

УДК 564.53 : 551.761.2(73)

© 1993 г. АРКАДЬЕВ В. В., БУХЕР Х., ВАВИЛОВ М. Н.

СТРОЕНИЕ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ СРЕДНЕАНИЗИЙСКОГО РОДА NEVADISCUITES (AMMONOIDEA) ИЗ НЕВАДЫ (США)

Изучено внутреннее строение и онтогенетическое развитие лопастной линии рода *Nevadisculites* из среднего анизия Невады. Освещены особенности строения протоконха, цекума, септальных трубок и сифона. На основе проведенных исследований род *Nevadisculites* отнесен к семейству *Proarcestidae*.

Х. Бухер [5] в среднеанизийском подъярусе Северо-Западной Невады выделил новую зону *Nevadisculites taylori*, занимающую промежуточное положение между зонами *shoshonensis* и *hyatti*. Ее типовой областью является каньон Фаврет (горы Аугуста), где зоны *hyatti*, *taylori* и *shoshonensis* находятся в единой последовательности ниже слоев с фауной верхнего анизия. Зона *taylori* Невады, вероятно, соответствует нижней части зоны *Arctohungarites kharaulakhensis* Бореальной области.

Род *Nevadisculites*, впервые выделенный Бухером, объединяет два новых вида — *N. taylori* и *N. smithi*. На основании внешних признаков раковины и строения взрослой лопастной линии Бухер отнес этот род к семейству *Isculitidae*. По своим морфологическим особенностям (сильно вздутая гладкая раковина с замкнутым умбиликусом и медленно растущими оборотами) и рисунку лопастной линии род *Nevadisculites* близок к представителям арцестид.

Благодаря любезности Бухера В. В. Аркадьев получил возможность изучить онтогенетическое развитие лопастной линии и особенности внутреннего строения представителей *Nevadisculites*. Проведенные исследования были направлены на уточнение систематического положения нового рода. Онтогенез лопастной линии изучен у *N. smithi* (экз. № 3/309), а внутреннее строение — у *N. smithi* (экз. № 3/09) и *N. taylori* (экз. № 1/309).

Материал (полных 3 экз.) происходит из среднеанизийских отложений Северо-Западной Невады. Аркадьев искренне благодарит Бухера за предоставленную возможность изучения невадских аммоноидей. В целях сравнительного анализа в статье приведены данные о внутреннем строении рода *Proarcestes*, полученные М. Н. Вавиловым при изучении материала из верхнекарнийских отложений о. Котельного (*P. korchinskajae* Vavilov, зона *pentastichus*) и бассейна р. Колымы (*P. verchojanicus* Kiparisova, зона *yakutensis*).

Коллекция рода *Nevadisculites* хранится в музее Санкт-Петербургского горного института им. Г. В. Плеханова под № 309, рода *Proarcestes* с о. Котельный — в музее Нефтяного научно-исследовательского геологоразведочного института под № 841.

СЕМЕЙСТВО PROARCESTIDAE WIEDMANN, 1973

Род *Nevadisculites* Bucher, 1988

Типовой вид — *N. taylori* Bucher, 1988; анизийский ярус; Невада.

Онтогенетическое развитие лопастной линии *N. smithi* Bucher изучено по экз. № 3/309.

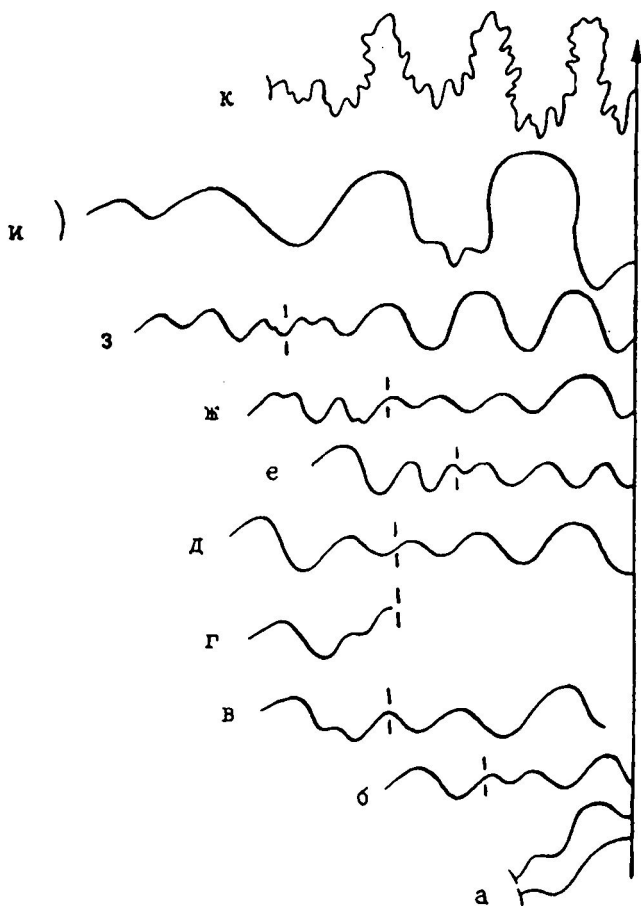


Рис. 1. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Nevadisculites smithi* Bucher; а—и — экз. № 3/309, к — экз. № USNM 427984; а — просутура и примасутура ($\times 60$), б — третья линия ($\times 60$), в—д — три последовательные линии при $V = 0,2$ мм и $Ш = 0,4$ мм (1—1,3 оборота, $\times 60$), е — 2,1 оборота ($\times 30$), ж — 3 оборота при $V = 0,25$ мм и $Ш = 0,8$ мм ($\times 30$), з — 3,3 оборота при $V = 1,1$ и $Ш = 0,45$ мм ($\times 30$), и — 4,5 оборота при $V = 2,3$ мм и $Ш = 3,4$ мм ($\times 30$), к — при $D = 9$ мм ($\times 4,5$); Невада, горы Аугуста; средний анизий, зона shoshonensis

Просутура с широким вентральным седлом и небольшой боковой лопастью (рис. 1, а). Во внешнем отрезке примасутуры отчетливо наблюдаются три лопасти — широкая и неглубокая вентральная, таких же размеров и формы боковая и маленькая умбиликальная. Последняя лежит на шве. На основании этого можно сделать вывод о пятилопастной примасутуре у рода *Nevadisculites* — VL:U:ID. В третьей линии лопасть U находится уже на внешней стороне оборота — VLU:ID (рис. 1, б).

В интервале 1—1,3 оборота при $V = 0,2$ мм и $Ш = 0,4$ мм наблюдались три последовательные линии (рис. 1, в—д). На этой стадии сначала происходит разделение внутренней боковой лопасти — I невысоким седлом на две самостоятельные ветви, затем одна из вновь образованных лопастей смещается в сторону и вверх и, наконец, обособляется полностью, отличаясь от второй лопасти только размерами. Основание вентральной лопасти уплощается. Формула линии — VLU: :I₁I₁D. При пропуске наблюдения начального момента деления лопасти I эту стадию можно ошибочно трактовать как образование лопасти U¹. На стадии 2,1 оборота (рис. 1, а) в вершине седла, лежащего на шве, появляется лопасть U¹. На стадии 3 оборотов (рис. 1, ж) при $V = 0,25$ мм и $Ш = 0,8$ мм лопасть U¹ смещается на внешнюю сторону раковины. Лопасть I₁, лежащая у шва, начинает

| Вид, № экз. | Размеры протоконха, мм | | Размеры цекума, мм | | Аммонителла | |
|---|------------------------|----------------|--------------------|----------------|---------------------|-----|
| | Д ¹ | Д ² | Ц ¹ | Ц ² | Д _а , мм | α° |
| <i>Nevadisculites smithi</i> Bucher, 3/309 | 0,36 | 0,36 | 0,09 | 0,09 | 0,7 | 310 |
| <i>N. taylori</i> Bucher, 1/309 | 0,38 | 0,40 | — | — | 1,0 | 320 |
| <i>Proarcestes korchinskajae</i> Vavilov, 4/841 | 0,52 | 0,47 | 0,10 | 0,08 | 0,9 | 340 |
| <i>P. korchinskajae</i> Vavilov, 5/841 | 0,48 | 0,45 | — | — | 0,87 | 340 |
| <i>P. korchinskajae</i> Vavilov, 6/841 | 0,50 | 0,45 | — | — | 0,85 | 340 |
| <i>P. verchojanicus</i> Kiparisova, 14/841 | 0,62 | 0,52 | 0,12 | 0,10 | 0,95 | 340 |

Примечание. Д¹ и Д² — диаметры протоконха, Ц¹ и Ц² — диаметры цекума, Д_а — диаметр аммонителлы, α — угол первичного пережима. Положение сифона: Ц — центральное, ПВ — привентральное, В — вентральное. Тип септальных трубок: Р — ретрохоанитовый, П — прохоанитовый.

Характеристика основных параметров

| Вид, № экз. | Параметр, мм | Обороты | | | | | | |
|--|----------------|---------|------|------|------|------|------|------|
| | | 0,5 | 1 | 1,5 | 2 | 2,5 | 3 | 3,5 |
| <i>Nevadisculites smithi</i> Bucher, 3/309 | Д | 0,62 | 0,82 | 1,07 | 1,35 | 1,71 | 2,19 | 2,69 |
| | В | 0,15 | 0,20 | 0,25 | 0,28 | 0,36 | 0,48 | 0,50 |
| | Т _с | 0,06 | 0,09 | 0,10 | 0,11 | 0,12 | 0,14 | 0,16 |
| <i>N. taylori</i> Bucher, 1/309 | Д | 0,75 | 1,03 | 1,38 | 1,75 | 2,15 | 2,68 | 3,33 |
| | В | 0,25 | 0,28 | 0,35 | 0,37 | 0,40 | 0,53 | 0,65 |
| | Т _с | 0,04 | 0,09 | ? | ? | 0,13 | ? | 0,20 |

Примечание. Д — диаметр раковины в медиальной плоскости, В — высота оборота в медиальной плоскости, Т_с — толщина сифона в медиальной плоскости. ЖК — жилая камера.

повторно делиться — она растягивается и разделяется невысоким срединным седлом на две части. В вершине седла I₁/D возникает лопасть I¹. Происходит деление вентральной лопасти. Основание дорсальной лопасти уплощается. Формула линии на этой стадии развития — (V₁V₁)LUU¹: (I_{1,2}I_{1,2})I₁I¹D. На стадии 3,3 оборота при В = 1,1 мм и Ш = 0,45 мм (интервал 32—33 септы) вблизи шва на внешней стороне оборота в вершине седла возникает лопасть U², происходит дальнейшее развитие лопасти I¹ — она углубляется и приобретает самостоятельный облик. Повторное деление ветви внутренней боковой лопасти I₁, по-видимому, происходит так же, как и первоначальное деление лопасти I: одна из вновь образованных лопастей смещается в сторону и вверх (рис. 1, з). Три главные лопасти на наружной стороне оборота на этой стадии одинаковой глубины и ширины. Главные седла узкие, округленные. Дорсальная лопасть, очевидно, двураздельная. Формула линии — (V₁V₁)LUU¹U²: (I_{1,2}I_{1,2})L₁I¹(D₁D₁).

Дальнейшее развитие лопастной линии проследить не удалось из-за плохой сохранности экземпляра. Зарисован лишь частично внешний отрезок линии на стадии 4,5 оборота при В = 2,3 мм и Ш = 3,4 мм (интервал 44—46 септы) (рис. 1, и). Он включает глубокую вентральную лопасть, разделенную срединным седлом, боковую лопасть, слабозубренную в основании, и две умбиликальные лопасти. Зарисовки взрослых лопастных линий (их внешних отрезков) рода *Nevadisculites* приведены в работе Бухера [5]. Лопастная линия *N. smithi* Bucher, зарисованная им при Д = 9 мм, субаммонитовая, с грубо рассеченными лопастями

строения родов *Nevadisculites* и *Proarcestes*

| Положение сифона, номер оборота | | | | | | Тип септальных трубок, номер оборота | | | | | |
|------------------------------------|------|---|---|---|---|---|-----|-----|---|---|---|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| Ц—ПВ | ПВ? | В | — | — | — | — | — | П | — | — | — |
| Ц—ПВ | ПВ—В | В | — | — | — | Р | Р | Р—П | — | — | — |
| Ц | ПВ | В | В | В | — | Р | П | — | — | — | П |
| Ц | ПВ | В | В | В | В | Р | П | П | П | П | П |
| — | ПВ | В | В | В | В | — | П | П | П | П | П |
| Ц—ПВ | ПВ—В | В | В | В | В | Р | Р—П | П | П | П | П |

Таблица 2

раковины видов рода *Nevadisculites*

| Обороты | | | | | | | | | | |
|---------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 4 | 4,5 | 5 | 5,5 | 6 | 6,5 | 7 | 7,5 | 8 | 8,5 | 9 |
| 3,25 | 3,95 | 4,83 | 5,93 | 7,26 | 8,76 | 10,6 | 12,8 | 15,1 | 17,9 | 21,6 |
| 0,56 | 0,70 | 0,88 | 1,10 | 1,33 | 1,50 | 1,87 | 2,15 | 2,35 | 2,75 | 3,75 |
| 0,20 | 0,25 | 0,27 | 0,40 | 0,45 | 0,50 | 0,60 | 0,68 | ? | ? | ЖК |
| 4,13 | 5,18 | 6,43 | 7,93 | 9,55 | 11,3 | 13,6 | 16,1 | 19,2 | 22,8 | — |
| 0,80 | 1,05 | 1,25 | 1,5 | 1,62 | 1,75 | 2,25 | 2,5 | 3,1 | 3,62 | — |
| 0,23 | 0,27 | 0,38 | 0,43 | 0,54 | ? | 0,75 | ? | 1,0 | ? | — |

и слабогофрированными седлами (рис. 1, κ). Во внешнем отрезке этой линии пять лопастей. Вероятно, ее формула — $(V_1V_2)LUU^1U^2$.

Аналогична и лопастная линия *N. taylori* Bucher, зарисованная при $D = 25$ мм. Ее внешний отрезок включает те же пять лопастей и отличается лишь большей степенью гофрировки. Очевидно, на стадии 3,5—4 оборота заканчивается образование новых элементов в лопастной линии *Nevadisculites* и дальнейшее ее развитие идет по пути усложнения имеющихся элементов.

Внутреннее строение раковины рода *Nevadisculites* изучено у двух видов — *N. taylori* (экз. № 1/309) и *N. smithi* (экз. № 3/309), пришлифованных в медиальной плоскости (табл. IV, фиг. 1—3, см. вклейку).

Взрослая раковина имеет 10—11 оборотов, из которых не менее 1,5 оборотов занимает жилая камера. Протоконх хорошо сохранился у обоих экземпляров. Он шаровидный, мелкий. Размеры протоконха у *N. taylori* — $D^1 = 0,38$ мм, $D^2 = 0,4$ мм, у *N. smithi* — $D^1 = D^2 = 0,36$ мм. Цекум округлый, мелкий, сохранился только у *N. smithi*; его размеры $\Pi^1 = \Pi^2 = 0,09$ мм. Первичный пережим хорошо выражен у обоих экземпляров, а у *N. smithi* отчетливо различим первичный (непионический) валик, длина которого составляет 0,10—0,12 мм. Угол первичного пережима 310° (экз. № 3/309) и 320° (экз. № 1/309). Обращает на себя внимание существенная разница в параметрах аммонителлы у изученных экземпляров: у *N. taylori* диаметр аммонителлы достигает 1 мм, а у *N. smithi* — 0,7 мм. Сифон у обоих видов на первом обороте занимает центральное положение, к концу

первого оборота становится привентральным, к концу второго — началу третьего оборотов занимает вентрально-краевое положение.

Септальные трубки на всех оборотах наблюдались у *N. taylori*. На первых двух оборотах они ретроанитовые, короткие. На стадии 2,25 оборота длина ретроанитовой септальной трубки составляет 0,1 мм. В середине третьего оборота ретроанитовые трубки сменяются амфианитовыми, а к концу третьего оборота последние сменяются проанитовыми. По мере роста раковины длина проанитовых трубок увеличивается. У *N. taylori* при 3,5 оборота она составляет 0,15 мм, при 4,5 оборота — 0,25 мм, при 7 оборотах — 0,6 мм. Проанитовые септальные трубки соединяются со стенкой сифона короткой передней и длинной задней мембранами. У *N. smithi* (экз. № 3/309) проанитовые трубки наблюдались начиная с конца третьего оборота. Их длина составляет при 3 оборотах 0,08 мм, при 4,5 оборота 0,21 мм, при 6,5 оборота 0,3 мм. В середине седьмого оборота у этого вида наблюдаются очень высокие соединительные мембраны на задних концах септальных трубок, высота которых достигает 0,37 мм.

Характеристика признаков внутреннего строения рода *Nevadisculites* приведена в табл. 1; а основные параметры раковины — в табл. 2.

М а т е р и а л. 3 полных экз. из среднего анизия гор Аугуста.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний анизий, зоны *taylori* и *shoshonensis* Невады.

* * *

Анализ онтогенетического развития лопастной линии рода *Nevadisculites* и его внутреннего строения в сравнении с близкими по морфологии представителями арцестид и кладисцитид позволяет сделать некоторые выводы, отражающие прежде всего взгляды русских соавторов.

1. Примасура рода *Nevadisculites* пятилопастная — VL : U : ID, причем умбиликальная лопасть располагается на шве, что свидетельствует, по-видимому, о раннем отделении *Nevadisculites* от предполагаемого предка. В настоящее время пятилопастная примасура среди триасовых аммоноидей установлена у следующих родов: карнийских *Proarcestes* [3, 6], позднекарнийских и норийских *Arcestes* [7], анизийских *Phyllocladiscites* [4], ладинских *Sphaerocladiscites* и позднеанизийских *Kolymites* [1]. Наличие пятилопастной примасуры у некоторых триасовых аммоноидей заставляет исключать их из отряда цератитов, обладающих четырехлопастной примасурой. В настоящее время триасовые аммоноидеи с пятилопастной примасурой объединяются в отряд *Arcestida* [3,1]. В этот же отряд мы включаем и род *Nevadisculites*.

2. Развитие лопастной линии рода *Nevadisculites* прослежено лишь до стадии 3,3 оборота, но, вероятнее всего, оно идет по пути первоначального деления внутренней боковой лопасти и последующего вычленения умбиликальных и дополнительных внутренних боковых лопастей со смещением первых на внешнюю, а последних на внутреннюю сторону оборота по типу VL : U : ID → VLU : ID → → VLU : I₁I₁D → (V₁V₁)LUU¹U² : (I_{1,2}I_{1,2})I₁I₁(D₁D₁).

Наиболее близким к роду *Nevadisculites* типом развития лопастной линии среди триасовых аммоноидей с пятилопастной примасурой обладает род *Proarcestes*, у которого развитие линии следует по пути образования на внешней стороне оборота умбиликальных лопастей, а на внутренней — дополнительных внутренних боковых лопастей [3]. Развитие линии *Proarcestes* отличается лишь кратковременным появлением адвентивной лопасти на ранних стадиях развития и более поздним, чем у *Nevadisculites*, делением внутренней боковой лопасти (конец второго — начало третьего оборота). По устному сообщению Аркадьева, повторно изучившего онтогенез лопастной линии *Proarcestes korchinskajae* Vavilov, развитие линии этого рода характеризуется появлением на ранней стадии (0,8—1 оборот) в вершине седла V/L адвентивной лопасти, которая исчезает на стадии

1,3—1,5 оборота. Этот признак, безусловно имеющий важное таксономическое значение, требует дальнейшей проверки и пока не позволяет уверенно говорить о подотрядных группировках аммоноидей внутри отряда Arcestida.

Внутреннее строение *Nevadisculites* и *Proarcestes* имеет общие черты. Для обоих родов характерно центральное положение сифона на первом обороте раковины, крупные размеры аммонителлы и угла первичного пережима (см. табл. 1, 2).

Сходные тип развития лопастной линии и признаки внутреннего строения *Proarcestes* и *Nevadisculites* позволяют Аркадьеву и Вавилову рассматривать род *Nevadisculites* в составе семейства *Proarcestidae* [3], а не в семействе *Isculitidae* [5].

Предками *Nevadisculites* и *Proarcestes*, по-видимому, являются птихитиды, лопастная линия которых развивалась по близкому типу, но без образования пятилопастной примасуры. Примером может служить развитие линии ладинских *Aristoptychites* [2]: VL:ID (примасура) → (V₁V₁)LU¹:ID (0,7 оборота) → → (V₁V₁)LU¹U²:ID (1,3 оборота) → (V₁V₁)LU¹U²:II'D (1,5 оборота) → → (V₁V₁)LU¹U²U³:II'D (2,5 оборота) → (V₁V₁)LU¹U²U³:II²D (3,5 оборота) → → (V₁V₁)LU¹U²(U₁³U₁³) (U⁴=S):(I₁I₁)I²I¹(D₁D₁) (седьмой-восьмой обороты).

Все перечисленное выше свидетельствует о несомненной филогенетической близости *Nevadisculites* и *Proarcestes*. К сожалению, до сих пор неизвестны особенности развития лопастной линии и внутреннего строения рода *Isculites*, основного представителя семейства *Isculitidae*, в состав которого Бухер [5] включил *Nevadisculites*. Если, как мы предполагаем, *Isculites* обладает близким типом развития лопастной линии, то семейство *Isculitidae* следует относить вместе с семейством *Proarcestidae* к подотряду *Proarcestina*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев С. Н., Репин Ю. С. Особенности морфогенеза некоторых триасовых борсальных аммоноидей // Ежегодн. ВПО. 1990. Т. 33. С. 106—121.
2. Вавилов М. Н. Филогения среднетриасовых аммоноидей и биостратиграфическая схема среднего триаса Борсальной области // Методические аспекты стратиграфических исследований в нефтегазоносных бассейнах. Л.: ВНИГРИ, 1989. С. 112—122.
3. Вавилов М. Н. Морфогенез позднетриасовых аммоноидей Северо-Восточной Азии и вопросы систематики арцестид // Триас Сибири // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. Новосибирск: Наука, 1990. Вып. 767. С. 53—67.
4. Захаров Ю. Д. Раннетриасовые аммоноидеи Востока СССР. М.: Наука, 1978. 224 с.
5. Bucher H. A new Middle Anisian (Middle Triassic) ammonoid zone from northwestern Nevada (USA) // *Eclogae geol. helv.* 1988. V. 81. № 3. P. 723—762.
6. Schindewolf O. H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten // *Abhandl. Akad. Wiss. und Lit. Math.-naturwiss. Kl.* 1968. № 3. S. 43—209.
7. Wiedmann J. Ammoniten-Nuklei aus Schlammproben der nordalpen Obertrias — ihre stammesgeschichtliche und stratigraphische Bedeutung // *Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud. Innsbruck.* 1973. B. 21. S. 561—662.

Горный институт, Санкт-Петербург
Геологическая служба Канады, Ванкувер
ВНИГРИ

Поступила в редакцию
15.IV.1992

Arkadiev V. V., Bucher H., Vavilov M. N.

STRUCTURE AND SYSTEMATIC POSITION OF THE MIDDLE ANISIAN GENUS *NEVADISCUITES* (AMMONOIDEA) FROM NEVADA (USA)

An internal shell structure and suture line ontogeny of the genus *Nevadisculites* are studied. Peculiarities of the structure of the protoconch, caecum, septal necks and siphuncle are shown. On the basis of these investigations the genus *Nevadisculites* is assigned to the family *Proarcestidae*.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1. *Nevadisculites taylori* Bucher; экз. № 1/309: 1а, 1б — внешний вид ($\times 1$); 1а — с устья, 1б — сбоку; 1в — медиальная пришлифовка раковины ($\times 3$); 1г — протоконх и два оборота раковины ($\times 50$), отчетливо виден первичный пережим; Невада, горы Аугуста; средний анизий, зона *taylori*.

Фиг. 2, 3. *Nevadisculites smithi* Bucher; 2 — экз. № 2/309; 2а — с устья, 2б — сбоку ($\times 1$); 3 — экз. № 3/309; 3а, 3б — внешний вид ($\times 1$): 3а — с устья, 3б — сбоку; 3в — протоконх и семь оборотов раковины ($\times 10$); 3г — протоконх и два оборота раковины ($\times 50$). Невада, горы Аугуста; средний анизий, зона *shoshonensis*.

