИИОкеангеология, 1997. С. 93–107.

Корчинская М.В. Новые находки триасовых аммоноидей на архипелаге Земля Франца-Иосифа (острова Гофмана, Земля Александры, Солсбери) // Матер. по фанерозою полярных областей и центральной части Срединно-Атлантического хребта. Фауна, флора и биостратиграфия. СПб.: ВНИИОкеангеология, 2007. С. 67–88 (Тр. НИИГА–ВНИИОкеангеология. Т. 211).

Попов Ю.Н. Триасовые аммоноидеи Северо-Востока СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1961. 179 с.

Попов Ю.Н., Кипарисова Л.Д., Робинсон В.Н. Надсемейство Ceratitaceae // Основы палеонтологии. Моллюски – головоногие. II. Аммоноидеи (цератиты и аммониты). Внутреннераквинные. Приложение: кониконхии. М.:

- Гос. научн.-техн. изд-во лит-ры по геол. и охране недр, 1958. С. 33–39.
- Шевырев А.А.* Триасовые аммоноидеи Юга СССР. М.: Наука, 1968. 272 с.
- Шевырев А.А.* Триасовые аммоноидеи. М.: Наука, 1986. 184 с.
- Шевырев А.А.* Аммоноидеи и хроностратиграфия триаса. М.: Наука, 1990. 179 с.
- Шевырев А.А.* Триасовые аммониты Северо-Западного Кавказа. М.: Наука, 1995. 174 с.
- Arkadiev V.V., Vavilov M.N.* Anisian-Ladinian boundary in Boreal region based on Ammonoidea // *Palaeontogr. Abt. A.* 1989. Bd 207. Lfg. 1–3. P. 49–78.
- Arkell W.J., Kummel B., Wright C.W.* Mesozoic ammonoidea // *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. L: Mollusca 4.* N.Y., Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1957. P. 80–437.
- Assereto R.* Notes on the Anisian biostratigraphy of the Gebze area (Kocaeli peninsula, Turkey) // *Z. Dtsch. geol. Ges.* 1972. Bd 123. H. 2. S. 435–444.
- Assereto R.* Aegean and Bithynian: Proposal for two new Anisian substages // *Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias.* Wien, N.Y.: Springer, 1974. S. 23–39 (Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss. Bd 2).
- Balini M., Lucas S.G., Jenks J.F., Spielmann J.A.* Triassic ammonoid biostratigraphy: an overview // *Geol. Soc. London Spec. Publ.* 2010. V. 334. P. 221–262.
- Balini M., Marchesi R.* Taxonomic revision, stratigraphic significance and phylogeny of the Bithynian ammonoid genus *Kocaelia* Fantini Sestini, 1990 (Anisian, Middle Triassic) // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 2018. Bd 289. H. 1. S. 43–75.
- Bucher H.* A new Middle Anisian (Middle Triassic) ammonoid zone from northwestern Nevada (USA) // *Ecl. Geol. Helv.* 1988. V. 81. № 3. P. 723–762.
- Bucher H.* Ammonoids of the Shoshonensis Zone (Middle Anisian, Middle Triassic) from northwestern Nevada (USA) // *Jb. Geol. B.-A.* 1992a. Bd 135. H. 2. S. 425–465.
- Bucher H.* Ammonoids of the Hyatti Zone and the Anisian transgression in the Triassic Star Peak Group, northwestern Nevada, USA // *Palaeontogr. Abt. A.* 1992b. Bd 223. Lfg. 4–6. P. 137–166.
- Fantini Sestini N.* *Kocaelia* gen. n. (family Beyrichitidae) from Middle Anisian // *Riv. Ital. Paleontol. Stratigr.* 1990. V. 95. № 4. P. 343–350.
- Jenks J.F., Monnet C., Balini M. et al.* Biostratigraphy of Triassic Ammonoids // *Ammonoid Paleobiology: From macroevolution to paleogeography* / Eds. Klug C., Korn D., De Beats K. et al. Dordrecht: Springer, 2015. P. 329–388 (Topics in Geobiology. V. 44).
- Ji C., Bucher H.* Anisian (Middle Triassic) ammonoids from British Columbia (Canada): biochronological and paleobiogeographical implications // *Pap. Palaeontol.* 2018. V. 4. Pt. 4. P. 623–642.
- Krystyn L., Tatzreiter F.* Middle Triassic Ammonoids from Aghdarband (NE-Iran) and their paleobiogeographical significance // *Abh. Geol. B.-A. Wien.* 1991. Bd 38. S. 139–163.
- Kummel B.* A classification of the Triassic ammonoids // *J. Paleontol.* 1952. V. 26. № 5. P. 847–853.
- McLearn F.H.* Additional new Middle Triassic species from northeastern British Columbia. Supplement to Appendix II // *Geol. Surv. Canada.* 1946. Pap. 46–1. P. 3–4.
- McLearn F.H.* A Middle Triassic (Anisian) fauna in Halfway, Sikanni Chief and Tetsa Valleys, northeastern British Columbia // *Geol. Surv. Canada.* 1948. Pap. 46–1 (2nd ed.). 20 p. (Supplement 3 p., 11 pl.).
- McLearn F.H.* Anagymnotoceras: a new Middle Triassic (Anisian) ammonoid genus from northeastern British Columbia // *Geol. Surv. Canada.* 1966. Pap. 66–56. P. 1–3.
- McLearn F.H.* Middle Triassic (Anisian) ammonoids from northeastern British Columbia and Ellesmere Island // *Bull. Geol. Surv. Canada.* 1969. № 170. P. 1–90.
- Monnet C., Bucher H.* New Middle and Late Anisian (Middle Triassic) ammonoid faunas from northwestern Nevada (USA): taxonomy and biochronology // *Foss. Strat.* 2005. № 52. P. 1–121.
- Rieber H.* Cephalopoden aus der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz) // *Schweiz. Palaeontol. Abh.* 1973. Bd 93. S. 1–96.
- Silberling N.J.* Stratigraphic distribution of Middle Triassic ammonites at Fossil Hill, Humboldt Range, Nevada // *J. Paleontol.* 1962. V. 36. № 1. P. 153–160.
- Silberling N.J., Nichols K.M.* Middle Triassic molluscan fossils of biostratigraphic significance from the Humboldt Range, northwestern Nevada // *USA Geol. Surv. Prof. Pap.* 1982. № 1207. P. 1–77.
- Silberling N.J., Tozer E.T.* Biostratigraphic classification of the marine Triassic in North America // *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.* 1968. № 110. P. 1–63.
- 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. № 126. P. 27–50.
- Spath L.F.* The Ammonoidea of the Trias // *Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History).* Pt 4. L.: Oxford Univ. Press, 1934. 521 p.
- Tatzreiter F., Balini M.* The new genus *Schreyerites* and its type species *Ceratites abichi* Mojsisovics, 1882 (Ammonoidea, Anisian, Middle Triassic) // *Atti Tic. Sci. Terra.* 1993. V. 36. P. 1–10.
- Toula F.* Eine Muschelkalkfauna am Golfe von Ismid in Kleinasien // *Beitr. Paläontol. Geol. Österr.-Ungarns Orient.* 1896. Bd 10. H. 4. S. 153–191.
- Tozer E.T.* A standard for Triassic time // *Bull. Geol. Surv. Canada.* 1967. № 156. P. 1–103.
- Tozer E.T.* Triassic time and ammonoids: Problems and proposals // *Can. J. Earth Sci.* 1971. V. 8. № 8. P. 989–1031.
- Tozer E.T.* Triassic Ammonoidea: Classification, evolution and relationship with Permian and Jurassic forms // *The Ammonoidea.* L., N.Y.: Acad. Press, 1981. P. 65–100 (Syst. Assoc. Spec. V. № 18).
- Tozer E.T.* Canadian Triassic Ammonoid Faunas // *Bull. Geol. Surv. Canada.* 1994. № 467. P. 1–663.

Объяснение к таблице V

Во всех случаях: а – раковина сбоку, б – с устья, в – с вентральной стороны; размеры натуральные. Коллекция изображенных аммоноидей хранится в Монографическом отделе Центрального Сибирского геологического музея (ЦСГМ) в Ин-те геологии и минералогии СО РАН (г. Новосибирск) под № 774 и № 811. Схема местонахождений аммоноидей приведена в работе А.Г. Константинова (1991б).

Фиг. 1. *Gymnotoceras rotelliforme* Meek, экз. ЦСГМ № 103/811; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, пос. Ыстаннах-Хочо; верхний анизий, зона rotelliforme.

Фиг. 2–4. *Gymnotoceras blakei* (Gabb): 2 – экз. ЦСГМ № 65/811; дельта р. Лены, Оленекская протока, руч. Таас-Крест; 3 – экз. ЦСГМ № 66/811; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, мыс Улахан-Крест; 4 – экз. ЦСГМ № 59/811; местонахождение то же; все – верхний анизий, зона rotelliforme, подзона olenekense.

Фиг. 5, 6. *Gymnotoceras olenekense* Dagys et Konstantinov: 5 – голотип ЦСГМ № 1/774; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, мыс Улахан-Крест; 6 – экз. ЦСГМ № 119/811; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, руч. Стан-Хая-Юрэгэ; оба – верхний анизий, зона rotelliforme, подзона olenekense.

Фиг. 7, 8. *Arctogymnites sonini* Popow: 7 – экз. ЦСГМ № 198/811; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, пос. Ыстаннах-Хочо; 8 – экз. ЦСГМ № 199/811; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, мыс Улахан-Крест; оба – верхний анизий, зона nevadanus, подзона dzeginense.

Объяснение к таблице VI

Во всех случаях: а – раковина сбоку, б – с устья, в – с вентральной стороны; размеры натуральные. Коллекция изображенных аммоноидей хранится в Монографическом отделе Центрального Сибирского геологического музея (ЦСГМ) в Ин-те геологии и минералогии СО РАН (г. Новосибирск) под № 805 и № 811.

Фиг. 1. *Arctogymnites spektori* Archipov, экз. ЦСГМ № 214/811; нижнее течение р. Лены, мыс Чекуровский; нижний ладин, зона oleshkoi.

Фиг. 2. *Arctogymnites sonini* Popow, экз. ЦСГМ № 199/811; местонахождение и возраст см. табл. V, фиг. 8.

Фиг. 3, 4. *Frechitoides olenekensis* Konstantinov: 3 – экз. ЦСГМ № 22/805; 4 – голотип ЦСГМ № 20/805; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, мыс Улахан-Крест; верхний анизий, зона nevadanus, подзона dzeginense.

Фиг. 5. *Frechites chischeformis* Konstantinov, голотип № 162/811; Северный Хараулах, бассейн р. Кенгдей, руч. Артист-Агатын-Юрэгэ; верхний анизий, зона nevadanus, подзона dzeginense.

Фиг. 6. *Parafrechites meeki* (Mojsisovics), экз. ЦСГМ № 37/811; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, пос. Ыстаннах-Хочо; верхний анизий, зона nevadanus, подзона sublaqueatus.

Фиг. 7. *Parafrechites sublaqueatus* (Bytschkov), экз. ЦСГМ № 12/811; Северный Хараулах, бассейн р. Кенгдей, руч. Артист-Агатын-Юрэгэ; верхний анизий, зона nevadanus, подзона sublaqueatus.

Фиг. 8. *Parafrechites evolutus* Konstantinov, экз. ЦСГМ № 51/811; местонахождение и возраст те же.

To the System and Phylogeny of the Beyrichitidae (Ammonoidea, Middle Triassic)**A. G. Konstantinov***Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia*

The history of establishment of the family Beyrichitidae (Ammonoidea) and the views of various authors on its system are considered. Morphological characteristics of beyrichitids, their composition and distribution are given, the family status of this group of Middle Triassic ammonoids is substantiated. The analysis of the phylogenetic relationships of ammonoids of the family Beyrichitidae is carried out, two lineages in the evolution of the Boreal Late Anisian beyrichitids, isolated on the basis of the study of the morphogenesis of the main shell structures and the analysis of chrono- and chorological data, are considered. A new subfamily Frechitinae subfam nov. was identified in the Beyrichitidae.

Keywords: system, phylogeny, Beyrichitidae, Ammonoidea, Middle Triassic

