

УДК 564.533.3:551.761.1(571.63)

РАННЕТРИАСОВЫЕ АММОНОИДЕИ РОДА CHURKITES OKUNEVA (НОВЫЕ НАХОДКИ В ЮЖНОМ ПРИМОРЬЕ, ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ)

© 2024 г. Ю. Д. Захаров^a, *, И. В. Борисов^b, **, О. П. Смышляева^a, ***,
Л. Г. Бондаренко^a, ****, А. М. Попов^a, *****

^aДальневосточный геологический институт ДВО РАН, Владивосток, 690022 Россия

^bДальневосточный государственный институт искусств, Владивосток, 690091 Россия

*e-mail: yurizakh@mail.ru

**e-mail: arhiment@yandex.ru

***e-mail: olgasmysh@mail.ru

****e-mail: li_bond@mail.ru

*****e-mail: popov_alexander@list.ru

Поступила в редакцию 23.03.2023 г.

После доработки 06.07.2023 г.

Принята к публикации 06.07.2023 г.

Получены данные по стратиграфическому распространению раннеоленекских аммоноидей рода Churkites (семейство Arctoceratidae Arthaber, 1911) в новом местонахождении Южного Приморья (бассейн р. Артемовка, Штыковские Пруды), описаны новые виды Churkites (Ch. ungunensis sp. nov. и Ch. subungunensis sp. nov.) на материале из нижнеоленекских зон Хабаровского края (коллекция Т.М. Окуневой) и Южного Приморья. Описан типовой вид рода Churkites (Ch. egregius Zharnikova et Okuneva, 1990) в ином объеме, чем это предлагалось ранее. Различаются три филогенетические линии в составе родов Arctoceras (A. tuberculatum (Smith, 1932)) и Churkites (шесть видов): (I) Arctoceras tuberculatum – Churkites noblei – Ch. egregius, (II) Ch. egregius – Ch. syaskoi и (III) Ch. syaskoi – Ch. subungunensis – Ch. ungunensis.

Ключевые слова: биостратиграфия, аммоноидеи семейства Arctoceratidae, филогения, нижний подъярус оленекского яруса, российский Дальний Восток

DOI: 10.31857/S0031031X24010031, EDN: FQSBOV

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что некоторые аммоноидеи юрского и мелового периодов имеют большие размеры раковины, достигающие 0.5–1.5 м и более в диаметре. Гигантизм у аммоноидей триаса проявился, видимо, в значительно меньшей степени. К числу редких аммоноидей раннетриасовой эпохи, достигавших относительно крупных размеров, относятся некоторые представители семейства Arctoceratidae (Окунева, 1990; Jenks, Brayard, 2018), в частности, Churkites Okuneva, 1990.

На раннем этапе исследований Churkites Т.М. Окуневой (1990) был использован весьма представительный материал (около 30 хорошо сохранившихся раковин), полученный ею из оленекских отложений Хабаровского края

(рис. 1, а), а также фрагмент единственной раковины Churkites из коллекции Н.К. Жарниковой, хранящейся в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном (ЦНИГР) музее им. Ф.Н. Чернышева в С.-Петербурге. Этот экземпляр был найден Жарниковой в Шкотовском р-не Южного Приморья (бассейн р. Артемовка, оленекский ярус; Окунева, 1990). Остается загадкой, почему, имея представительную коллекцию из Хабаровского края, Окунева (1990) избрала в качестве голотипа типового вида рода Churkites (Ch. egregius Zharnikova et Okuneva, 1990) фрагментарный материал (ЦНИГР музей, экз. № 1/10379), полученный из другого региона.

Позднее на основе представительного материала из разрезов Смоляниново и СМИД Южного Приморья был описан раннеоленекский вид

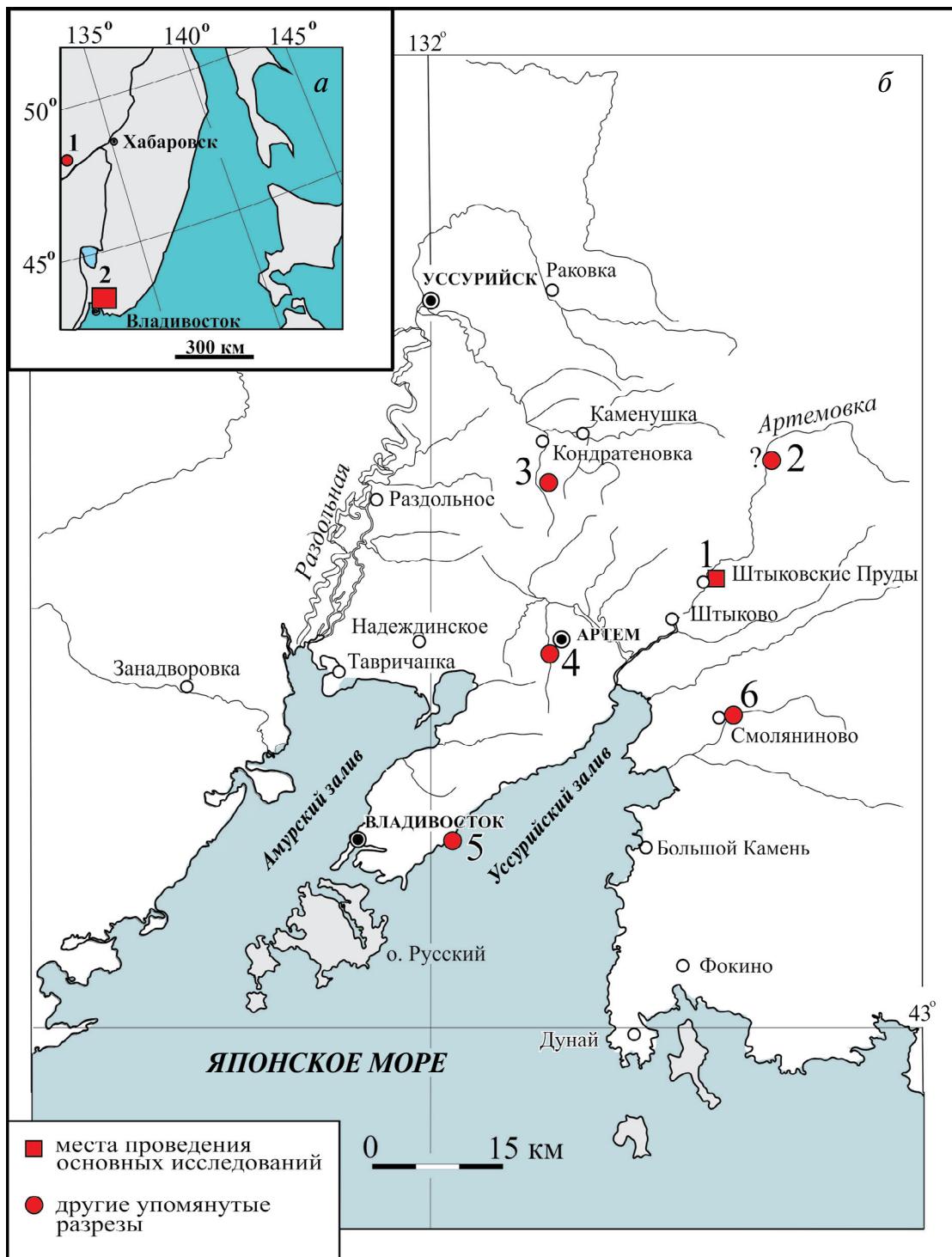


Рис. 1. Расположение мест находок Churkites в отложениях нижнего триаса российского Дальнего Востока: *а* – районы находок в Хабаровском крае (1) и Южном Приморье (2); *б* – местонахождения Churkites в Южном Приморье (1 – Штыковские Пруды, 2 – бассейн р. Артемовка (? Артемовское водохранилище), 3 – Каменушка-2, 4 – Западный СМИД, 5 – Три Камня, 6 – Смоляниново).

Ch. syaskoi Zakharov et Shigeta, 2004 (Триас и юра..., 2004). Присутствие аммоноидей рода Churkites было установлено также в нижнеоленекских от-

ложениях ряда других разрезов Южного Приморья (Zakharov et al., 2014, 2021; Shigeta, Kumagae, 2015; Захаров и др., 2016; Смышляева и др., 2018).

Уместно отметить, что упомянутый выше Я. Шигета (Shigeta) (Цукуба, Япония) имел возможность ознакомиться с тремя разрезами нижнего триаса Южного Приморья (Смоляниново, СМИД, Три Камня), содержащими Churkites, а также с полной документацией по триасу этого региона в соответствии с договором о научном сотрудничестве между Дальневосточным геологическим ин-том (ДВГИ) ДВО РАН (Владивосток) и Национальным музеем природы и науки (Цукуба, Япония), а также посетить с нашим сопровождением ЦНИГР музей в С.-Петербурге для осмотра коллекций Окуневой и Жарниковой. К сожалению, впоследствии японские коллеги не посчитали нужным согласовать с российской стороной ни содержание планируемой ими статьи, основанной на материале совместных сборов, ни возможность ее самостоятельного опубликования (Shigeta, Kumagae, 2015). По мнению японских исследователей (Shigeta, Kumagae, 2015), все представители рода Churkites Дальнего Востока (Хабаровский край, Южное Приморье), за исключением недостаточно полно исследованного представителя Churkites из разреза Три Камня (Zakharov et al., 2014), относятся к виду *Ch. egregius*.

Вскоре после опубликования монографии (Триас и юра..., 2004), содержащей описание *Ch. syaskoi*, один из авторов данной статьи (ЮДЗ), находясь в командировке в США, был приятно удивлен, увидев Churkites в выставленной в Альбукерке коллекции раннетриасовых аммоноидей из Невады (Jenks, 2007). В течение относительно короткого времени за пределами российского Дальнего Востока раннеоленекские (смитские) представители рода Churkites стали известны не только в Восточной Палеопацифике (Невада, Айдахо: Jenks, 2007; Jenks et al., 2010; Brayard et al., 2013, 2020, 2021; Jattiot et al., 2017; Jenks, Brayard, 2018), но и в Южной Палеопацифике (Тимор: Jattiot et al., 2020).

Целью настоящей статьи является описание нового местонахождения Churkites в Южном Приморье (бассейн р. Артемовка, карьер Штыковские Пруды), описание новых видов Churkites на материале из верхнесмитских зон Хабаровского края (Унгун; Окунева, 1990) и Южного Приморья (Западный СМИД), а также реконструкция филогенетических связей видов рода Churkites.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Представители рода Churkites достоверно известны из пяти разрезов нижнего триаса

Южного Приморья: Каменушка-2, Западный СМИД, Три Камня, Смоляниново, Штыковские Пруды (рис. 2). Основным материалом для настоящих исследований послужила коллекция позднесмитских аммоноидей, недавно обнаруженных в разрезах Штыковские Пруды и Западный СМИД. Основной исследованный материал хранится в ДВГИ ДВО РАН (Владивосток) под № 853. Материалы Окуневой и Жарниковой, использованные для описания типового вида рода Churkites и одного из его новых видов, хранятся в ЦНИГР музее С.-Петербурга соответственно под номерами 12605 и 10379.

Проведенные нами филогенетические реконструкции основаны на данных по онтогенетическому развитию лопастной линии и наружной и внутренней морфологии всех известных видов рода Churkites.

РАЗРЕЗ ШТЫКОВСКИЕ ПРУДЫ

Карьер Штыковские Пруды расположен в бассейне р. Артемовка (Шкотовский р-н, Южное Приморье), в 4 км северо-восточнее одноименного парка отдыха (координаты карьера: 43°25'37.9" с.ш., 132°26'30.1" в.д.). Разрез представлен следующими подразделениями нижнетриасовой житковской свиты (рис. 3):

Пачка 1. Алевролиты темно-серые с известково-мергельными конкрециями и линзами мергелей (6.0 м).

Двустворки – *Peribostria* sp. и др.; аммоноиды – *Pseudosageceras* sp., *Proshingitoides* sp., *Prionites markevichi* Zakharov et Smyshlyeva, *Shimanskyites shimanskyi* Zakharov et Smyshlyeva, *Churkites cf. syaskoi* Zakharov et Shigeta, *Xenocelites?* *subvariocostatus* Zakharov et Smyshlyeva, *Glyptophiceras* cf. *sinuatum* (Waagen) (рис. 4); конодонты – *Neohindeodella triassica* Müller, *N. nevadensis* Müller, *Lonchodina* sp., *Parachirognathus inclinata* (Staesche), *Prioniodella prioniodellides* (Tatge).

Пачка 2. Аргиллиты темно-серые с известково-мергельными конкрециями (12.0 м).

Двустворки – *Peribostria* sp.; аммоноиды – *Shimanskyites shimanskyi*, *Churkites cf. syaskoi*, *Monneticeras* sp.

Приведенные палеонтологические данные свидетельствуют о том, что представители *Churkites cf. syaskoi* в новом разрезе нижнего триаса Южного Приморья (Штыковские Пруды) встречаются в пределах верхнесмитской зоны *Shimanskyites shimanskyi*.

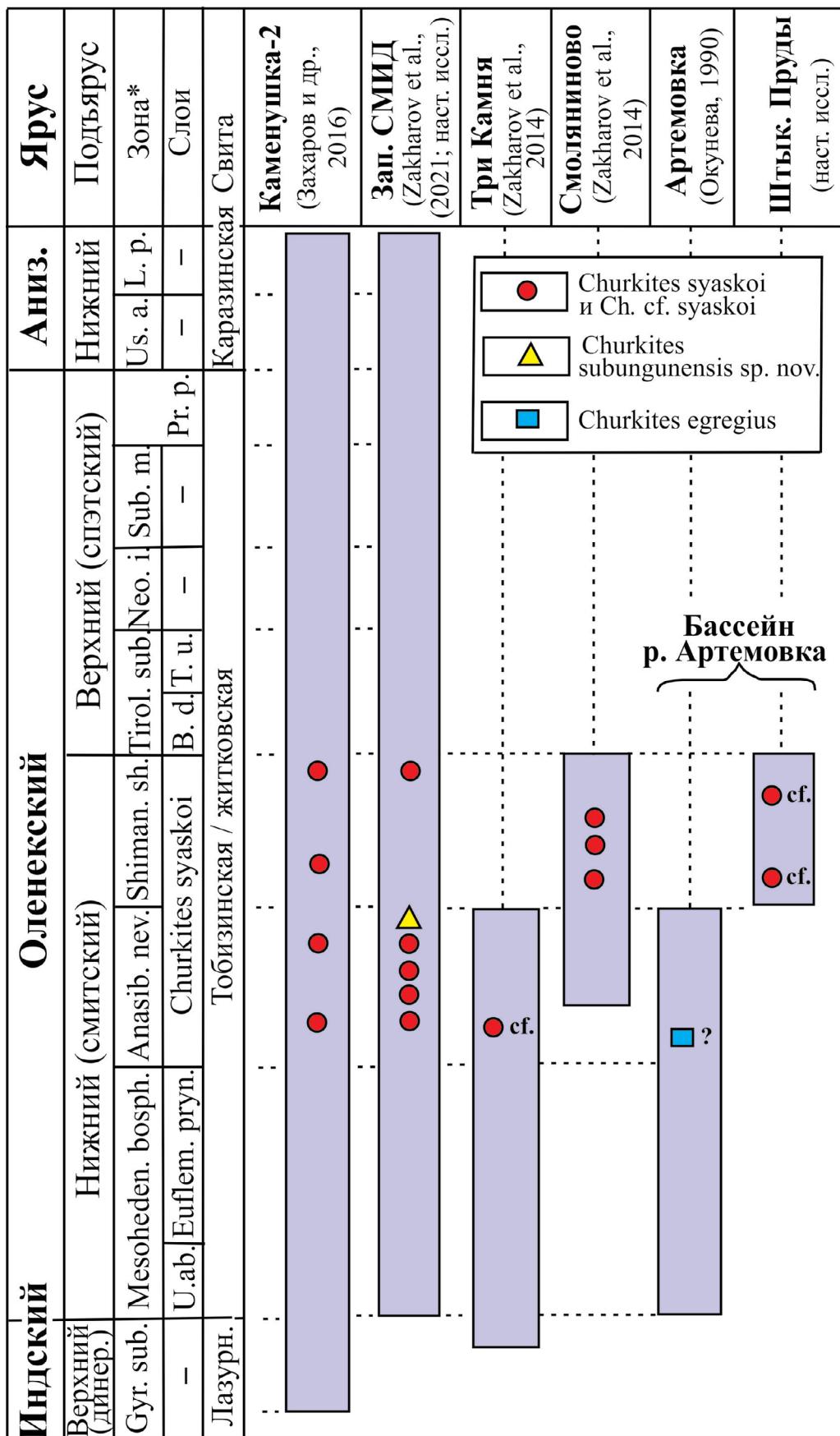


Рис. 2. Распространение Churkites в разрезах нижнего триаса Южного Приморья. Сокращения: Аниз. — анизийский; Верхн. — верхний; динер. — динерский; Gyr. sub. — *Gyronites subdharmus*; Mesoheden. bosph. — *Mesohedenstroemia bosphorensis*; Anasib. nev. — *Anasibirites nevolini*; Shiman. sh. — *Shimanskyites shimanskyi*; Tirol. sub. — *Tirolites subcassianus*; Neo. i. — *Neocolumbites insignis*; Sub. m. — *Subfengshanites multiformis*; Us. a. — *Ussuriphyllites amurensis*; L. p. — *Leiophyllites pradyumna*; U. ab. — *Ussuriflemingites abrekenensis*; Euflem. pryn. — *Euflemingites prynadai*; B. d. — *Bajarunia dagysi*; T. u. — *Tirolites ussuricense*; Pr. p. — *Prohungarites sp.* — *Paranorellina parisi*; Лазурн. — лазуринская; наст. иссл. — настоящие исследования; Штык. Пруды — Штыковские Пруды; * — по: Zakharov, Moussavi Abnavi, 2013; Захаров и др., 2016; Popov et al., 2019; Zakharov et al., 2021.

РЕВИЗИЯ ДАННЫХ ПО ТИПОВОМУ ВИДУ РОДА CHURKITES

В статье Окуневой (1990), содержащей оригинальное описание рода Churkites, отмечается, что его типовым видом является *Ch. egregius* Zharnikova et Okuneva, описанный в этой же статье. Однако судя по результатам, приведенным в систематической части нашей статьи, есть основания считать, что многочисленные Churkites из Хабаровского края (Окунева, 1990) и единственный фрагмент раковины Churkites (ЦНИГР музей, экз. № 1/10379) из Южного Приморья, предложенный в качестве голотипа *Ch. egregius*, не принадлежат фактически к единому виду рода Churkites, как это считалось ранее. В связи с этим материал Окуневой из Хабаровского края, включавшийся ранее в состав типового вида рода Churkites (Окунева, 1990), предлагается рассматривать в качестве самостоятельного таксона (*Ch. ungunensis* sp. nov.). Предлагаемый голотип нового вида (ЦНИГР музей, № 1/12605; Окунева, 1990, рис. 6, *a*, *b*, *u*; табл. XIV, фиг. 1), как и другие экземпляры Churkites коллекции Окуневой, происходит из верхнесмитских отложений карьера Унгун (координаты: 48°07' с.ш., 132°28' в.д.). Приводимое в статье описание типового вида рода Churkites в новом варианте основано на данных по единственному экземпляру (голотипу).

КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ВИДОВ РОДА CHURKITES

Churkites noblei Jenks, 2007. Древнейшим видом рода Churkites является, по-видимому, *Ch. noblei*, первые представители которого были установлены в среднесмитской зоне *Meekoceras gracilitatis* разреза Криттендэн Спрингз Невады (Jenks, 2007; Brayard et al., 2021). В штатах Невада и Айдахо *Ch. noblei* распространен на этом же стратиграфическом уровне (Jenks, Brayard, 2018).

Churkites warei Jattiot, Bucher et Brayard, 2020. Этот вид недавно был обнаружен в верхней части

среднесмитского интервала (слой с *Owenites*) Тимора (Jattiot et al., 2020). По мнению авторов этого таксона, он отличается от *Ch. noblei*, в основном, наличием ребристости на молодых оборотах раковины. Более полное его сравнение с другими видами рода Churkites невозможно в связи с отсутствием данных по его лопастной линии.

Churkites egregius Zharnikova et Okuneva, 1990. Стратиграфическое положение голотипа типового вида рода Churkites в Южном Приморье точно не определено (Окунева, 1990). Можно лишь предполагать, что он происходит из зоны *Anasibirites nevolini*, установленной на левобережье р. Артемовка (между бывшими пос. Харитоновка и Новохатуничи, ныне затопленном водами Артемовского водохранилища; Захаров, 1978). Новые исследования, проведенные в бассейне р. Артемовка (карьер Штыковские Пруды) оказались, к сожалению, безрезультатными в отношении повторных сборов *Ch. egregius*. Результаты сравнения *Ch. egregius* с другими видами рода Churkites приведены в систематической части статьи.

Churkites ungunensis sp. nov. описан на материале из верхнесмитской конодонтовой зоны *Scythogondolella milleri* Хабаровского края. Результаты его сравнения с другими видами рода Churkites Дальнего Востока приведены в его описании.

Churkites syaskoi Zakharov et Shigeta, 2004 Южного Приморья, как, по-видимому, и все представители рода Churkites Дальнего Востока, в отличие от видов Churkites США и Тимора, имеет распространение в верхней части смитского подъяруса оленекского яруса (известен в интервале зон *Anasibirites nevolini* и *Shimanskyites shimanskyi*). От сходного по лопастной линии *Ch. ungunensis* sp. nov. из Хабаровского края он отличается, в основном, развитием менее грубой радиальной скульптуры и большей эволютностью раковины.

Churkites subungunensis sp. nov. установлен на материале из верхнесмитской зоны *Anasibirites nevolini* Южного Приморья. Полная информация, касающаяся его сравнения с другими видами, приведена в систематической части статьи.

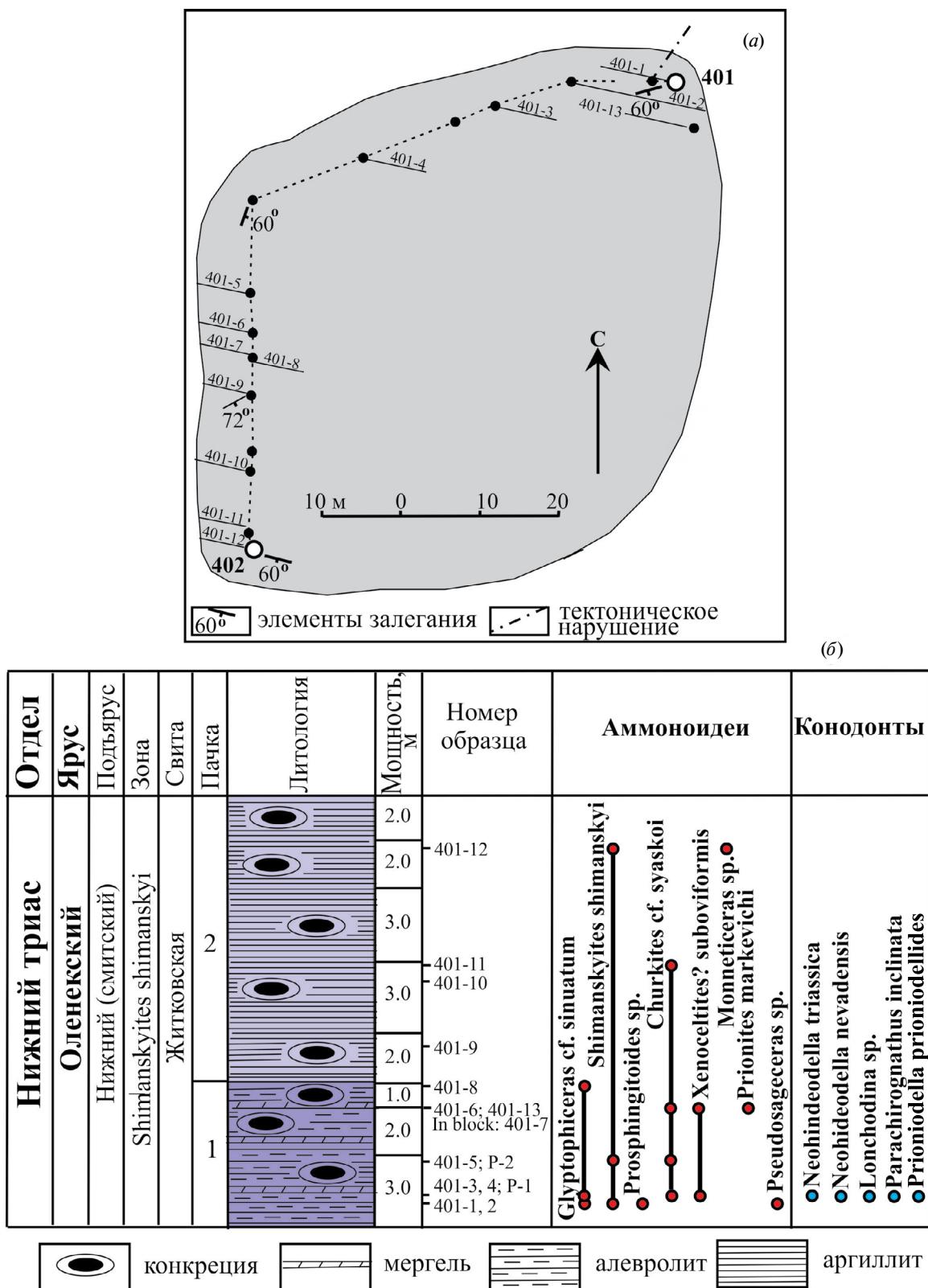


Рис. 3. Разрез Штыковские Пруды: а – план карьера Штыковские Пруды; б – стратиграфическое распространение аммоидей, в т.ч. Churkites, и конодонтов в разрезе.

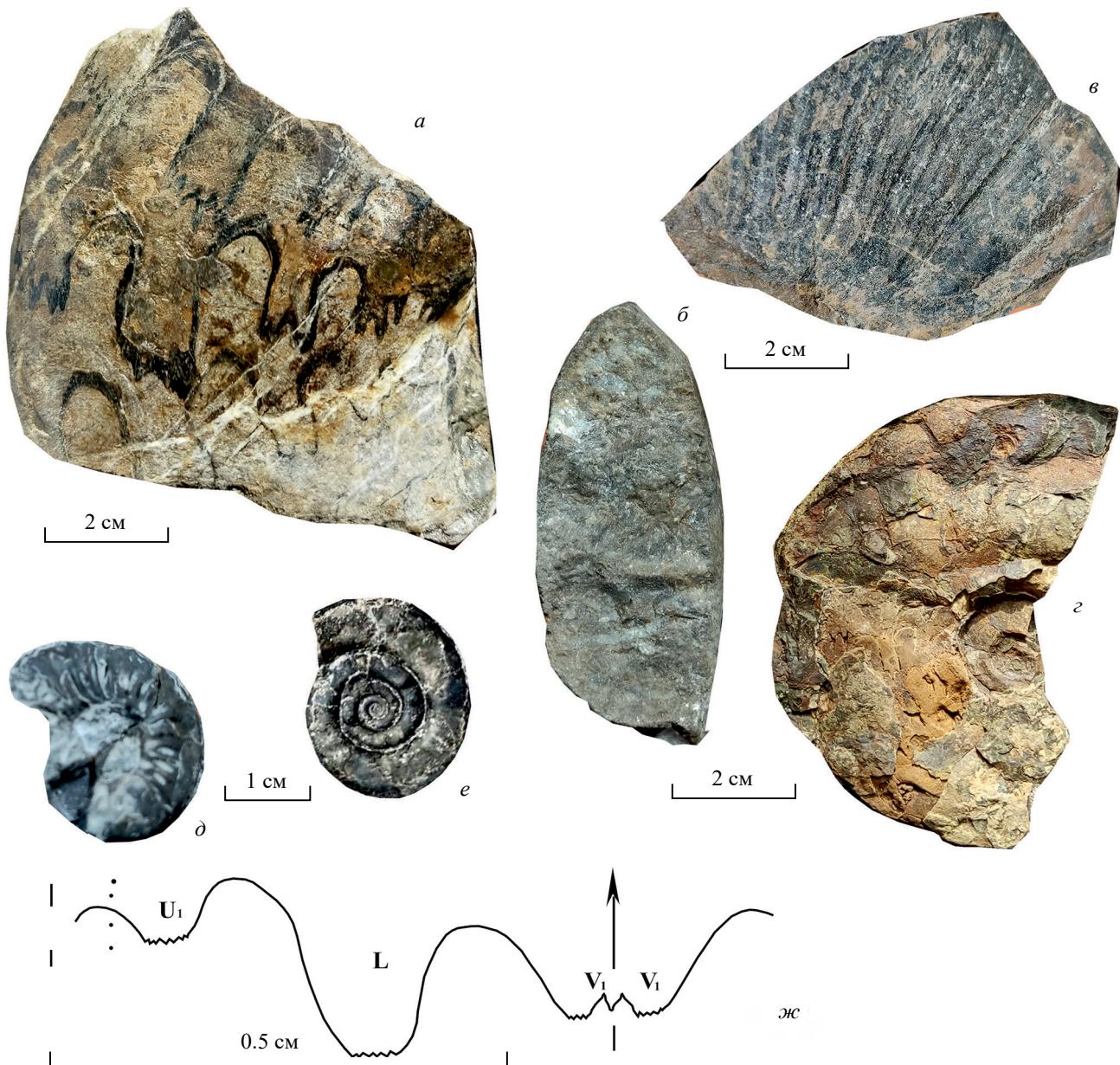


Рис. 4. Некоторые аммоноиды из верхнесмитской зоны *Shimanskyites shimanskyi* разреза Штыковские Пруды Южного Приморья: *a–в* – фрагменты раковин *Churkites cf. syaskoi*: *a* – экз. ДВГИ, № 101/853, сбоку; *б* – экз. ДВГИ, № 102/853, форма поперечного сечения раковины; *в* – экз. ДВГИ, № 103/853, скульптура боковой стороны раковины; *г* – *Prionites markevichi*, экз. ДВГИ, № 104/853, сбоку; *д* – *Shimanskyites shimanskyi*, экз. ДВГИ, № 105/853, сбоку; *е, жс* – *Glyptophiceras cf. sinuatum*, экз. ДВГИ, № 108/853: *е* – сбоку; *жс* – лопастная линия при $B = 4$ мм.

***Churkites cf. syaskoi* Zakharov et Shigeta, 2004.** Другие известные представители рода *Churkites* Южного Приморья (две формы) из-за фрагментарности материала определены в открытой номенклатуре. Стратиграфические данные по одной из них (*Ch. cf. syaskoi*) приведены в разделе, касающемся разреза Штыковские Пруды.

Другая форма *Churkites* из Южного Приморья, также предварительно определенная как *Ch. cf. syaskoi*, происходит из верхней (юго-запад-

ной) части разреза Три Камня, расположенного на западном побережье Уссурийского залива. Здесь в слоях с *Churkites cf. syaskoi* тобизинской свиты, перекрывающих нижнесмитские слои с *Euflemingites prynadai* той же свиты (Триас и юра..., 2004; Zakharov et al., 2014), фрагменты раковин *Churkites* были встречены в ассоциации с представительным комплексом двустворок, аммоноидей и конодонтов. Систематический состав комплекса аммоноидей этой части раз-

реза [*Inyoites* sp., *Clypeoceras timorensense* (Wanner), *Clypeoceras* sp., *Owenites koeneni* Hyatt et Smith, *Juvenites* sp., *Prionites* sp., *Glyptophiceras* cf. *sinuatum* (Waagen), *Brayardites* sp., *Parahedenstromia* sp., *Pseudoflemingites* sp., *Aspenites* sp. nov., *Rohillites* sp., *Pseudoaspedites* sp., *Anasibirites* sp., *Monneticeras?* sp., *Shamaraites* sp., *Palaeokazakhstanites ussuriensis* (Zakharov), *Xenoceltites* sp. и др.; Zakharov et al., 2014] свидетельствует о его соответствии верхнесмитской зоне *Anasibirites nevolini* оленекского яруса.

Слои с *Churkites* cf. *syaskoi* (более 15 м) рассматриваемого разреза представлены песчаниками с линзовидными прослойами известковистых песчаников-ракушечников, обнажающихся на пляже и в районе литорали. Основной палеонтологический материал, приведенный выше, был собран из крупных блоков пород, доставленных из литорали [а не из галек меловых конгломератов из осыпи, как это предполагают Я. Шигета и Т. Кумагаэ (Shigeta, Kumagae, 2015)]. Однако заслуживают внимания их наблюдения (Shigeta, Kumagae, 2015), касающиеся состава галек нижнемеловых конгломератов, обнажающихся на западном побережье Уссурийского залива вблизи устья руч. Меловой (Триас и юра..., 2004), расположенного в 1.0 км северо-восточнее места находок *Ch. cf. syaskoi*. В фрагменте одной из галек этих конгломератов, встреченных на пляже, им удалось обнаружить раковину *Anasibirites*, перевернутую, по-видимому, из слоев с *Churkites* cf. *syaskoi* (содержащих *Anasibirites*). Полученные Шигетой и Кумагаэ результаты по разрезу Три Камня в сочетании с нашими данными по разрезу Смолянишево (Zakharov et al., 2014) приобретают определенное стратиграфическое и тектоническое значение. Дело в том, что в разрезе Смолянишево (Сергеевский террейн; Кемкин, 2006; Триас и юра..., 2004), как и в разрезе Три Камня (Бурея-Цзямысы-Ханкайский супертеррейн; Кемкин, 2006), слои с *Churkites* *syaskoi* с несогласием и частичным размывом перекрыты нижним мелом (уссурийская свита барремского возраста; Zakharov et al., 2014).

Рис. 5. Лопастные линии некоторых раннеоленекских арктоцератид Палеопацифики: *a* – *Churkites ungunensis* sp. nov., голотип ЦНИГР музей, № 1/12605 при В = 37 мм, Унгун, верхнесмитская конодонтовая зона *Scythogondolella milleri*; *б* – *Ch. syaskoi* Zakharov et Shigeta, голотип ДВГИ, № 1/830 при В = 71 мм, Смолянишево, верхнесмитские слои с *Churkites syaskoi*; *в* – *Ch. cf. syaskoi*, экз. ДВГИ, № 101/853 при В = 72 мм, Штыковские Пруды, верхнесмитская зона *Shimanskyites shimanskyi*; *г* – *Ch. subungunensis* sp. nov., голотип ДВГИ, № 110/853 при В = 31.5 мм, Западный СМИД, верхнесмитская зона *Anasibirites nevolini*; *д* – *Ch. egregius* Zharnikova et Okuneva, экз. ЦНИГР музей, № 1/10379 при В = 76 мм, бассейн р. Артемовка, оленекский ярус; *е* – *Ch. noblei* Jenks, паратип США, № P-55142 при В = 64 мм, Криттенден Спрингз, Невада, среднесмитская зона *Meekoceras gracilitatis*; *ж* – *Arctoceras tuberculatum* (Smith), экз. США, № 2261C-1 при В = 53 мм, Криттенден Спрингз, Невада, нижняя часть смитского подъяруса оленекского яруса. Длина масштабной линейки 20 мм.

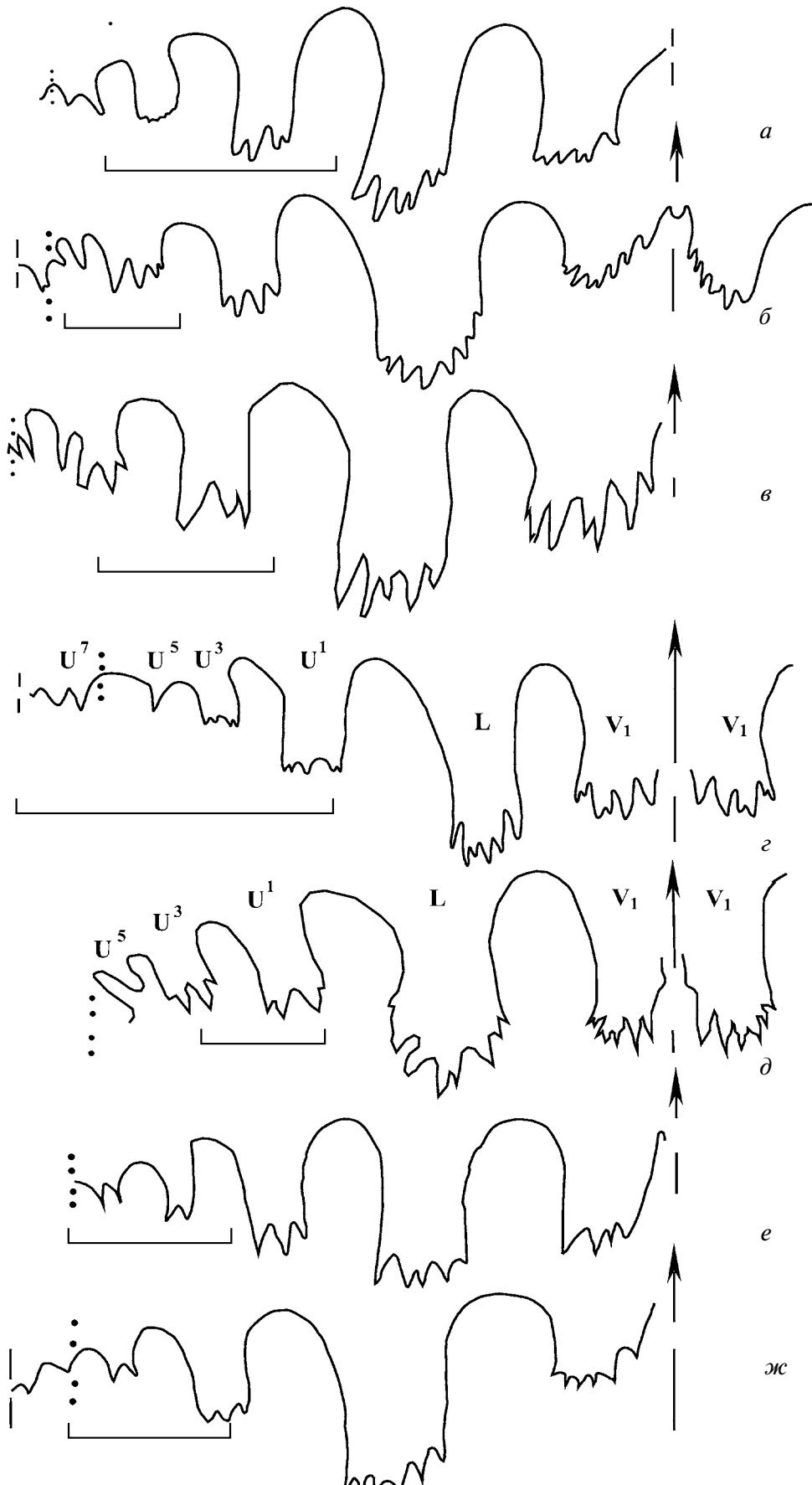
ПРЕДПОЛАГАЕМЫЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ВИДОВ РОДА CHURKITES

Представители всех известных видов рода *Churkites*, за исключением *Ch. warei*, как и ряда видов рода *Arctoceras*, имеют относительно крупные размеры раковин, достигающих 292 мм в диаметре у *Ch. ungunensis* (Окунева, 1990), 314 мм – у *Ch. syaskoi* (Триас и юра..., 2004), 340 мм – у *Ch. noblei* (Jenks et al., 2013; Jenks, Brayard, 2018).

В данной статье мы придерживаемся представлений Шигеты и Кумагаэ (Shigeta, Kumagae, 2015) о происхождении *Ch. noblei*, предполагаемого раннего представителя рода *Churkites*, от *Arctoceras tuberculatum* (Smith, 1932), новейшие данные по которому приведены в монографии Дж. Джэнкса и А. Брайарда (Jenks, Brayard, 2018). На основе данных по лопастной линии (рис. 5) и наружной морфологии видов родов *Arctoceras* (*A. tuberculatum*) и *Churkites* (шесть известных видов) мы различаем три филогенетические линии: (I) *Arctoceras tuberculatum* – *Churkites noblei* – *Ch. egregius*; (II) *Churkites egregius* – *Ch. syaskoi*; (III) *Churkites syaskoi* – *Ch. subungunensis* – *Ch. ungunensis* (рис. 6).

В наиболее продвинутой, как мы считаем, филогенетической линии I ее поздние представители (*Ch. noblei* и *Ch. egregius*) унаследовали от своего предполагаемого предка (*Arctoceras tuberculatum*) следующие признаки его наружной морфологии: крупные размеры раковины и относительно крупные размеры первого бокового седла лопастной линии. К числу существенных изменений в ней, осуществлявшихся, по-видимому, путем анаболии (Северцов, 1939), можно отнести формирование срединного киля раковины на взрослой стадии онтогенеза *Ch. noblei* и *Ch. egregius* (на ранних стадиях онтогенеза они имеют округленную формуentralной стороны раковины, как это имеет место у взрослых представителей рода *Arctoceras*).

В консервативной филогенетической линии II вид *Ch. syaskoi* унаследовал от своего предпо-



лагаемого предка (*Ch. egregius*) срединный киль раковины и ее большие размеры. В строении лопастной линии наиболее заметные изменения в рассматриваемой филогенетической линии произошли, вероятно, также путем анаболии. На ранних стадиях онтогенеза *Ch. syaskoi* имеет лопастную линию с крупным (относительно высоким) первым боковым седлом, как это имеет место на взрослых стадиях его предковых форм. В ходе онтогенеза *Ch. syaskoi* отмечается уменьшение высоты первого бокового седла (по сравнению с высотой второго).

В наиболее консервативной филогенетической линии III виды *Ch. subungunensis* и *Ch. ungunensis* унаследовали от *Ch. syaskoi* срединный киль раковины, ее крупные размеры, а также уменьшенные размеры первого бокового седла лопастной линии на взрослой стадии онтогенеза (по сравнению с размерами второго). К числу новообразований в этой филогенетической линии можно отнести, прежде всего, постепенное расширение раковины и развитие грубой радиальной скульптуры на средних и поздних стадиях онтогенеза.

ВЫВОДЫ

1. Результаты ревизии систематической принадлежности коллекционного материала, собранного в Хабаровском крае (карьер Унгун) и на левобережье р. Артемовка Южного Приморья (Окунева, 1990), свидетельствуют, по-видимому, о его разнородности [принадлежности многочисленных *Churkites* из Хабаровского края и фрагмента раковины *Churkites* (экз. № 1/10379; ЦНИГР музей) из Южного Приморья, предложенного в качестве голотипа *Ch. egregius*, к разным видам рода *Churkites*]. В связи с этим предлагается рассматривать коллекционный материал Окуневой и Жарниковой (Окунева, 1990) в качестве самостоятельных видов (*Ch. ungunensis* sp. nov. и *Ch. egregius* Zharkova et Okuneva, 1990).

2. Род *Churkites* на Дальнем Востоке России представлен, по крайней мере, четырьмя видами: (1) *Ch. ungunensis* sp. nov. (Хабаровский край, верхнесмитская конодонтовая зона *Scythogondolella milleri*); (2) *Ch. egregius* (Южное Примо-

рье, оленекский ярус – зона не установлена); (3) *Ch. syaskoi* (Южное Приморье, верхнесмитские зоны *Anasibirites nevolini* и *Shimanskyites shimanskyi*); (4) *Ch. subungunensis* sp. nov. (Южное Приморье, верхнесмитская зона *Anasibirites nevolini*).

3. В составе родов *Arctoceras* и *Churkites* предлагаются различать одну относительно продвинутую филогенетическую линию (*Arctoceras tuberculatum* – *Churkites noblei* – *Ch. egregius*) и две консервативные (*Churkites egregius* – *Ch. syaskoi* и *Churkites syaskoi* – *Ch. subungunensis* – *Ch. ungunensis*). Основные изменения в них осуществлялись, вероятно, путем анаболии.

* * *

Авторы статьи благодарны рецензентам Т.Б. Леоновой и С.В. Николаевой (ПИН РАН, Москва) за ценные замечания и подробные комментарии, позволившие существенно улучшить рукопись, и предложенные пути решения проблемы, связанной с необходимостью учета требований кодекса Зоологической номенклатуры при ревизии типового вида родовой группы, а также Е.А. Лужной (ПИН РАН, Москва) за замечания редакционного плана. Авторы благодарны также Дж. Ф. Дженксу (Уэст Джордан, штат Юта, США) и А. Браядру (Лионский ун-т, Франция) за помощь в поисках литературы по *Churkites*, и Л.Г. Кондрашевой (Национальный научный центр морского биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток) за информацию о первой находке позднесмитского моллюска (*Shimanskyites* sp. indet.) в карьере Штыковские Пруды.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД CERATITIDA

ПОДОТРЯД PROPTYCHITINA

НАДСЕМЕЙСТВО PROPTYCHITOIDEA WAAGEN, 1895

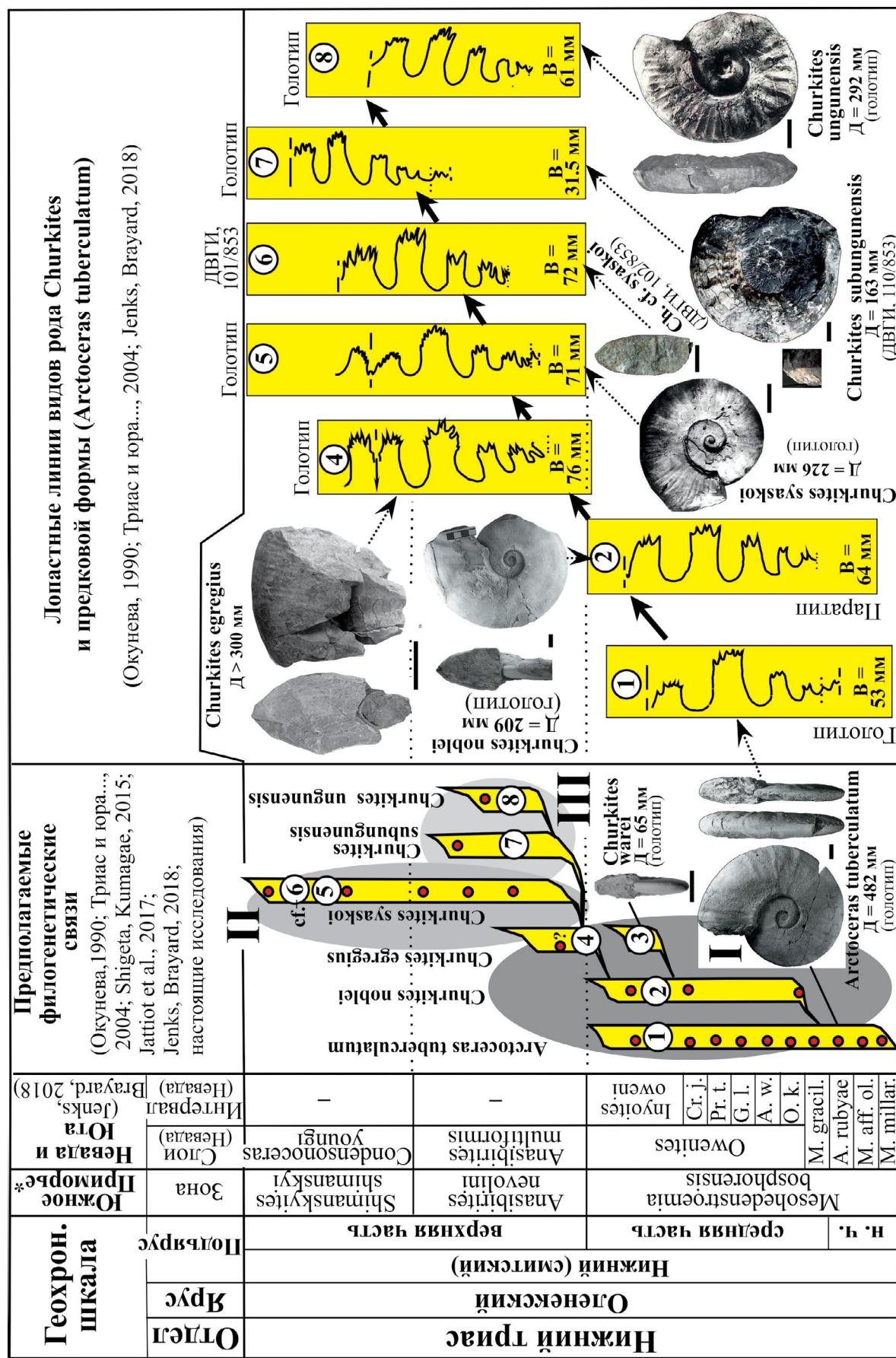
СЕМЕЙСТВО ARCTOCERATIDAE ARTHABER, 1911

Род *Churkites* Okuneva, 1990

Типовой вид – *Churkites egregius* Zharkova et Okuneva, 1990.

Диагноз. Раковина дискоидальная, преимущественно полуэволютная. Вентральная сто-

Рис. 6. Предполагаемые филогенетические связи аммоноидей рода *Churkites*. Сокращения: Геохрон. шкала – геохронологическая шкала; н. ч. – нижняя часть; M. millar. – *Meekoceras millardense*; M. aff. ol. – *Meekoceras aff. oliveri*; A. rubyae – *Arctoceras rubyae*; M. gracil. – *Meekoceras gracilitatis*; O. k. – *Owenites koeneni*; A. w. – *Aspenites weitschati*; G. l. – *Galfettites lucasi*; Pr. t. – *Preflorianites toulai*; Cr. j. – *Crittendenites jattioti*. Обозначения: 1 – *Arctoceras tuberculatum*; 2 – *Churkites noblei*; 3 – *Ch. warei*; 4 – *Ch. egregius*; 5 – *Ch. syaskoi*; 6 – *Ch. cf. syaskoi*; 7 – *Ch. subungunensis* sp. nov.; 8 – *Ch. ungunensis*; * – по Захаров и др., 2016. Длина масштабной линейки 20 см.



рона на ранних стадиях онтогенеза округленная, на взрослой стадии приостренная или крышевидная, часто с низким срединным килем. Умбиликус умеренно широкий, с крутой умбиликальной стенкой. Поверхность раковины гладкая или радиально ребристая, иногда с бугорками на умбиликальном крае. Лопастная линия состоит из 10 лопастей (Триас и юра..., 2004). Вентральная лопасть (V) широкая, разделенная медиальным седлом на две ветви с многочисленными зубцами в основании. Боковая лопасть (L) глубокая с зазубренным основанием. Лопасть U¹, имеющая зазубренное основание, почти вдвое короче лопасти L. Лопасть U³ короткая, с двумя–тремя зубцами в основании. Две–три лопасти, расположющиеся вблизи умбиликального края, на умбиликальной стенке и на дорсальной стороне (вблизи умбиликального шва) остроконечные, слабо индивидуализированные. Внутренняя боковая лопасть (I) глубокая; дорсальная лопасть (D) двураздельная, глубокая [в оригинальном варианте диагноза (Окунева, 1990) полные сведения по лопастной линии дорсальной стенки раковины отсутствуют].

Видовой состав. Кроме типового вида, к роду *Churkites* относятся следующие таксоны: *Ch. noblei* и *Ch. warei* из средней части смитского подъяруса оленекского яруса США и Тимора и *Ch. syaskoi*, *Ch. ungunensis* sp. nov. и *Ch. subungunensis* sp. nov. из верхней части смитского подъяруса Дальнего Востока России.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Arctoceras* Hyatt, 1900 отличается наличием срединного киля на взрослой стадии онтогенетического развития.

Churkites egregius Zharnikova et Okuneva, 1990

Subinvoites egregius: Жарникова (пом. nud., in coll.): ЦНИГР музей, № 1/10379; Окунева, 1990, с. 134.

Churkites egregius: Окунева, 1990, с. 134 (part.); Shigeta, Kumagae, 2015, с. 235 (part.), рис. 7 (non рис. 8–12).

Голотип – ЦНИГР музей, № 1/10379; Южное Приморье, левобережье р. Артемовка; нижний триас, оленекский ярус (сочлененные фрагменты фрагмокона и жилой камеры).

Форма (рис. 7). Раковина крупная, толсто-дискоидальная, предположительно полуэволюционная, с крышевидной вентральной стороной, несущей низкий срединный киль на наружном обороте. Боковые стороны слабовыпуклые. Умбилик предположительно умеренно широкий, с высокой и крутой умбиликальной стенкой.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	В/Д	Ш/Д
Голотип 1/10379	>300	137	110	0.46?	0.37?
Тот же экз.	>130	68	42	0.52?	0.33?

Скульптура. Боковые стороны средних оборотов раковины покрыты радиальными складками. Скульптура уцелевшей части жилой камеры представлена тонкими радиальными ребрами, затухающими на вентральной стороне.

Лопастная линия (рис. 5, д). Вентральная лопасть глубокая, разделенная узким медиальным седлом на две ветви (V₁) с зазубренными основаниями. Первое боковое седло лопастной линии высокое и широкое. Второе боковое седло изогнутое, немного уже и ниже первого. Боковая лопасть (L) широкая и глубокая, зазубренная в основании и в нижней части боковых стенок. Первая умбиликальная лопасть (U¹) вдвое короче лопасти L, зазубренная в основании. Лопасть U³ немного короче лопасти U¹, имеет зазубренное основание. Лопасть U⁵, зафиксированная вблизи умбиликального края, имеет узкое основание.

Сравнение. Типовой вид обнаруживает некоторые общие черты как с тиморским *Ch. noblei* (Jenks, 2007, с. 83, рис. 7–9), имея крупное первое боковое седло лопастной линии, так и с дальневосточным *Ch. syaskoi* (Триас и юра..., 2004, с. 223, табл. I, фиг. 1; Захаров и др., 2016, табл. I, фиг. 5), обладая сходной радиальной скульптурой раковины. Однако от *Ch. noblei* описываемый вид отличается отчетливо выраженной, но тонкой радиальной скульптурой жилой камеры и наличием зазубренности в нижней части боковых стенок лопасти L, а от *Ch. syaskoi* – крупным боковым седлом лопастной линии на взрослой стадии онтогенетического развития, отсутствием зазубренности в нижней части стенок медиального седла и большей шириной раковины.

Материал. Голотип.

Churkites ungunensis Zakharov et Smyshlyayeva, sp. nov.

Otoceras (Metotoceras)? sp. indet.: Окунева, 1976, с. 33, табл. 33, фиг. 16а, б.

Churkites egregius: Окунева, 1990, с. 134 (part.), рис. 8, табл. XIV, фиг. 1–3.

Название вида по пос. Унгун (Еврейская автономная область).

Голотип – ЦНИГР музей, № 1/12605; Хабаровский край, Еврейская АО, карьер в 5.5 км к юго-западу от пос. Унгун; нижний триас, оле-

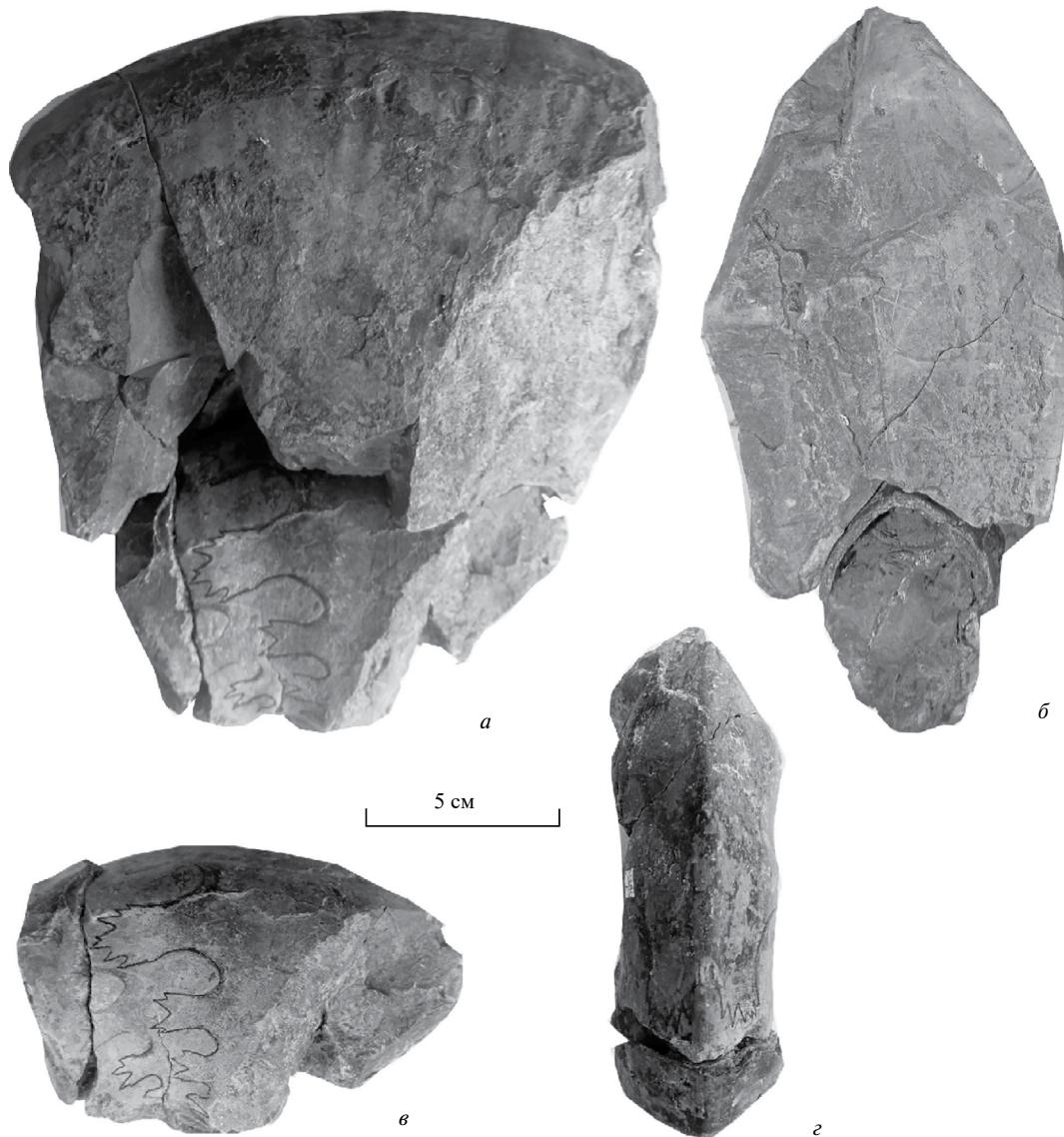


Рис. 7. *Churkites egregius* Zharnikova et Okuneva, голотип ЦНИГР музей, № 1/10379: *а* – сбоку (сочлененные фрагменты жилой камеры и фрагмокона), *б* – поперечное сечение оборотов раковины, *в* – сбоку (фрагмент фрагмокона); *г* – с вентральной стороны (фрагмент фрагмокона); бассейн р. Артемовка; оленекский ярус.

некский ярус, верхнесмитская конодонтовая зона *Scythogondolella milleri*.

Форма (рис. 8). Раковина крупная, толсто-дискоидальная, полуинволютная на ранних стадиях онтогенеза и полуэволютная на поздних. Вентральная сторона на ранних стадиях онтогенеза (при $B < 37$ мм) округленная, на взрослой стадии приостренная, с появлением срединного киля при $B = 48$ мм. Боковые стороны слабовыпуклые. Умбилик умеренно широкий, с круто окруженным умбиликальным краем и почти отвесной умбиликальной стенкой. Жилая камера занимает почти целый оборот.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
Голотип 1/12605	292	103	71	106	0.39	0.24	0.36
Тот же экз.	226	94	65	67	0.42	0.29	0.30
3/12605	85	37	21	18	0.44	0.25	0.21

Скульптура. Поверхность наружного оборота раковины покрыта грубыми радиальными ребрами, изгибающимися у вентрального перегиба в сторону устья, ослабевающими у умбрикального края и затухающими на вентральной стороне у вентрального киля. На умбрикальном крае иногда заметны мелкие округлые бугорки.

Лопастная линия (рис. 5, а). Широкая и глубокая вентральная лопасть разделена медиальным седлом на две ветви (V_1), имеющие зазубренность в основании. Первое боковое седло лопастной линии на взрослой стадии онтогенеза (при $B = 37\text{--}61$ мм) ниже второго. Боковая лопасть (L) относительно узкая и глубокая, с крупной зазубренностью в основании. Первая умбиликальная лопасть (U^1) короче лопасти L , с крупной зазубренностью в основании. Лопасть U^3 короче лопасти U^1 , с мелкой зазубренностью в основании. Мелкие лопасти, расположенные на боковой стороне у умбиликального края, умбиликальной стенке и дорсальной стороне раковины вблизи умбиликального шва, имеют остроконечные основания.

Сравнение. Новый вид отличается от сходного по лопастной линии *Ch. syaskoi* (Триас и юра..., 2004, с. 223, табл. I) из верхнесмитских зон *Anasibirites nevolini* и *Shimanskyites shimanskyi* Южного Приморья несколько меньшей эволютностью и большей шириной раковины, большей рассеченностью приумбиликальной части лопастной линии и грубой радиальной скульптурой раковины. От типового вида он отличается более выраженной радиальной скульптурой, менее крупным первым боковым седлом (по сравнению со вторым), а также отсутствием зазубренности в нижней части стенок лопасти L .

Материал. Более 30 экз. из типового местонахождения (колл. Окуневой, ЦНИГР музей, 12605).

***Churkites subungunensis* Zakharov et Smyshlyeva, sp. nov.**

Табл. III, фиг. 1, 2

Название вида — от названия близкого вида *Ch. ungunensis* и от *sub lat.* — близ, около, немного.

Голотип — ДВГИ, № 110/853; Южное Приморье, Западный СМИД (координаты: $43^{\circ}19'07.29''$ с.ш.; $132^{\circ}10'04.69''$ в.д.); нижний триас, оленекский ярус, верхнесмитская зона *Anasibirites nevolini*.

Форма. Раковина крупная, толстодискоидальная, полуэволютная. На ранних стадиях онтогенеза вентральная сторона округленная, на взрослой стадии крышевидная, с низким срединным килем. Боковые стороны слабовыпуклые. Умбилик умеренно широкий, с крутой умбиликальной стенкой.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
111/853	163	53	41	58	0.33	0.25	0.36
Голотип 110/853	105	50	35	24	0.47	0.33	0.23

Скульптура. Поверхность раковины покрыта грубыми радиальными ребрами, изогнутыми в сторону устья у центрального перегиба и затухающими на вентральной стороне.

Лопастная линия (рис. 5, г). Широкая и глубокая вентральная лопасть разделена весьма низким и узким срединным седлом на две ветви (V_1), имеющие крупные зубцы в основании. Первое боковое седло лопастной линии ниже и уже второго. Боковая лопасть (L) относительно узкая и глубокая, с крупной зазубренностью в основании. Первая умбиликальная лопасть (U^1) вдвое короче лопасти L , с мелкой зазубренностью в основании. Лопасть U^3 вдвое короче лопасти U^1 , с мелкой зазубренностью в основании. Лопасть U^5 , расположенная у умбиликального края, мелкая, остроконечная. На умбиликальной стенке присутствуют две мелкие остроконечные лопасти.

Сравнение. От наиболее сходного по скульптуре *Ch. ungunensis* sp. nov. описываемый вид отличается несколько большей эволютностью и шириной раковины, а также низким медиальным седлом лопастной линии и остроконечностью лопасти U^5 . От *Ch. syaskoi* (Триас и юра..., 2004, с. 223, табл. I, фиг. 1; Захаров и др., 2016, табл. I, фиг. 5) из верхнесмитских зон *Anasibirites nevolini* и *Shimanskyites shimanskyi* и слоев с *Churkites syaskoi* Южного Приморья новый вид отличается большей шириной раковины, грубой радиальной орнаментацией и низким медиальным седлом лопастной линии (с отсутствием зазубренности стенок у последнего), а также менее сложной рассеченностью приумбиликальной части лопастной линии.

Результаты онтогенетических исследований, проведенных Окуневой (1990) и другими исследователями (Shigeta, Kumagae, 2015) на материале из Хабаровского края и Южного Приморья, позволяют использовать дополнительные признаки для сравнения нового таксона с дальневосточными видами. Установлено, что остроконечность вентральной стороны раковины у нового вида появляется на более поздней стадии онтогенеза, чем у *Ch. ungunensis* (при $B = 53$ мм, а не при 48 мм, как это имеет место у *Ch. ungunensis*; Окунева, 1990).

Детальные наблюдения по онтогенетическому изменению скульптуры могут быть использованы и для сравнения нового вида с *Ch. syaskoi*. Радиальная орнаментация у нового вида заметна, по-видимому, на всех стадиях онтогенеза, но появление грубой радиальной ребристости

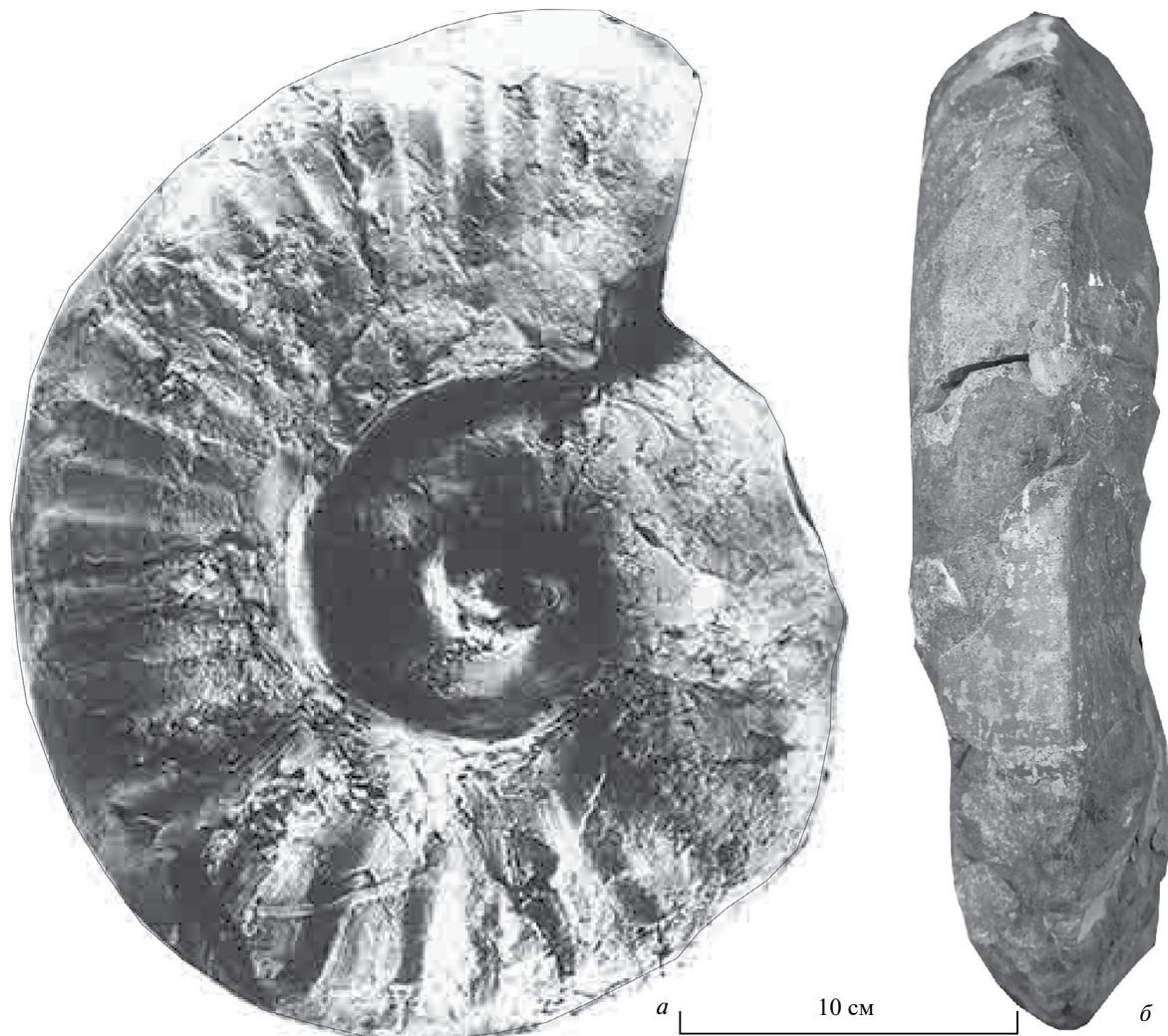


Рис. 8. *Churkites ungunensis* sp. nov., голотип ЦНИГР музей, № 1/12605: *а* – сбоку, *б* – с центральной стороны; Хабаровский край, хр. Большие Чурки, юго-западные отроги, карьер, расположенный в 5.5 км к юго-западу от пос. Унгун; нижний триас, оленекский ярус, смитский подъярус, верхнесмитская конодонтовая зона *Scythogondolella milleri*, пачка тонкого переслаивания светло-серых песчаников и зеленоватых алевролитов.

отмечается при $D = 70–100$ мм и $B = 27–50$ мм; дальнейшее ее развитие фиксируется при $D = 100–163$ мм (орнаментация жилой камеры наиболее крупного экземпляра неизвестна). Ранние и средние обороты раковины *Ch. syaskoi*, напротив, не имеют признаков грубой радиальной ребристости (при $D < 100$ мм она представлена только тонкими радиальными линиями роста; орнаментация средних оборотов при $D = 100–200$ мм усложняется только развитием радиальных складок); на наружном обороте раковины *Ch. syaskoi* при $D > 200$ мм фиксируются, однако, редко расположенные радиальные ребра (Триас и юра..., 2004; Shigeta, Kumagae, 2015). По нашим наблюдениям, грубая радиальная ребристость у *Ch. syaskoi* проявляется при $D > 230$ мм.

От *Ch. noblei* (Jenks, 2007, с. 83, рис. 7–9; Jenks, Brayard, 2018, с. 56, рис. 51, 52) из среднесмитских слоев с *Meekoceras gracilitatis* и *Owenites* Невады и Айдахо новый вид отличается большей шириной раковины, грубой радиальной орнаментацией и меньшим размером первого бокового седла лопастной линии на взрослой стадии онтогенеза по сравнению со вторым.

От *Ch. warei* (Jattiot et al., 2020, с. 51, табл. 26, фиг. J–O) из среднесмитских слоев с *Owenites* Тимора, где он встречается в ассоциации с *Nyalamites angustecostatus*, новый вид отличается крупными размерами раковины, ее меньшей эволюционностью и грубой радиальной орнаментацией. Полное сравнение с видом из Тимора невозможно из-за отсутствия данных по его лопастной линии.

Материал. Два экз. (голотип и экз. ДВГИ, № 111/853) из типового местонахождения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Захаров Ю.Д. Раннетриасовые аммоноиды востока СССР. М.: Наука, 1978. 224 с.

Захаров Ю.Д., Хорачек М., Смышляева О.П. и др. Раннеоленекские аммоноиды бассейна реки Каменушка в Южном Приморье и условия среды их обитания // Золотой век российской малакологии. Сб. трудов Всеросс. науч. конф., посвященной 100-летию проф. В.Н. Шиманского (26–27 мая 2016 г., Москва; 31 мая – 03 июня 2016 г., Саратов). Саратов: Саратовский гос. тех. ун-т им. Ю.А. Гагарина, 2016. С. 167–177.

Кемкин И.В. Геодинамическая эволюция Сихотэ-Алиня и Японского моря. М.: Наука, 2006. 258 с.

Окунева Т.М. Раннетриасовые моллюски из района хр. Большие Чурки (Хабаровский край) // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. 1976. Т. 263. С. 28–45.

Окунева Т.М. Биостратиграфия триасовых отложений южных районов востока СССР (без Приморского края) // Новые данные по биостратиграфии палеозоя и мезозоя юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 125–136.

Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 536 с.

Смышляева О.П., Захаров Ю.Д., Попов А.М. и др. Стратиграфические подразделения нижнего триаса Южного Приморья. Статья 3. Первая находка *Euflemingites prynadai* и *Shimanskyites shimanskyi* (Ammonoidea) в разрезе СМИД // Тихоокеан. геол. 2018. Т. 37. № 6. С. 21–38. DOI: 10.30911/0207-4028-37-6-21-38

Триас и юра Сихотэ-Алиня. Кн. I. Терригенный комплекс / Ред. П.В. Маркевич, Ю.Д. Захаров. Владивосток: Дальнаука, 2004. 421 с.

Brayard A., Bylund K.G., Jenks J.F. et al. Smithian ammonoid faunas from Utah: Implications for Early Triassic biostratigraphy, correlation and basinal paleogeography // Swiss J. Paleontol. 2013. V. 132. P. 141–219.

Brayard A., Jenks J.F., Bylund K.G. et al. Latest Smithian (Early Triassic) ammonoid assemblages in Utah (western USA basin) and their implications for regional biostratigraphy, biogeography and placement of the Smithian/Spathian boundary // Geobios. 2021. V. 69. № 2. P. 1–23. https://doi.org/10.1016/j.geobios.2021.05.003

Brayard A., Olivier N., Vennin E. et al. New middle and late Smithian ammonoid faunas from the Utah/Arizona border: New evidence for calibrating Early Triassic transgressive-regressive trends and paleobiogeographical

signals in the western USA basin // Global Planet. Change. 2020. V. 192. P. 103–251.

Jattiot R., Bucher H., Brayard A. et al. Smithian ammonoid faunas from northeastern Nevada: implications for Early Triassic biostratigraphy and correlation within the western USA basin // Palaeontogr. Abt. A. 2017. V. 309. P. 1–89.

Jattiot R., Bucher H., Brayard A. Smithian (Early Triassic) ammonoid faunas from Timor: taxonomy and biochronology // Palaeontogr. Abt. A. 2020. V. 317. P. 1–137.

Jenks J.F. Smithian (Early Triassic) ammonoid biostratigraphy at Crittenden Springs, Elko County, Nevada and a new ammonoid from the Meekoceras gracilitatis Zone // Bull. New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. 2007. V. 40. P. 81–90.

Jenks J.F., Brayard A. Smithian (Early Triassic) ammonoids from Crittenden Springs, Elko County, Nevada: taxonomy, biostratigraphy and biogeography // Bull. New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. 2018. V. 78. P. 1–175.

Jenks J.F., Brayard A., Brühwiler T., Bucher H. Smithian (Early Triassic) ammonoids from Crittenden Springs, Elko County, Nevada: Implications for taxonomy, biostratigraphy and biogeography // Bull. New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. 2010. V. 48. P. 1–41.

Popov A.M., Zakharov Y.D., Volynets E.B., Ushkova M.A. First data on brachiopod and plant fossils from the uppermost Olenekian (Lower Triassic) of South Primorye, Russian Far East, and their stratigraphical and palaeoclimatological significance // 3rd Intern. Congr. on Stratigraphy (2–5 July 2019, Milano, Italy). Abstract book. Milano: Soc. Geol. Ital. 2019. P. 445.

Shigeta Y., Kumagae T. Churkites, a trans-Pantalaric Early Triassic ammonoid genus from South Primorye, Russian Far East // Paleontol. Res. 2015. V. 19. P. 219–236.

Zakharov Y.D., Bondarenko L.G., Popov A.M. Lower Triassic stratigraphic units of southern Primorye. Paper 1: First record of ammonoids of the genus Churkites on the coast of the Ussuri Gulf // Russ. J. Pacific Geol. 2014. V. 8. P. 391–403.

Zakharov Y.D., Bondarenko L.G., Popov A.M., Smyshlyayeva O.P. New findings of latest early Olenekian (Early Triassic) fossils in South Primorye, Russian Far East, and their stratigraphical significance // J. Earth Sci. 2021. V. 32. № 1. P. 1–19.

<https://doi.org/10.1007/s12523-020-1390-y>

Zakharov Y.D., Moussari Abnabi N. The ammonoid recovery after the end-Permian mass extinction: Evidence from the Iran-Transcaucasia area, Siberia, Primorye, and Kazakhstan // Acta Palaeontol. Pol. 2013. V. 58. № 1. P. 127–147. <http://dx.doi.org/10.4202/app.2011.0054>

Объяснение к таблице III

Фиг. 1, 2. *Churkites subungunensis* sp. nov.: 1 – голотип ДВГИ, № 110/853: 1а – сбоку, 1б – с вентральной стороны, 1в – поперечное сечение оборота при $D = 96$ мм, 1г – поперечное сечение оборота при $D = 116$ мм; 2 – экз. ДВГИ, № 111/853: 2а – сбоку, 2б – участок вентральной стороны при $D = 160$ мм; Южное Приморье, Западный СМИД; нижний триас, оленекский ярус, смитский подъярус (верхнесмитская зона *Anasibirites nevolini*). Длина масштабной линейки 20 мм.

The Early Triassic Ammonoids of the Genus *Churkites* Okuneva, 1990: New findings in South Primorye and Phylogenetic Reconstructions

Y. D. Zakharov¹, I. V. Borisov², O. P. Smyshlyaea¹, L. G. Bondarenko¹, A. M. Popov¹

¹*Far Eastern Geological Institute, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia*

²*Far Eastern State Institute of Arts, Vladivostok, 690017 Russia*

Data on the distribution of early Olenekian ammonoids of the genus *Churkites* (family Arctoceratidae Arthaber, 1911) from a new locality in South Primorye (Artyomovka River basin, Shtykovskiye Prudy) are given. The new species of *Churkites* (*Ch. ungunensis* sp. nov. and *Ch. subungunensis* sp. nov.) are described on the basis of material from the lower Olenekian zones of the Khabarovsk region (T.M. Okuneva's collection) and South Primorye. The type species of the genus *Churkites* (*Ch. egregius* Zharnikova et Okuneva, 1990) is described in a different volume than previously proposed. It is proposed to distinguish three phylogenetic lineages within the genera *Arctoceras* (*A. tuberculatum*) and *Churkites* (six species): (I) *Arctoceras tuberculatum* – *Churkites noblei* – *Ch. egregius*, (II) *Ch. egregius* – *Ch. syaskoi* and (III) *Ch. syaskoi* – *Ch. subungunensis* – *Ch. ungunensis*.

Keywords: Biostratigraphy, ammonoids of the family Arctoceratidae, phylogeny, lower Olenekian, Russian Far East

Таблица III

