

УДК 564.53:551.762.2

БЕЗНОСОВ Н. В.

## К СИСТЕМАТИКЕ ПЕРИСФИНКТИД (AMMONOIDEA)

Даны диагнозы родов и подродов среднеюрских перисфинктид, входящих в подсемейства *Gracilisphinctinae* subfam. nov. (*Prorsisphinctes* Buckman с подродами *Prorsisphinctes* Buckman и *Planisphinctes* Buckman; *Gracilisphinctes* Buckman с подродами *Gracilisphinctes* Buckman и *Prevalia* Stephanov; *Choffatisphinctes* gen. nov.) и *Grossouvriinae* Spath (*Loboplanulites* Buckman; *Homeoplanulites* Buckman с подродами *Parachoffatia* Mangold и *Homeoplanulites* Buckman; *Subgrossouvria* Spath и *Wagnericeras* Buckman). Подродовые названия применены для обозначения диморфных пар.

В статье рассматриваются среднеюрские перисфинктиды, большая часть которых до последнего времени объединялась в составе подсемейства *Grossouvriinae* Spath, 1930 (= *Pseudoperisphinctinae* Schindewolf, 1925), часть включалась в подсемейство *Zigzagiceratinae* Buckman, 1920. Наиболее древние перисфинктиды — *Leptosphinctinae* и *Zigzagiceratinae* — были рассмотрены автором и И. А. Михайловой ранее [1].

Подсемейство *Pseudoperisphinctinae* основано (как «секция *Pseudoperisphinctida*») на ошибочной интерпретации порядка заложения внутренних боковых лопастей у «*Perisphinctes*» *rotundatus* Roemer [16, с. 523]. Этот единственный вид рода *Pseudoperisphinctes* Schindewolf, 1923 различные авторы включали в состав *Siemiradzka* Hyatt [19, 23]. В. Хан [7], переизучивший оригиналы «*Perisphinctes*» *rotundatus*, показал их принадлежность к роду *Homeoplanulites* Buckman, 1922. Поскольку название *Pseudoperisphinctes* невалидно, невалидным является и произведенное от него название подсемейства. Л. Спэт [19] вместо *Pseudoperisphinctinae* предложил *Grossouvriinae*, отвергнутое В. Аркеллом [3, 4] и вновь восстановленное Ш. Мангольдом [10]. *Grossouvria*, по Мангольду, объединяет микроконхи *Choffatia* Siemiradzki, 1898 и *Subgrossouvria* Spath, 1924. Типовой вид *Grossouvria* — *Ammonites sulciferus* Oppel рассматривается как микроконх *Subgrossouvria*.

*Subgrossouvria* вместе с *Choffatia* и *Homeoplanulites* образуют достаточно четко отграниченную ветвь среднеблатско-келловейских перисфинктид, связанную через *Loboplanulites* с *Gracilisphinctes*. Поскольку название *Grossouvriinae* произведено от названия микроконхового подрода этой ветви, то и должно быть сохранено за ней.

Непосредственными потомками *Leptosphinctes* являются *Prorsisphinctes*, приводящие через *Gracilisphinctes* к келловейским *Indosphinctes*. Несмотря на обилие ранее предложенных названий подсемейств, названия для этой группы родов нет, что, вероятно, связано с банальностью признаков их раковин. Для этого отрезка основного ствола перисфинктид, связывающего лептосфинктин с позднеюрскими перисфинктидами, предлагается новое название — *Gracilisphinctinae*.

## ПОДСЕМЕЙСТВО GRACILISPHINCTINAE BESNOSOV, SUBFAM. NOV.

Раковины плоскоспиральные, преимущественно эволютные, на средних стадиях онтогенеза несущие ветвящиеся ребра, всегда с пережимами, обычно ограниченными какой-либо стадией онтогенеза, могут присутствовать следы старых устьев в виде параболических ребер и бугорков. Формула лопастной линии:  $(V_1V_1)UU'I_2 \dots I_1I_1D$ . Подсемейство включает четыре рода: *Prorsisphinctes* Buckman, 1921; *Gracilisphinctes*

Buckman, 1920; Indosphinctes Spath, 1930; Choffatisphinctes gen. nov. Отличается от Zigzagiceratinae отсутствием в онтогенезе стадии zigzag, от Grossouviinae — отсутствием на средних стадиях онтогенеза грубой боковой ребристости, от предковых Leptosphinctinae — отсутствием ослабления ребер на вентральной стороне, более крупными размерами, сложнее модифицирующейся в онтогенезе ребристостью и сильнее рассеченными лопастями.

### Род Prorsisphinctes Buckman, 1921

Типовой вид — *Perisphinctes pseudomartinsi* Siemiradzki, 1899; верхний байос, зона parkinsoni; Нормандия.

Диагноз. Диморфный род. Макроконхи до 250 мм, микроконхи до 120 мм. Пережимы развиты в конце фрагмокона и на жилой камере. Ребристость густая, состоит преимущественно из двуветвистых ребер, кроме которых присутствуют простые, вставные и трехветвистые. Вентральные ребра по силе равны боковым.

Состав. Два подрода: *M Prorsisphinctes* Buckman, 1921 и *m Planisphinctes* Buckman, 1922.

Сравнение. От других грацилисфинктин отличается преобладанием двуветвистых ребер.

Замечания. Л. Спэт [19] включил *Prorsisphinctes* в синонимику «*Leptosphinctes* s. l.», В. Аркелл [3] рассматривал его как подрод *Leptosphinctes*. Точку зрения Аркелла приняли К. Стурани [21] и Л. Кристин [8]. Типовой вид *Prorsisphinctes* — *P. pseudomartinsi* не принадлежит к роду *Leptosphinctes*, так как обладает вентральными ребрами «или одинаковыми с боковыми, или сильнее их» [17, с. 328].

Распространение. Верхний байос (зоны *garantiana* — *parkinsoni*) — нижний бат; Англия, Франция, ФРГ, Австрия, Италия, Болгария, Кавказ и Туркмения.

### Подрод *Prorsisphinctes* Buckman, 1921

*Prorsisphinctes*: Buckman, 1921, табл. 200.

*Lobosphinctes*: Buckman, 1923, табл. 447.

*Leptosphinctes* (*Prorsisphinctes*): Arkell, 1957, с. 313; 1957—1958, с. 167; Krystyn, 1972, с. 265.

*Planisphinctes* (*Lobosphinctes*): Westermann, 1958, с. 88; Mangold, 1970, с. 22.

*Procerites* (*Lobosphinctes*): Pavia, 1971, p. 139.

Типовой вид — *Perisphinctes pseudomartinsi* Siemiradzki, 1899; верхний байос, зона parkinsoni; Нормандия.

Диагноз (табл. VI, фиг. 1). Жилая камера занимает около одного оборота. Устье с прямыми боковыми краями и приустьевым пережимом.

Видовой состав. Восемь видов: *P. (P.) pseudomartinsi* (Siemiradzki) из зоны *garantiana* Франции, *P. (P.) omphalicus* Buckman и *P. (P.) meseres* Buckman из зоны *garantiana* Англии, *P. (P.) costulatus* (Buckman) и *P. (P.) intersertus* (Buckman) из зоны parkinsoni Англии, *P. (P.) evolutoides* (Siemiradzki) из нижнего бата Франции, *P. (P.) venetus* Sturani из зоны parkinsoni Италии, *P. (P.) hoffmani* (Gemmellaro) из нижнего бата Сицилии. Не описанные или требующие ревизии виды известны из верхнебайосских и нижнебатских отложений Кавказа и Туркмении<sup>1</sup>.

Замечания. Аркелл [4] рассматривал *Lobosphinctes* Buckman как *Procerites* Siemiradzki. Стурани [21], Вестерманн [23] и Мангольд [10] считают *Lobosphinctes* макроконховым подродом *Planisphinctes*. Однако *Lobosphinctes* на родовом уровне неотличим от *Prorsisphinctes*. Последнее название имеет приоритет перед *Lobosphinctes* и *Planisphinctes* и должно быть принято в качестве родового.

<sup>1</sup> Здесь и ниже распространение за пределами СССР указано лишь для голотипов и лектотипов.

*Planisphinctes*: Buckman, 1922, табл. 327.

*Phaulozigzag*: Buckman, 1926, табл. 327; Arkell, 1957—1958, с. 175.

*Siemiradzka* (*Planisphinctes*): Arkell, 1957—1958, с. 212; Stephanov, 1972, с. 31.

*Planisphinctes* (*Planisphinctes*): Mangold, 1970, с. 22.

Типовой вид — *P. planilobus* Buckman, 1922; нижний бат; Англия.  
 Диагноз (табл. VI, фиг. 2). Раковина средних, реже мелких размеров, до 100—120 мм. Жилая камера занимает до  $\frac{3}{4}$  оборота, устье с парными боковыми ушками, расширяющимися на концах, и слабым приустьевым пережимом. Форма раковины и ребристость подобны форме и ребристости фрагмоконов у макроконхов.

Видовой состав. Шесть видов: *P. (P.) planilobus* Buckman, *P. (P.) phaulozigzag* (Buckman) и *P. (P.) torrensi* (Stephanov) из нижнего бата Англии, *P. (P.) tenuissimus* (Siemiradzki) из верхнего байоса Франции, *P. (P.) greidingensis* (Dorn) из верхнего байоса — нижнего бата ФРГ и *P. (P.) donovani* (Stephanov) из нижнего бата Болгарии. Не описанные или требующие ревизии виды известны из верхнего байоса и нижнего бата Кавказа и Туркмении.

Сравнение. Отличается от подрода *Prorsisphinctes* короткой жилой камерой и устьем с боковыми ушками.

### Род *Gracilisphinctes* Buckman, 1920

Типовой вид — *Procerites progracilis* Cox et Arkell, 1950; средний бат, зона *progracilis*; Англия.

Диагноз. Диморфный род. Макро- и микроконхи резко различны по размерам и скульптуре на поздних стадиях онтогенеза. На внутренних оборотах фрагмокона развиты пережимы.

Состав. Два подрода: *M Gracilisphinctes* Buckman, 1920 и *m Prevalia* Stephanov, 1972.

Сравнение. От предкового рода *Prorsisphinctes* отличается более крупными размерами микроконхов, модификацией ребристости в онтогенезе и развитием пережимов преимущественно на внутренних оборотах фрагмокона, от гомеоморфного рода *Procerites* — отсутствием стадии *zigzag* в онтогенезе и развитием пережимов, от *Indosphinctes* — отсутствием у макроконхов параболических ребер и ограниченным развитием схизотомных (дважды расщепляющихся) и виргатотомных ребер.

Замечания. Голотип типового вида рода *Gracilisphinctes* [5, табл. 193] представляет собой раздавленное ядро. Впервые большой ансамбль макроконхов *Gracilisphinctes* описал Аркелл [4], который рассматривал их как подрод рода *Procerites*. Хан [7] и Мангольд [10] считали название *Gracilisphinctes* синонимом *Procerites* Siemiradzki, 1898. Ю. Стефанов [20] выделил подрод *Prevalia* в составе рода *Siemiradzka* Hyatt, 1900, который рассматривается ныне как микроконховый подрод рода *Procerites* [1, 10]. Объединению *Gracilisphinctes* и *Procerites* противоречат различия в онтогенетическом развитии их раковин — отсутствие у первых стадии *zigzag*, у вторых — пережимов. *Prevalia* рассматривается как микроконховый подрод рода *Gracilisphinctes* на основании идентичного развития в онтогенезе пережимов и скульптуры.

Включение В. Ветцелем [24] *Gracilisphinctes* в синонимику *Phanerosphinctes* Buckman, 1921 противоречит правилам номенклатуры.

Судя по монографиям Аркелла [4] и Стефанова [20], а также по нашим сборам, грацилисфинкты представляют собой широко распространенную группу батских перисфинктид. Однако полная идентичность строения их внешних оборотов таковым *Procerites* является причиной того, что они описываются обычно под более ранним названием. Строение внутренних оборотов многих видов, описанных как *Procerites* и *Siemiradzka*, остается неизученным. Вероятно, многие из них могут оказаться грацилисфинктами.

Род *Gracilisphinctes* связывает позднебайосских — раннебатских *Prorsisphinctes* с келловейскими *Indosphinctes*, образуя непрерывную, нечетко разделяемую последовательность диморфных видовых пар. В развитии

макроконхов устанавливается следующая последовательность появления новых признаков: у прорисифинктов по сравнению с предковыми лептосфинктами усиливаются вентральные ребра, у грацилисфинктов по сравнению с прорисифинктами пережимы смещаются на внутренние обороты фрагмокона, а на внешних оборотах последнего и на жилой камере модифицируется ребристость, у индосфинктов на внутренних оборотах фрагмокона появляются параболические ребра, ребристость фрагмокона и жилой камеры усложняется. В развитии микроконхов наблюдается та же последовательность появления новых признаков, однако параболические ребра появляются уже у превалий. Мангольд [10], наиболее полно описавший индосфинктов, отнес их к подсемейству *Zigzagiceratinae*, основываясь на присутствии у них параболических ребер. Последние, однако, не идентичны валикам зигзагicerатин и развиваются независимо и постепенно, сначала у микроконхов предковых форм.

Кроме изменения указанных признаков в эволюции рассматриваемых родов наблюдаются прогрессирующее увеличение размеров макроконхов, усложнение расщепления ребер и увеличение рассеченности лопастной линии при сохранении общей формы раковины.

Распространение. Средний и верхний бат; Англия, Франция, ФРГ, Болгария, Туркмения и Гиссар.

#### Подрод *Gracilisphinctes* Buckman, 1920

*Gracilisphinctes*: Buckman, 1920, табл. 193.

*Procerites* (*Gracilisphinctes*): Arkell, 1957—1958, с. 174.

Типовой вид — *Procerites progracilis* Cox et Arkell, 1950; средний бат, зона *progracilis*; Англия.

Диагноз (табл. VI, фиг. 3). Раковина крупная, до 500 мм, эволюционная до полуинволюционной, причем степень инволютности может меняться в онтогенезе. Сечение внутренних оборотов фрагмокона округлое или овальное, сжатое с боков, жилых камер крупных видов — от высокоовального и яйцевидного до овального, сжатого с боков и округлого. Жилая камера занимает около одного оборота. Устье с прямыми боковыми краями. Внутренние обороты фрагмокона несут пережимы, исчезающие на его внешних оборотах и иногда вновь появляющиеся в конце жилых камер. Ребристость внутренних оборотов фрагмокона тонкая, густая, состоит преимущественно из двуветвистых ребер. На средних стадиях онтогенеза ребристость грубеет, двуветвистые ребра чередуются с трехветвистыми и вставными. В конце фрагмокона и на жилой камере боковые ребра сглаживаются, позже могут сглаживаться и вентральные ребра.

Видовой состав. Четыре вида: *G. (G.) progracilis* (Cox et Arkell), *G. (G.) vineta* Arkell, *G. (G.) magnificus* (Arkell) из среднего и верхнего бата Англии, *G. (G.) suprapalatinus* Arkell из верхнего бата ФРГ. Кроме видов, установленных Аркеллом, многие виды подрода описаны под неверным названием *Procerites*. Новые не описанные виды широко представлены в среднем — верхнем бате Средней Азии.

#### Подрод *Prevalia* Stephanov, 1972

*Siemiradzka* (*Prevalia*): Stephanov, 1972, с. 16.

Типовой вид — *Siemiradzka (Prevalia) thressa* Stephanov, 1972; средний — верхний бат; Болгария.

Диагноз (табл. VI, фиг. 4). Раковина до 150 мм. Сечение внутренних оборотов округлое, внешних — овальное, сжатое с боков. Жилая камера занимает от  $\frac{3}{4}$  до  $\frac{5}{6}$  оборота. Устье с боковыми ушками и слабым приустьевым пережимом. Пережимы развиты на фрагмоконе и жилой камере, могут сопровождаться слабыми параболическими бугорками. Ребристость внутренних оборотов тонкая, густая, состоит преимущественно из двуветвистых ребер, на внешних оборотах фрагмокона и на жилой камере ребристость грубеет, двуветвистые ребра чередуются с трехветви-

стыми и вставными, боковые и позже вентральные ребра могут сглаживаться на жилой камере.

Видовой состав. Шесть видов: *G. (P.) veriacensis* (Lissajous), *G. (P.) sparsicostatus* (Westermann), *G. (P.) bajociformis* Arkell, *G. (P.) percipicius* (Stephanov), *G. (P.) thressa* (Stephanov), *G. (P.) bassae* (Stephanov) из верхов среднего — низов верхнего бата Франции, ФРГ и Болгарии. Новые не описанные виды известны из среднего и верхнего бата Большого Балхана и Гиссара.

Сравнение. От подрода *Gracilisphinctes* отличается короткой жилой камерой и устьем с боковыми ушками.

### Род *Choffatisphinctes* Besnosov, gen. nov.

Название рода от *Choffatia* Siemiradzki.

Типовой вид — *Perisphinctes (Choffatia) faunus* Siemiradzki, 1899; нижний бат; Нормандия.

Диагноз. Раковины средние и крупные, до 200 мм, с умеренно возрастающими оборотами округлого или овального сечения, от слабо сжатого с боков до приплюснутого. Полная жилая камера и устье неизвестны. Пережимы слабые, нерегулярные. Внутренние обороты фрагмокона с двуветвистыми ребрами, внешние обороты фрагмокона и жилая камера на боках несут грубые редкие ребра, нерегулярно ветвящиеся на два, три и более вентральных ребра.

Видовой состав. Два вида: *C. faunus* (Siemiradzki) и *S. pseudo-frequens* (Siemiradzki) из верхнего байоса (зона parkinsoni) — нижнего бата Крыма, Франции и Румынии.

Сравнение. От совместно встречающегося рода *Prorsisphinctes* отличается модификацией ребристости в онтогенезе.

Замечания. И. Симирадцкий [17] отнес типовой вид предлагаемого рода к установленному им подроду *Choffatia*. Последнее название в настоящее время употребляется для обозначения одного из родов келловейских гроссуврийн. Два вида, включенные в *Choffatisphinctes*, обладают строением внутренних оборотов, аналогичным строению их у *Prorsisphinctes*, и представляют собой самостоятельную ветвь, независимую от гроссуврийн среднего бата — келловей, хотя и приобретающую сходный тип модификации ребристости.

### ПОДСЕМЕЙСТВО GROSSOUVRIINAE SPATH, 1930

Раковины плоскоспиральные, преимущественно эволютные, на средних, а иногда и на поздних стадиях онтогенеза несущие грубые ребраскладки, сопряженные с многочисленными вентральными ребрами; всегда присутствуют пережимы, могут быть параболические ребра и бугорки. Диморфны. Формула лопастной линии:  $(V_1V_1)UU^1I_2 \dots I_1I_3D$ . Включает пять родов: *Loboplanulites* Buckman, 1925; *Homeoplanulites* Buckman, 1922; *Subgrossouvria* Spath, 1924; *Choffatia* Siemiradzki, 1898; *Wagnericeras* Buckman, 1921. Отличается от *Gracilisphinctinae* наличием грубой боковой ребристости на средних стадиях онтогенеза.

### Объяснение к таблице VI Во всех случаях размеры натуральные

Фиг. 1. *Prorsisphinctes (Prorsisphinctes)* sp. nov.; экз. № 115/4140; Дагестан, сел. Датуна; средняя пудахарская подсвита, низы нижнего бата, осьпь.

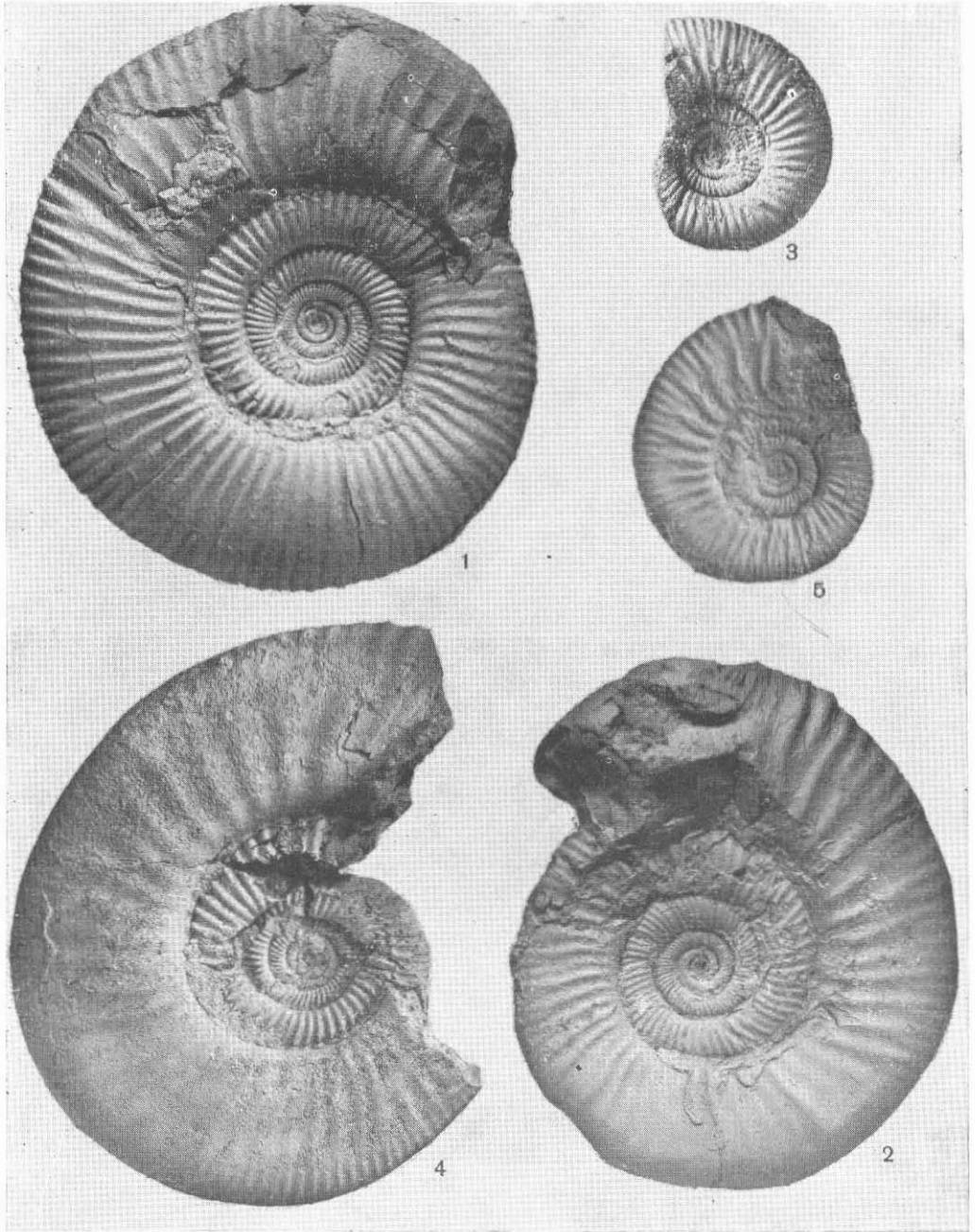
Фиг. 2. *Prorsisphinctes (Planisphinctes)* sp. nov.; экз. № 115/1269; Дагестан, сел. Датуна; средняя пудахарская подсвита, нижний бат, осьпь.

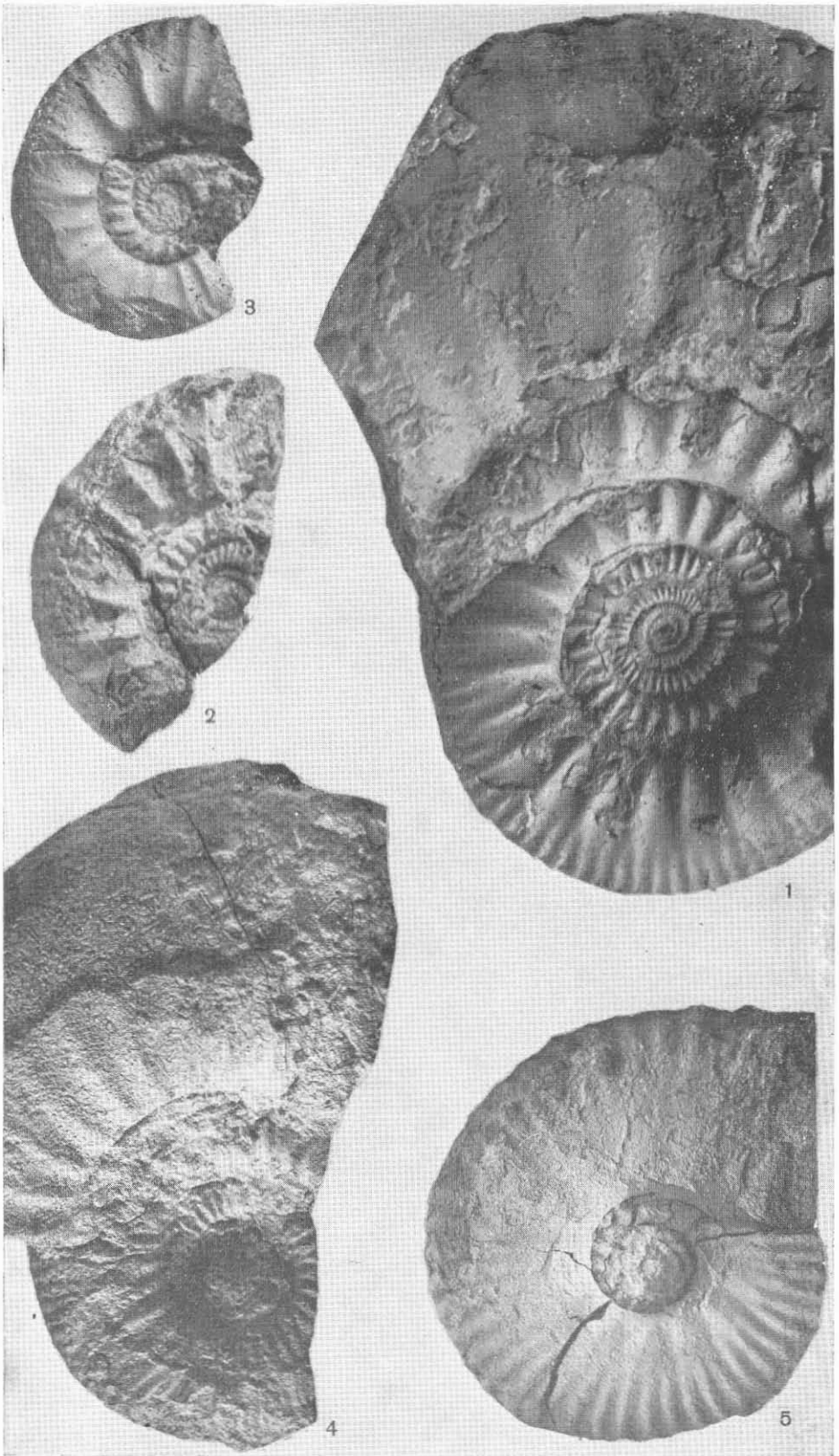
Фиг. 3. *Gracilisphinctes (Gracilisphinctes)* sp.; экз. № 115/3178, внутренние обороты фрагмокона с пережимами; Юго-Западный Гиссар, хребет Кугитангтау, урочище Сарыкамыш; кровля тангидувальской свиты, средний бат.

Фиг. 4. *Gracilisphinctes (Prevalia) thressa* (Stephanov); экз. № 115/2123; Юго-Западный Гиссар, хребет Кугитангтау, сай Вандоб, кровля тангидувальской свиты, средний бат.

Фиг. 5. *Homeoplanulites (Homeoplanulites) gambertensis* Mangold; экз. № 115/1952; Юго-Западный Гиссар, хребет Кугитангтау, сай Вандоб; байсунская свита, верхний бат, зона discus.

ТАБЛИЦА VI





## Род *Loboplanulites* Buckman, 1925

*Loboplanulites*: Buckman, 1925, табл. 596.

*Choffatia* (*Loboplanulites*): Arkell, 1957—1958, с. 212.

Типовой вид — *L. longilobatus* Buckman, 1925; верхний бат; Англия. Диагноз (табл. VII, фиг. 1). Макроконхи до 300 мм. Сечение оборотов округлое или овальное, приплюснутое, у жилых камер крупных экземпляров может становиться овальным, сжатым с боков. Жилая камера занимает около оборота. Устье с прямыми боковыми краями. Пережимы развиты на фрагмоконе. Ребристость внутренних оборотов острая, густая, состоит преимущественно из двуветвистых ребер, на средних и внешних оборотах фрагмокона на боках развиты грубые, редкие и острые ребра, расщепляющиеся на две-три более слабые ветви, кроме которых присутствуют вставные ребра. На жилой камере боковые ребра уплощаются, вентральные грубеют; у крупных экземпляров скульптура может сглаживаться полностью. Микроконхи обладают медленнее возрастающими оборотами приплюснутого сечения, жилой камерой до  $\frac{3}{4}$  оборота, устьем с боковыми ушками, показывая изменение ребристости, аналогичное ее развитию на фрагмоконах макроконхов.

Видовой состав. Четыре вида: *L. longilobatus* Buckman (M), *L. cerealis* Arkell (M) и *L. scanaiformis* Arkell (M) из среднего — верхнего бата Англии и *L. acuticostus* (Roemer) (m) из верхнего бата ФРГ. Не описанные виды известны из среднего — верхнего бата Большого Балхана и Гиссара.

З а м е ч а н и я. Род *Loboplanulites* установлен Бакменом в составе одного вида, голотип и единственный экземпляр которого представляет собой корродированный обломок фрагмокона [4, фиг. 81; 5, табл. 596]. Спэт [19] рассматривал *L. longilobatus* как форму неидентифицируемую, близкую к *Proserites* или *Choffatia*. Эльми [6] и Мангольд [10] включили *Loboplanulites* в синонимы *Subgrossouvria* Spath, 1924. Аркелл [4] применил это название для обозначения подрода рода *Choffatia*, включающего группу *Perisphinctes resuperoi* Gemmellaro. Батские *Loboplanulites*, как их описал Аркелл, отличаются от *Choffatia resuperoi* (Gemmellaro) крупными размерами, ранней потерей пережимов, сглаживанием боковых ребер на жилых камерах раньше вентральных и представляют собой широко распространенную группу батских перисфинктид, переходную от *Gracilisphinctes* к *Homeoplanulites*, *Choffatia* и *Subgrossouvria*. Виды этой группы обычно неверно описываются под названием «*Perisphinctes resuperoi*» [13] или другими [2, табл. 12, фиг. 1; табл. 13, фиг. 2]. Поскольку Аркелл [4] идентифицировал неполный голотип *L. longilobatus* с полно сохранившимися аммонитами, для рассматриваемой группы целесообразно принять название *Loboplanulites*.

## Род *Homeoplanulites* Buckman, 1922

Типовой вид — *H. homeomorphus* Buckman, 1922; нижний келловей; Англия.

### Объяснение к таблице VII Во всех случаях размеры натуральные

Фиг. 1. *Loboplanulites* sp. nov. (M); экз. № 115/3287; Юго-Западный Гиссар, Тангидувальская котловина; верхи тангидувальской свиты, средний бат.

Фиг. 2. *Subgrossouvria* sp. (M); экз. № 115/1334; Юго-Западный Гиссар, хребет Кугитангтау, родник Казанбулак; байсунская свита, верхний бат, зона *discus*.

Фиг. 3. *Subgrossouvria* sp. (m); экз. № 115/1337; Юго-Западный Гиссар, хребет Кугитангтау, родник Казанбулак; байсунская свита, верхний бат, зона *discus*.

Фиг. 4. *Homeoplanulites* (*Parachoffatia*) sp.; экз. № 115/2819; Юго-Западный Гиссар, хребет Кугитангтау, родник Казанбулак; байсунская свита, верхний бат, зона *discus*.

Фиг. 5. *Wagnericeras* sp.; экз. № 115/4015; Юго-Западный Гиссар, хребет Кугитангтау, сай Вандоб; байсунская свита, верхний бат, зона «*aspidoides*».

**Диагноз.** Диморфный род. Сечение оборотов овальное, сжатое с боков. Внутренние обороты до диаметра 30—40 мм несут параболические ребра, позже появляются пережимы. Скульптура внутренних оборотов состоит из острых двуветвистых ребер. При диаметре раковины более 50 мм боковые ребра становятся редкими и грубыми, нерегулярно ветвятся на два-три вентральных ребра, кроме которых присутствуют вставные ребра. Сглаживания ребристости на жилой камере не происходит, боковые ребра в области ветвления несколько уплощаются.

**Состав.** Два подрода: *M Parachoffatia* Mangold, 1970 и *m Homeoplanulites* Buckman, 1922.

**Сравнение.** Отличается от *Loboplanulites* меньшими размерами раковины, преимущественно овальным, сжатым с боков сечением оборотов, развитыми параболическими ребрами на внутренних оборотах и отсутствием сглаживания скульптуры на жилых камерах, от *Choffatia* — развитием параболических ребер и бугорков на внутренних оборотах.

**Замечания.** *Homeoplanulites* как микроконховый подрод *Choffatia* «предварительно» рассматривал Аркелл [4], который понимал род *Choffatia* широко, включая в него виды, рассматриваемые ныне как *Parachoffatia*. Формально объединение микроконхов *Homeoplanulites* с соответствующими им макроконхами было осуществлено Мангольд [10]. Хан [7] и вслед за ним Мангольд производили *Homeoplanulites* от *Siemiradzka*, основываясь на развитии у этих родов стадии *zigzag*. Однако параболические ребра *Homeoplanulites* отличаются от валиков *Procerites* (*Procerites*, *Siemiradzka*) и гомологичны таковым у микроконхов *Gracilisphinctes* (*Prevalia*), от которых они и происходят.

**Распространение.** Средний бат — нижний келловей; Англия, Франция, ФРГ, Австрия, Венгрия, Польша, Индия, Европейская часть СССР, Кавказ, Туркмения и Гиссар.

#### Подрод *Parachoffatia* Mangold, 1970

*Parachoffatia*: Mangold, 1970, с. 72.

**Типовой вид** — *Ammonites subbackeriae* Orbigny, 1850; верхний бат — нижний келловей; Франция.

**Диагноз** (табл. VII, фиг. 4). Раковина до 200 мм. Жилая камера занимает около оборота, устье с прямыми боковыми краями.

**Видовой состав.** Пять видов: *H. (P.) subbackeriae* (Orbigny) из верхнего бата — нижнего келловей Франции, *H. (P.) arkelli* Mangold и *H. (P.) arisphinctoides* (Arkell) из верхнего бата Англии, *H. (P.) funatus* (Orpel) из нижнего келловей ФРГ и *H. (P.) madani* (Spath) из нижнего келловей Индии. Не описанные виды известны из верхнего бата Гиссара.

#### Подрод *Homeoplanulites* Buckman, 1922

*Homeoplanulites*: Buckman, 1922, табл. 318; Arkell, 1958, с. 211; Westermann, 1958, с. 85; Hahn, 1969, с. 70; Mangold, 1970, с. 50.

*Anaplanulites*: Buckman, 1922, табл. 319.

*Pseudoperisphinctes*: Schindewolf, 1923, с. 346.

**Типовой вид** — *H. homeomorphus* Buckman, 1922; нижний келловей; Англия.

**Диагноз** (табл. VI, фиг. 5). Раковина до 150 мм. Жилая камера занимает от  $\frac{1}{2}$  до  $\frac{5}{6}$  оборота, устье с боковыми ушками.

**Видовой состав.** Семь видов: *H. (H.) homeomorphus* Buckman и *H. (H.) difficilis* (Buckman) из нижнего келловей Англии, *H. (H.) souxi* (Dominjon), *H. (H.) mangoldi* (Dominjon) и *H. (H.) gambertensis* Mangold из верхнего бата Франции, *H. (H.) rotundatus* (Roemer) из верхнего бата ФРГ и *H. (H.) ybbsensis* (Jussen) из конденсированных «клаусских слоев» (верхний бат?) Австрии. Не описанные виды известны из верхнего бата Гиссара.

**Сравнение.** От *Parachoffatia* отличается меньшими размерами, короткой жилой камерой и устьем с боковыми ушками.

З а м е ч а н и я. Хан [7] переописал типовой вид *Pseudoperisphinctes* и показал его принадлежность к *Homeoplanulites*. На этом основании *Pseudoperisphinctes* рассматривается как синоним данного подрода.

### Род *Subgrossouvria* Spath, 1924

*Subgrossouvria*: Spath, 1924, с. 13; 1931, с. 327; Elmi, 1962, с. 105.  
*Choffatia* (*Subgrossouvria*): Mangold, 1970, с. 157.  
non *Subgrossouvria*: Arkell, 1957, с. 319.

Типовой вид — *Perisphinctes abberans* Waagen, 1875; нижний — средний келловей; Индия.

Д и а г н о з (табл. VII, фиг. 2, 3). Род диморфный. Макроконхи до 200 мм. Сечение оборотов округлое, слегка приплюснутое или слабо сжатое с боков. Устье и полная жилая камера неизвестны. Пережимы развиты до конца ффрагмокона. Внутренние обороты несут тонкие двуветвистые ребра. Большая часть ффрагмокона и жилая камера на боках украшены редкими грубыми валиковидными или гребневидными ребрами, расщепляющимися на две-три более слабые ветви, кроме которых присутствуют вставные ребра. Вентральные ребра с возрастом сглаживаются. Микроконхи мелких и средних размеров, с округлым или овальным сечением оборотов. Жилая камера занимает от  $\frac{2}{3}$  до  $\frac{3}{4}$  оборота. Устье с боковыми ушками. Ффрагмокон и задняя часть жилой камеры несут параболические буторки. Ребристость ффрагмокона тонкая, густая, на жилой камере становится подобной ребристости макроконхов.

Видовой состав. 12 видов: макроконхи — *S. abberans* (Waagen), *S. blakei* Spath, *S. morleydaviesi* Spath, *S. intermedia* Spath, *S. gudjnsirensis* (Waagen), *S. coronaeformis* (Loczy), *S. stenoniformis* Spath, *S. recuperoi* (Gemmellaro), микроконхи — *S. bathonica* (Mangold), *S. torosa* (Parona et Bonarelli), *S. chanasiensis* (Mangold), *S. kontkiewici* (Spath) из верхнего бата — среднего келловей Англии, Франции, ФРГ, Австрии, Венгрии, Польши и Индии. Не описанные виды известны из верхнего бата Гиссара.

С р а в н е н и е. От *Loboplanulites* макроконхи отличаются меньшими размерами, дольше сохраняющимися пережимами, отсутствием сглаживания боковых ребер и сглаживающимися вентральными ребрами, от *Choffatia* — округлым сечением оборотов, более грубыми и несглаживающимися боковыми ребрами.

З а м е ч а н и я. В работе В. Ваагена [22] номера таблиц 40 и 41 перепутаны. Из-за этого Аркелл [3, фиг. 406] неправильно воспроизвел голотип типового вида и дал неверный диагноз рода. Ошибка Аркелла подробно рассмотрена Эльми [6]. Мангольд [10] рассматривал *Subgrossouvria* как подрод рода *Choffatia*. В связи с тем что подродовые названия у перисфинкtid используются для обозначения диморфа, их применение для обозначения обособленных групп внутри рода создает путаницу в номенклатуре. Мангольд рассматривал в качестве микроконхов *Subgrossouvria* группу *Grossouvria evexa* (Quenstedt) — *G. sulcifera* (Oppel) на основании присутствия у них пережимов. Если бы это было так, то название *Subgrossouvria* Spath, 1924 должно было бы стать или младшим синонимом, или подродовым названием рода *Grossouvria* Siemiradzki, 1898, так как *Grossouvria sulcifera* является типовым видом последнего. Однако по времени существования и типу скульптуры макроконхам *Subgrossouvria* соответствуют микроконхи, описанные Мангольдом как группа *Grossouvria kontkiewici* Siemiradzki — *G. variabilis* (Lahusen).

### Род *Wagnericeras* Buckman, 1921

*Wagnericeras*: Buckman, 1921, с. 33; Arkell, 1957—1958, с. 175; Hahn, 1969, с. 66; Mangold, 1970, с. 48.  
*Suspensites*: Buckman, 1922, табл. 316; Arkell, 1957—1958, с. 177.

Типовой вид — *Ammonites wagneri* Oppel; бат; Нормандия.

Д и а г н о з (табл. VII, фиг. 5). Род диморфный. Раковина до 150 мм.

Сечение оборотов фрагмокона почковидное, приплюснутое, жилой камеры — овальное, сжатое с боков. Полная жилая камера и устье неизвестны. Средние обороты несут на боках короткие грубые ребра, расщепляющиеся на две-три ветви, кроме которых присутствуют вставные ребра. На жилой камере скульптура сглаживается и может полностью исчезать. Боковые ребра сглаживаются раньше вентральных. Лопастная линия расчленена слабо.

Видовой состав. Семь видов: *W. wagneri* (Oppel), *W. fortocostatum* (Grossouvre), *W. bathonicum* (Arkel), *W. pseudosubtile* (Lissajous), *W. arbustigerum* (Orbigny), *W. suspensum* (Buckman) и *W. pelletieri* (Lissajous) из среднего — верхнего бата Англии, Франции и ФРГ. Не описанные виды известны из верхнего бата Гиссара.

Сравнение. От большинства родов среднеюрских перисфинктид отличается грубой ребристостью с короткими боковыми ребрами, от наиболее сходного *Loboplanulites* — отсутствием пережимов, короткими бурчатыми ребрами и слабо расчлененными лопастями.

Замечания. Большинство описанных и изображенных видов этого рода являются макроконхами. В качестве микроконха Мангольд [10] указывает «*Perisphinctes*» *pelletieri* [9, табл. 8, фиг. 3]. Строение внутренних оборотов у *Wagnericeras* неизвестно. Мангольд [10] включил этот род в подсемейство *Zigzagiceratinae*. По скульптуре и форме сечения оборотов фрагмокона *Wagnericeras* наиболее близок к *Loboplanulites* и поэтому предположительно включен в состав *Grossouvriinae*.

#### ЭВОЛЮЦИЯ И ФИЛОГЕНИЯ СРЕДНЕЮРСКИХ ПЕРИСФИНКТИД

Большинство исследователей производят перисфинктид от байосских стефаноцератид. Шиндевольф [16] выводил их из *Hammatoceratidae* на основании ошибочной интерпретации развития лопастной линии в онтогенезе («гетерохронное» развитие). Общими признаками стефаноцератид и перисфинктид являются одинаково выраженный диморфизм и одинаковый тип развития лопастной линии в онтогенезе. Различия заключаются в характере скульптуры, прежде всего в разных типах ветвления ребер у родов, достигших определенного уровня специализации. Исходя из указанной общности признаков и хронологических соотношений, стефаноцератид следует рассматривать как единственно возможных предков перисфинктид. Первые известные перисфинктиды (*Praebigotites* Wetzel) обладают мелкими, слабоскульптурованными раковинами со слабо расчлененной лопастной линией. Это, по-видимому, указывает на деспециализацию по сравнению с предковыми формами и возникновение перисфинктид путем педоморфоза.

В эволюции среднеюрских перисфинктид Мангольд [10] вслед за Стурани [21], помимо *Leptosphinctinae*, выделяет два ствола — подсемейства *Zigzagiceratinae* и *Grossouvriinae*. Оба ствола, по мнению указанных авторов, происходят от *Bigotites*. Этот род в объеме, предложенном его автором [11, 12], включал разнообразных лептосфинктин и некоторых паркинсонид. При ограничении рода *Bigotites* видами, близкими к типовому, этот род будет представлять инадаптивную ветвь паркинсонид, происходящую от *Caumontisphinctes*.

Проведенное изучение эволюции признаков среднеюрских перисфинктид позволяет представить следующую схему их филогенеза.

*Praebigotites* Wetzel и *Leptosphinctes* Buckman представляют собой непрерывный ряд, филогенез которого характеризовался прогрессирующим увеличением размеров раковин и усложнением лопастной линии и скульптуры без качественного изменения элементов раковины. Строение раковин этих родов не специализировано. *Oxysphinctes* Besnosov представляет собой инадаптивную ветвь, у макроконхов которой на взрослой стадии раковина приобретает заостренную вентральную сторону, т. е. приспособление к более активному плаванию. *Vajocisphinctes* Buckman приобретает новые признаки раковины — более вздутые и объемлющие обороты и коррелятивно связанное с этим более сложное расчленение лопастной линии

на средних стадиях онтогенеза. На поздних стадиях они возвращаются к типу раковины, общему с предковыми лептосфинктами. Филогенез и расселение лептосфинктин происходят весьма быстро. Первоначально они расселились в западной части океана Тетис (*Graebigotites*), впоследствии проникли в Тихоокеанскую область (*Leptosphinctes* Южной Аляски). Расселение *Leptosphinctes*, во всяком случае в Западной Европе, Северной Африке и Средней Азии, происходило на фоне широкой позднебайосской трансгрессии.

Грацилисфинктины в целом сохраняют морфологический и экологический тип раковины лептосфинктин. *Prorsisphinctes* и *Gracilisphinctes* подобно *Graebigotites* и *Leptosphinctes* в процессе филогенеза показывают в целом прогрессирующее увеличение размеров раковины и усложнение расчлененности лопастной линии. Кроме этого, происходит усложнение скульптуры. Примечательно смещение некоторых признаков предков — пережимов на ранние стадии онтогенеза потомков. *Choffatisphinctes*, по-видимому, представлял инадаптивную ветвь. Грацилисфинктины в поздней юре приводят к перисфинктинам. Область распространения грацилисфинктин в общем совпадает с ареалом лептосфинктин. *Gracilisphinctes* проникает на Мадагаскар одновременно с батской трансгрессией в Западной Африке.

Зигзагиператины, вернее, их основная масса, объединяемая в род *Procerites*, образуют параллельный эволюционный ряд с грацилисфинктинами. Различия в строении раковин этих двух групп проявляются на ранних стадиях онтогенеза. Плохо изученный род *Franchia*, по-видимому, связывает *Procerites* и *Leptosphinctes*. *Zigzagiceras* представляет собой инадаптивную ветвь с затянувшейся личиночной стадией и резким изменением строения макроконхов при переходе к взрослой стадии. В отличие от грацилисфинктин зигзагиператины явились тупиковой ветвью. Высокая степень гомеоморфизма *Procerites* и *Gracilisphinctes* заставляет осторожно относиться к ссылкам на распространение первого из этих родов. Достоверные процериты известны из западной части Тетиса и связанных с ней эпиконтинентальных морей Европы и Средней Азии. *Zigzagiceras* до сих пор указывался преимущественно из отложений эпиконтинентальных морей Западной Европы, Северных Альп и Мексики. Зигзагиператины и грацилисфинктины обладали раковинами, не имеющими четко выраженных признаков специализации. Судя по распространению и фациям захоронения, преимущественной средой их обитания были шельфы.

Гроссувриины через *Loboplanulites* происходят от грацилисфинктин. Особенностью их филогенеза является приобретение нового признака — грубой и редкой боковой ребристости на средних стадиях онтогенеза, что в сочетании с округлым массивным сечением оборотов можно рассматривать как адаптацию к придонному образу жизни в условиях высокой гидродинамической активности. На поздних стадиях онтогенеза большинство гроссуврийн гомеоморфны с *Gracilisphinctes* и *Procerites*. В отличие от других среднеюрских подсемейств гроссуврийны дивергируют более широко, что, возможно, связано с позднебатской — келловейской трансгрессией. Род *Wagnericeras* наряду с приобретением вздутых, относительно объемлющих оборотов и грубой ребристости испытывает упрощение лопастной линии. Область расселения гроссуврийн совпадает с ареалом грацилисфинктин.

Принятый в современной систематике перисфинктид диморфизм основан на факте параллельного развития филумов, члены которых постоянно различаются набором одних и тех же признаков. Обычно диморфизм аммонитид рассматривается как половой по аналогии с современными головоногими. При этом микроконхи отождествляются с самцами, а макроконхи — с самками. Однако проблема диморфизма еще далека от разрешения. В частности, появление новых признаков в филогенезе наблюдается, как правило, на макроконхах, в то время как микроконхи на редкость консервативны. Это противоречит известной закономерности эволюции о большей изменчивости самцов. Параболические ребра, бугорки и валики ранних стадий онтогенеза макроконхов по конфигурации соответствуют устьям микроконхов, т. е. при рассмотрении диморфизма

как полового следует допустить смену в онтогенезе этих признаков. Боковые ушки микроконхов перисфинктацей гомологичны аптихам макроконхов (это наблюдается на примере паркинсонид). Если функция аптихов как приспособления, закрывающего устье жилой камеры, очевидна, то функция боковых ушек далеко не ясна. Вряд ли можно рассматривать боковые ушки *Praebigotites* (*Otiosphinctes*), *Leptosphinctes* (*Cleistosphinctes*) и некоторых других микроконхов как приспособление для поддержания органов мягкого тела, поскольку концы ушек у них сближены так, что устье превращается в узкое Т-образное отверстие. В то же время вряд ли можно рассматривать микроконхи как проявление неотении, поскольку у многих макроконхов ранние стадии онтогенеза лишены следов параболических образований (лептосфинктины, грацилсфинктины, некоторые гроссувриины). Таким образом, факт диморфизма еще требует изучения и биологической интерпретации.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. *Безносое Н. В., Михайлова И. А.* Систематика среднеюрских лептосфинктин и зигзагидератин.— Палеонтол. ж., 1981, № 3, с. 47—60.
2. *Крымгольц Г. Я., Захаров Е. Ф.* Батские аммониты Кутитанга.— В кн.: Палеонтологическое обоснование опорных разрезов юрской системы Узбекистана и сопредельных районов. Л.: Недра, 1971, с. 4—26.
3. *Arkell W. J.* Superfamily Perisphinctaceae.— In: Treatise on invertebrate paleontology. Pt. L. Mollusca 4. Geol. Soc. America.— Univ. Kansas Press, 1957, p. 308—362.
4. *Arkell W. J.* English bathonium ammonites.— Palaeontogr. Soc., London, 1957—1958, pt 7, 8, p. 163—264.
5. *Buckman S. S.* Yorkshire types ammonites. V. 1—7. London: Wesley and Son, 1909—1930. 790 pl.
6. *Elmi S.* Considerations sur *Choffatia* (Subgrossouvria), Ammonitina, Pseudoperisphinctinae.— C. r. Soc. géol. France, 1962, p. 105.
7. *Hahn W.* Die Perisphinctidae Steinmann (Ammonoidea) des Bathoniums (Brauner Jura) im südwestdeutschen Jura.— Jahrb. geol. Landesamt Baden — Württemberg, 1969, B. 41, S. 29—86.
8. *Krystyn L.* Die Oberbajocium- und Bathonium-Ammoniten der Klaus-Schichten des Steinbruches Neumühle bei Wien.— Ann. Naturhist. Museum Wien, 1972, B. 76.
9. *Lissajous M.* Étude sur la faune du Bathonien des environs de Mâcon.— Trav. Lab. géol. Fac. sci. Lyon, 1923, Mem. 3, p. 273.
10. *Mangold C.* Les Perisphinctidae (Ammonitina) du Jura meridional au Bathonien et au Callovien.— Doc. Lab. géol. Fac. sci. Lyon, 1970, № 41, fasc. 2, p. 246.
11. *Nicolesco C. P.* Sur un nouveau genre de Perisphinctides (*Bigotella*) de l'Oolite ferrugineuse de Bayeux (Calvados).— Bull. Soc. géol. France, 1917, sér. 4, t. 16, p. 153—179.
12. *Nicolesco C. P.* Étude monographique du genre *Bigotites*.— Mem. Soc. géol. France, 1931, sér. nouv., t. 17, p. 1—52.
13. *Passendoufer E.* Étude sur la stratigraphie et la paleontologie du Jurassique haut-tannique dans les Tatras.— Trav. Inst. géol., Wilno, 1938, sér. nouv., № 4, p. 1—9.
14. *Pavia G.* Ammoniti del Baiociano superiore di Digne (Francia SE, dip. Basses — Alpes).— Boll. Soc. paleontol., Ital., 1971, v. 10, № 2, p. 75—142.
15. *Schindewolf O. H.* Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei den Ne ammonioidea Wdkd.— Centralbl. Miner. und Geol., 1923, B. 24, S. 337—350.
16. *Schindewolf O. H.* Studien zur Stammgeschichte der Ammoniten. Lief. 5.— Abhandl. Akad. Wiss. und Lit. Mainz, 1966, math.-naturwiss. Kl., № 3, S. 513—640.
17. *Siemiradzki J.* Monographische Beschreibung der Ammonitengattung Perisphinctes.— Palaeontographica, 1898—1899, B. 45—46, S. 69—352.
18. *Spath L.* On the Blake collection of ammonites from Kachh, India.— Palaeontol. Indica, 1924, new ser., v. 9, № 1, p. 1—29.
19. *Spath L.* Revision of the Jurassic cephalopod faunas of Kachh (Catch).— Palaeontol. Indica, 1927—1933, new ser., v. 9, № 2, pt 1—6, p. 945.
20. *Stephanov J.* Monograph on the Bathonian ammonite genus *Siemiradzki* Hyatt, 1900 (Nomenclature, taxonomy and phylogeny). Изв. Геол. ин-та Българ. АН, 1972, сер. палеонтол., кн. 21. 82 с.
21. *Sturani C.* Ammonites and stratigraphy of the Bathonien in the Digne — Barre area (Southeastern France, Dep. Basses — Alpes).— Boll. Soc. palaeontol. ital., 1967, v. 5, p. 1—57.
22. *Waagen W.* Jurassic fauna of Kutch; Cephalopoda.— Palaeontol. Indica, 1875, ser. 9, v. 1, pt 4, p. 107—247.
23. *Westermann G.* Ammoniten-Fauna und Stratigraphie des Bathonien NW-Deutschlands.— Beih. geol. Jahrb., Geol. Landesanst., 1958, H. 32, S. 103.
24. *Wetzel W.* Studien zur Paläontologie des nordwesteuropäischen Bathonien.— Palaeontographica, 1937, A, B. 57, S. 77—157.

Всесоюзный  
научно-исследовательский  
геологоразведочный нефтяной институт  
Москва

Поступила в редакцию  
5.XII.1979