

УДК 584.53:551.762

М.С. Месежников, С.Н. Алексеев

**О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ РАНГЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОМ РАСПРОСТРАНЕНИИ
PROGASENIA SCHINDEWOLF, 1925 (AMMONITINA, PERISPHINCTIDAE)**

В 1925 году в работе, посвященной систематике Perisphinctidae, О.Шиндевольф выделил род Progasenia, (типовой вид *P. quenstedti* Schind.), характеризующийся на молодых оборотах короткими бугорковидными первичными ребрами, а "на взрослых оборотах — перисфинктоидной ребристостью, т.е. без бугорков в точке ветвления ребер, которая приближена к наружной стороне" [13, стр. 340]. О.Шиндевольф придавал большое значение Progasenia при обосновании теории протерогенеза [14]. Действительно, эти аммониты, сохраняя на внешних оборотах скульптуру, близкую к скульптуре оксфордских перисфинктов, на внутренних оборотах имеют ребристость Rasenia, появляющихся в более высоких слоях. О.Шиндевольф в той же работе установил также род Desmosphinctes (типовой вид *Perisphinctes mniovnikensis* Nikitin, 1885), который, по его мнению, отличается от Progasenia перерывом ребер на наружной стороне. Ниже мы более подробно остановимся на значении этого признака, а пока отметим лишь, что незначительное и далеко не всегда наблюдаемое ослабление скульптуры на наружной стороне в равной мере отмечается и у Progasenia и у *Perisphinctes mniovnikensis* Nik. Поэтому В.Аркелл [9] справедливо включил Desmosphinctes в синонимику Progasenia. Н.Т.Сазонов, однако, выделяя свое семейство Ilovaiskioceratidae [7] отнес к нему и Progasenia и Desmosphinctes, отличия между которыми он видит в ослаблении ребер на наружной стороне у Desmosphinctes, а также новый вид Ilovaiskioceras (типовой вид *Ammonites anceps-albus* Quenstedt 1858 = *Ammonites stephanoides* Orpel, 1863). В качестве отличительных особенностей этого рода Н.Т.Сазонов указывает лишь низкое сечение оборотов и ослабление ребер на наружной стороне [7, стр. 145]. О.Гейер [11], а вслед за ним Г.Шайрер [12] рассматривают Progasenia в качестве подрода Rasenia, а Ilovaiskioceras включается О.Гейером в синонимику Progasenia.

Приведенный обзор показывает неопределенность ранга и объе-

ма *Prorasenia*. Между тем этот таксон представляет особый интерес, являясь одним из наиболее ярких примеров неотении и едва ли не наиболее чувствительным индикатором изменений обстановок в морских бассейнах Евразии на границе оксфорда и кимериджа.

Как уже отмечалось, некоторые палеонтологи видели отличия *Prorasenia* от *Desmosphinctes* и *Ilovaiskiocegas* в ослаблении ребристости на наружной стороне у последних двух родов. Характер скульптуры на наружной стороне является одним из важнейших систематических критериев при разграничении родов подсемейства *Aulacostephaninae*. У раннекимериджских *Rasenia* ребра на наружной стороне не ослабляются, у появляющихся несколько позже *Zonovia* отмечается V-образное понижение ребер на наружной стороне, а у позднекимериджских *Aulacostephanus* на наружной стороне имеется гладкая полоска. У *Prorasenia quenstedti* Schind., так же как и у *Ammoniti stephanoidea* Oppel и *Perisphinctes mniovnikensis* Nikitin, ребра проходят по наружной стороне без явного ослабления. Однако С.Н.Никитин [6, стр.123] отметил, что у *P.mniovnikensis* "вдоль средней линии наружной поверхности замечается слабая борозда, более резкая на жилой камере. Эта борозда соответствует вдавленности, но не совершенному перерыву ребер и ясно наблюдается только на ядрах". Аналогичные изменения скульптуры отмечались и для *Ammonites stephanoidea* [5,12]. Наличие в нашей коллекции экземпляров с хорошо сохранившейся раковиной позволяет объяснить это казалось бы преждевременное ослабление скульптуры на наружной стороне *Prorasenia* (рис.1): на стадии библикатовой скульптуры вторичные ребра повышаются на наружном перегибе, на наружной стороне высота ребер такая же как и в верхней части боковой поверхности, т.е. ниже, чем на наружном перегибе. Это обстоятельство приводит к своеобразной имитации ложбинки на поверхности раковины, причем на ядре такая ложбинка обычно незаметна. Однако иногда повышению ребер на наружном перегибе соответствует несколько угловатое сочленение боковой и наружной сторон раковины — в этом случае ребра *Prorasenia* несколько утолщаются на наружной стороне, как бы залечивая небольшую ложбинку на внутренней поверхности раковины, наблюдаемую только на ядре и почти незаметную на наружной поверхности раковины. Необходимо отметить, что эти ложбинки отмечаются только на взрослых оборотах с библикатовой (перисфинктовой) скульптурой и совершенно незаметны на внутренних оборотах с трех- и четырехраздельными ребрами. Таким образом, ослабление скульптуры на наружной стороне *Perisphinctes*

mniovnikensis Nik. (*Desmosphinctes*) и *Ammonites stephanoides* Oppel (*Ilovaiskioceras*) носит совсем иной характер, чем ослабление или перерыв ребристости у *Zonovia* и *Aulacostephanus* и не дает оснований для разграничения *Progasenia*, *Desmosphinctes* и *Ilovaiskioceras*.

Н. Г. Сазонов [7, стр. 144], отмечая близость *Progasenia* и *Desmosphinctes*, считает, что "если эти роды будут объединены, то правильнее сохранить родовое название *Desmosphinctes*: О. Шиндевольф описал род *Desmosphinctes* на стр. 325, а *Progasenia* на стр. 338 одной и той же работы". Однако согласно статье 24а Международного кодекса зоологической номенклатуры [2, стр. 15, 16] приоритет в этом случае определяется первым ревизиющим, которому и принадлежит право выбора названия, лучше всего обеспечивающего стабильность и универсальность номенклатуры. Только при невозможности такого выбора название устанавливается по порядку упоминания. В нашем случае, однако, определение *Progasenia* данное О. Шиндевольфом [13], полностью характеризует группу видов, относимых в настоящее время к этому таксону, в то время как диагностический признак *Desmosphinctes* был указан неточно. Поэтому валидным названием рассматриваемой группы аммонитов следует считать *Progasenia*, а *Desmosphinctes* и *Ilovaiskioceras* должны рассматриваться в качестве его младших синонимов.

Для установления таксономического ранга *Progasenia* нами было проведено изучение онтогенетического развития лопастных линий *Progasenia hardyi* Spath и *Rasenia coronata* Mesezhn. (рис. 2, 3). Лопастные линии этих видов развиваются аналогично - исходной является линия, состоящая из пяти лопастей V L U I D. Дальнейшее усложнение происходит вначале за счет деления лопасти I с образованием I_II_I, а затем путем вычленения из седла U/I_I лопасти U¹, а из седла U¹/L_I - лопасти U². Лопать U² симметрично делится на шве на лопасти U₁² U₁². То же самое происходит и с лопастями U³, U⁴ и т.д. Конечная формула лопастной линии *Rasenia* и *Progasenia* имеет вид (V₁V₁)L U U¹U₁² U₁³... U₁³ U₁² I_II_I D. Отличия между лопастными линиями *Rasenia* и *Proga-*

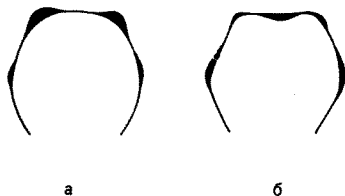


Рис. 1. Изменение высоты ребер на оборотах *Progasenia* с образованием псевдолобжинок на наружной стороне (сильно увеличено).

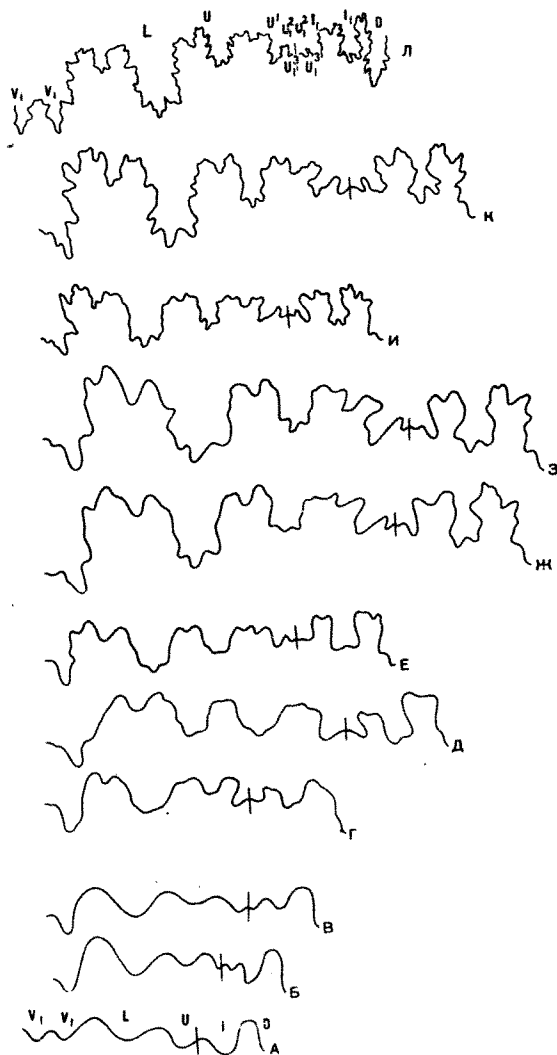


Рис. 2. Онтогенез лопастной линии *Proraspia hardyi* Spath.

Все зарисовки с экз. 7071/633 Восточный склон Приполярного Урала, р. Лопсия, нижний кимеридж.

а - третья лопастная линия при $V = 0,4$ мм (x21), б - при $V = 0,4$ мм (x21),
 в - при $V = 0,6$ мм (x21), г - при $V = 0,8$ мм (x12), д - при $V = 1,3$ мм (x12),
 е - при $V = 2,2$ мм (x6), ж - при $V = 2,3$ мм (x6), з - при $V = 2,6$ мм (x 6),
 и - при $V = 3,3$ мм (x4), к - при $V = 4,6$ мм (x4), л - при $V = 7,9$ мм (x 3).

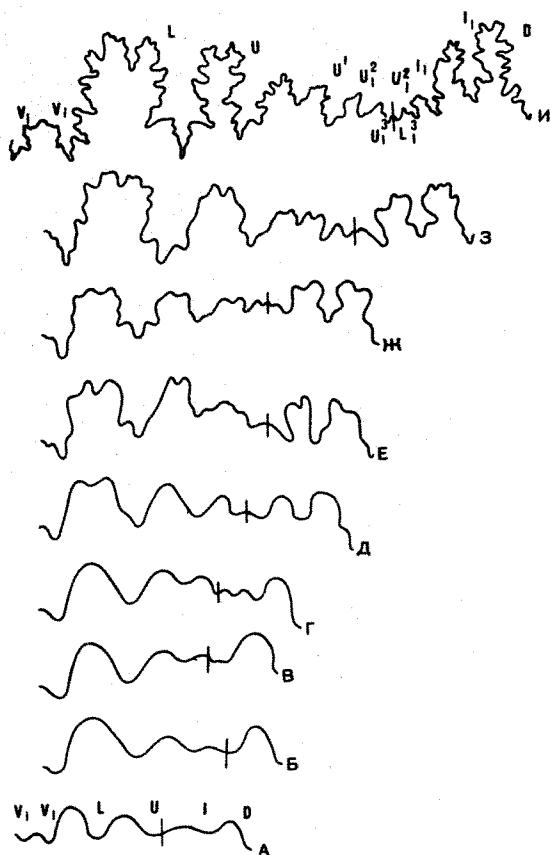


Рис. 3. Онтогенез лопастной линии *Rasenia coronata* Mesezhnikov
 Все зарисовки с экз. 921/686, Южный Таймыр, р. Левая Боярка, нижний
 кимеридж.

а - третья лопастная линия при $V = 0,3$ мм (x21), б - при $V = 0,4$ мм (x21),
 в - при $V = 0,6$ мм (x18), г - при $V = 1,0$ мм (x12), д - при $V = 1,5$ мм (x12),
 е - при $V = 2,2$ мм (x8), ж - при $V = 4,0$ мм (x6), з - при $V = 8,3$ мм (x3),
 и - при $V = 10,6$ мм (x3).

senia заключается лишь в большом числе пупковых лопастей у Rasenia (что объясняется более значительными их размерами) и различным очертанием внутренней лопасти U_1 (по терминологии О.Шиндewolfа, 15) - у Rasenia coronata эта лопасть имеет отчетливую трехконечную, а у Progasenia hardyi - двухконечную форму. Аналогичное развитие имеет и лопастная линия Aulacosterphanus eudoxus eudoxus (d'Orbigny) [15, стр.354]. Таким образом, общий ход развития лопастных линий характеризует подсемейство Aulacosterphaninae в целом и не может, казалось бы, привлекаться для разграничения более дробных таксонов. Однако рассмотрение лопастных линий Rasenia и Progasenia выявляет весьма характерное их отличие, заключающееся в значительно более раннем появлении у Progasenia лопастей $U_1^2 U_1^2$ и $U_1^3 U_1^3$. Приведенные на рисунках 2,3 конечные лопастные линии Rasenia и Progasenia идентичны, но у Progasenia hardyi эта линия зарисована при диаметре 20,8 мм, а у Rasenia coronata - при диаметре 32 мм. Таким образом, темпы усложнения лопастных линий у Progasenia значительно интенсивнее, чем у Rasenia, что и позволяет различать эти таксоны. Сходные выводы получаются и при рассмотрении внешних морфологических признаков раковины.

О.Гейер [II] при установлении подродов Rasenia в качестве одного из существенных признаков выбрал изменение скульптуры на жилой камере. К подроду Rasenia v.str. им отнесены аммониты с гладкой или аномально скульптурированной жилой камерой, к подродам Semirasenia и Eurасenia - аммониты, скульптура которых не претерпевает на жилой камере существенных изменений, к подроду Progasenia - формы с бипликатовой структурой на внешних оборотах. Необходимо отметить, однако, что масштаб этих признаков весьма различен. Если отличия Rasenia v.str., с одной стороны, и Semirasenia и Eurасenia - с другой, в значительной степени сводятся к характеру орнаментации жилой камеры, то бипликатовая скульптура у Progasenia появляется на более ранних стадиях роста и захватывает иногда около одного оборота, предшествующего жилой камере. Иными словами, речь идет о признаке более высокого ранга и более древнего заложения.

Таким образом, особенности развития лопастной линии и характер изменения скульптуры позволяют рассматривать Progasenia в качестве самостоятельного рода.

Progasenia установлены в верхнем оксфорде (зона Idoceras planula) и нижнем кимеридже (зона Sutneria platynota) Северной

Швейцарии, Вюртемберга, Франконии [11,12] и Псыльни [18], в верхнем оксфорде и нижнем кимеридже Верхнего Поволжья [1,5,6,7], в нижнем кимеридже Англии [16], Шотландии [17], басс. р.Печоры [14] и на восточном склоне Приполярного Урала [3]. При этом устанавливаются две достаточно обособленные по видовому составу ассоциации - первая приурочена к бассейнам Северной Швейцарии и юга ФРГ и включает *P.heeri* (Moesch), *P.crenata* (Qu.), *P.quenstedti* Schind., *P.paralerida* (Scheneid), *P.witteala* Opp., *P.stephanoides* Opp. Вторая ассоциация описана из Англии и Шотландии, в ее составе отмечаются *P.triplicata* (Sow.), *P.hardy* Spath, *P.bowerbanki* Spath. В отличие от этих четко обособленных ассоциаций, комплексы проразений европейской части СССР и восточного склона Урала носят смешанный характер - так, пересмотр литературы и наши собственные сборы по р.Унке позволяют сделать вывод, что в верхнем Поволжье южноевропейские *P. stephanoides* (Opp.), *P.cf. quenstedti* Schind., *P.cf. crenata* (Qu.) встречаются совместно с *P.hardy* Spath (не "*P.harbyi*", изображенная Н.Т.Сазоновым, [7], табл.П, фиг.2). *P.aff. triplicata* (Sow.) и эндемичным видом *P.uliovnikensis* (Nik.). На Приполярном Урале преобладают английские формы - *P.bowerbanki* Spath и *P.hardy* Spath, наряду с которыми встречаются *P. heeri* (Moesch) и форма, близкая к *P.quenstedti* Schind. (рис.4). В целом на состав комплекса Верхнего Поволжья большее влияние оказали миграции *Progasenia* из Южной Европы, а на состав Зауральской ассоциации - проникновения из северо-западной Европы. Однако помимо отличий в видовом составе, комплексы проразений северной и южной частей Евразии неодновременны: в то время как в южной и центральной Европе проразения появляются в позднем оксфорде, на северо-западе и севере Европы и в Западной Сибири эти аммониты установлены только в раннем кимеридже, а восточнее Енисея они неизвестны (рис.5). Таким образом, процесс расселения проразений отражает общее перемещение мерисфинктид с юга на север, имевшее ме-

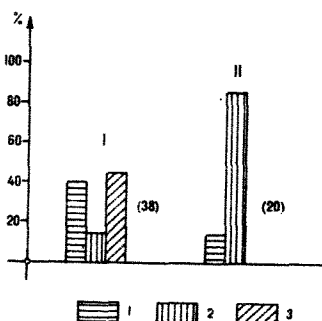


Рис. 4. Состав ассоциаций *Progasenia* Верхнего Поволжья (I) и Приполярного Урала (II). (В скобках указано число экземпляров.

1 - южногерманские виды, 2 - английские виды, 3 - эндемичные виды.

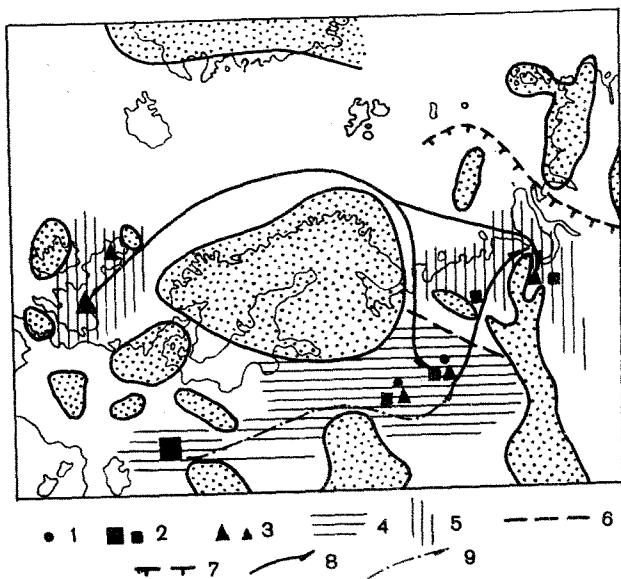


Рис. 5. Распространение *Prorastenia* в морях Евразии в конце оксфорда и начале кимериджа.

1 — *Prorastenia mniovníkensis*; 2 — *Prorastenia stephanoides*, *quenstedti*, *witteana*, *heeri*; 3 — *Prorastenia hardyi*, *triplicata*, *bowerbanki*; 4 — морские бассейны, в которых *Prorastenia* обитали в конце оксфорда — начале кимериджа; 5 — морские бассейны, в которых *Prorastenia* обитали только в начале кимериджа; 6 — северная граница ареала *Prorastenia* в оксфорде; 7 — северо-восточная граница ареала *Prorastenia* в кимеридже; 8 — пути миграции английских *Prorastenia*, 9 — пути миграции южногерманских *Prorastenia*.

сто в позднем оксфорде — раннем кимеридже.

По-видимому, основной предпосылкой проникновения *Prorastenia* и других перисфинктид в арктические бассейны явилась нивелировка температурных режимов раннекимериджских бассейнов не только в пределах Бореальной области [8], но также и, в известной мере, между окраинными субитическими (Польна) и Бореально-Атлантическими морями, хотя в последних все же, по крайней мере в начале кимериджа, не могли обитать наиболее характерные представители те-

тических фаун (*Sutneria*, *Ataxioceratinae*, *Oppeliidae*). В то же время, в отличие от бореальных *Pictonia* s.s., *Prorasenia* могли существовать лишь в относительно тепловодных бассейнах: несмотря на то что с начала кимериджа *Perisphinctidae* широко расселяются во всех бассейнах Гренландско-Хатангской провинции, *Prorasenia* распространены только в западной ее части, тогда как *Pictonia* проникают значительно восточнее и расселяются на Южном Таймыре (басс. р.Хатанги).

Таким образом, история расселения *Prorasenia* позволяет сделать вывод о том, что тетическая трансгрессия конца позднего оксфорда не захватила собственно Арктический бассейн, а в пределах Бореально-Атлантической области моря Восточной Европы, по-видимому, были более теплыми, чем моря северо-западной ее части. Начало кимериджа характеризуется нивелировкой температурных режимов и именно этим (а не адаптацией аммонитов и появлением викарирующих видов, как это было в конце кимериджа) объясняется проникновение *Prorasenia* в субарктические моря. Наконец, несмотря на однородность раннекимериджских фаун, западно-арктические моря были относительно более тепловодными, чем моря Центральной и тем более Восточной Арктики.

В заключение приводим краткое описание и систему рода *Prorasenia*.

Надсемейство *Perisphinctaceae* Steinman 1890

Семейство *Perisphinctidae* Steinmann, 1890

Подсемейство *Aulacostephaninae* Spath

Род *Prorasenia* Schindewolf, 1925

1925. *Prorasenia* Schindewolf, стр.338

1925. *Desmosphinctes* Schindewolf, стр.325

1926. *Prorasenia* Schindewolf, стр.505

1935. *Prorasenia* Spath, стр.40

1957. *Prorasenia* Arkell, стр.334

1960. *Ilovaiskioceras*, *Desmosphinctes*, *Prorasenia* Сазинов, стр.143

1961. *Rasenia* (*Prorasenia*) Geyer, стр.87

1964. *Rasenia* (*Prorasenia*) Schairer, стр.34

Типовой вид: *Prorasenia quenstedti* Schindewolf (I4, табл. XIX, фиг.1), Бойрен, Вюртемберг, ФРГ, верхний оксфорд.

Диагноз: раковины небольшого размера, внутренние обороты со скульптурой типа *Rasenia* наружные - с билликатовыми ребрами, устье с ушками.

Таблица I

Система рода *Progasenia* Schindewolf, 1925.

Число первичных ребер (P _y)	Характер ребристости	Отношение высоты (B) и толщина (T) оборотов	Ширина пупка (ш.п.) ≤ 40-42%		ш.п. ≥ 40-42%
			B < 30% D	B = 30-35% D	
P _y < 20	Ребра умеренно-резкие	B ≥ T	heeri (Moesch)		
	Ребра резкие	B < T	srenata (Qu.)		Vitteana (Opp.)
P _y > 20	Ребра умеренно-резкие	B ≥ T	quenstedti Schind. triplicata (J.Sow.)	paralepida (Schneid)	stephanoides (Opp.) bowerbanki Spath
	Ребра резкие	B ≤ T			Ребра замет-но сближены mnicovnikensis (Nik.) bargyui Spath

Примечание: 1. Все соотношения указаны для наружных оборотов

2. Количественные показатели для отдельных видов имеют статистический характер.

Сравнение: отличается от *Rasenia* строго библикатовой скульптурой взрослых раковин, появляющейся на обороте предшествующей жилой камере и более интенсивным усложнением лопастной линии.

Видовой состав: к роду *Progasenia* относятся 10 видов (табл. I), которые различаются по общей форме раковины, числу и степени резкости первичных ребер и очертанию оборотов. Устанавливается определенная зависимость между очертанием оборотов и характером скульптуры — формы с высокоовальными наружными оборотами обычно орнаментированы относительно тонкими и слабыми ребрами, напротив, раковины с низкими оборотами несут очень резкую и грубую скульптуру.

Распространение: Англия, Шотландия, ФРГ, Польша, басс. р. Волги, басс. р. Печоры, восточный склон Приполярного Урала, Западная Сибирь.

Возраст: верхний оксфорд — нижний кимеридж.

Литература

1. Герасимов П.А., Мигачева Е.Е., Стерлиа Б.П. Верхнеюрские отложения. — В кн.: Очерки региональной геологии СССР, вып. 5. МГУ, 1962, 38–76.
2. Международный кодекс зоологической номенклатуры. М.—Л., "Наука", 1966, 100.
3. Месежников М.С. Стратиграфия юрских отложений восточного склона Приполярного и Полярного Урала. — В кн.: Труды ВНИГРИ, вып. 140. Л., 1959, 85–109.
4. Месежников М.С., Захаров В.А., Козлова Г.Э., Кравец В.С., Яковлева С.П. Первые находки нижнего кимериджа в Тимано-Уральской области. — ДАН СССР, 1970, т. 191, № 9, 177–180.
5. Никитин С.Н. Юрские образования между городами Рыбинском, Мологю и Мышкиным. Мат. для геологии России, т. X. 1881, 199–331.
6. Никитин С.Н. Общая геологическая карта России, лист 71, Кострома. — "Тр. Геолкома", 1885, т. II, № 1, 184.
7. Сазонов Н.Т. Новые данные об оксфордских и кимериджских аммонитах. — В кн.: Труды ВНИГРИ, вып. XV. М., 1960, 133–161.
8. Сакс В.Н., Басов В.А., Захаров В.А., Месежников М.С. и др. Палеозоогеография бореальных морей в

юре и неокоме. В кн.: Проблемы общей и региональной геологии, Новосибирск, "Наука", 1971, 179-211.

9. Arkell W.J. Jurassic Geology of the World. Edinburg-London, 1956, 806 pp.

10. Arkell W.J. Jurassic Ammonitina in Treatise on Invertebrate palaeontology. Kansas Press, 1957, p.80-343.

11. Geyer O.F. Monographie der Perisphinctidae des unteren Unterkimeridgium im suddeutschen Jura. - "Palaeontographica", 1961, Bd.117, Abt.A, Lief.1-4, 157 pp.

12. Schairer G. Rasenien (Ammonoides) aus der platynota-Zone (Unteres Unterkimeridgium der Frankischen Alb (Bayern). Mitt. Bayer.Staatssamml. - "Palaeont.und hist. Geologie", 1969, 9, p.33-44.

13. Schindewolf O.H. Entwurf einer Systematik der Perisphincten. - "N.Jb.Miner., Geol.und Palaeont.", 1925, Abt. B, Bd. 52, p.309-343.

14. Schindewolf O.H. Zur Systematik der Perisphincten. - "N. Jb.Miner., Geol. und Palaeont.", 1926, Abt.B., Bd.55, p.497-517.

15. Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten, V.- "Abh.Math.-Naturwiss. Kl.Ak.Wissensch. und Literatur, 1966, Nr.3, p.329-417.

16. Spath L.F. The Upper Jurassic Invertebrate Fauna of Cape Leslie (Milne Land), I. Oxfordian and Lower Kimeridgian. - "Medd. om Groenland", 1935, Bd.99, No 2, 82 pp.

17. Waterston C.D. The stratigraphy and palaeontology of the Jurassic Rocks of Eathie (Cromarthy). - "Trans.Royal.Soc. Edinburg", 1951, v.LXII, pt.1, No 2, p.33-51.

18. Wiersbowski A. Cmy Oksfordzi dolny kimeryd Wyzyny Wil-lunskiej. - "Acta Geologica Polonica", 1966, vol.XVI, No 2, p.127-193.