

УДК 564.53:551.736

РЕВИЗИЯ ПЕРМСКОГО СЕМЕЙСТВА АММОНОИДЕЙ THALASSOCERATIDAE HYATT

© 2011 г. Т. Б. Леонова, М. С. Бойко

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: tleon@paleo.ru, boikomaxim@mail.ru

Поступила в редакцию 10.02.2011 г.

Принята к печати 14.02.2011 г.

В статье проанализирована история изменения взглядов на систематику и родственные связи позднепалеозойских аммоноидей семейства *Thalassoceratidae*, изложены представления авторов о составе и путях развития этой группы. Предложены и обоснованы ревизованные классификация и филогенетическая схема талассоцератид, приведены уточненные сведения о стратиграфическом и географическом распространении на видовом уровне. Исследование начальных оборотов *Thalassoceras gemmellaroi*, *Aristoceras appressum* и *Prothalassoceras bashkiricum* показало, что сифон занимает не-вентральное положение на протяжении всего первого оборота.

Талассоцератиды – немногочисленная группа очень своеобразных позднепалеозойских аммоноидей, включающая по разным данным от пяти до восьми родов, распространенных в верхнекаменноугольных, нижне- и среднепермских отложениях. Следует отметить, что представители этой группы обнаружены в самых разных регионах вне зависимости от их палеогеографической принадлежности (Арктическая Канада, США, Сицилия, Крым, Урал, Памир, Тимор и Австралия) (рис. 1). При этом

следует отметить, что в тафоценозах они обычно представлены весьма ограниченным числом экземпляров (обычно один, два, иногда до десятка экземпляров в местонахождении), что, вероятно, отражает их реальную роль в сообществах аммоноидей. Исключение составляют лишь южноуральские виды из верхнекаменноугольных и верхнеартегинских местонахождений, в которых собрано несколько сотен экземпляров талассоцератид.



Рис. 1. Схема расположения находок талассоцератид.

За время изучения семейства *Thalassoceratidae* Hyatt, 1900 было высказано немало самых разноречивых суждений относительно его таксономического состава и филогенетических связей. В.Е. Руженцев (1950) подробно рассмотрел историю развития этого таксона в составе пяти родов: *Gleboceras* Ruzhencev, 1950 и основного филогенетического ряда: *Eothalassoceras* Miller et Furnish, 1940 → *Prothalassoceras* Böse, 1919 → *Thalassoceras* Gemmellaro, 1887 → → *Epithalassoceras* Miller et Furnish, 1940, при этом шестой род — *Aristoceras* Ruzhencev, 1940 включил вместе с родом *Eumorphoceras* Girty, 1909 в состав предложенного им семейства *Eumorphoceratidae* (Руженцев, 1940). Несколько позднее тот же автор (Руженцев, 1960) ввел семейство талассоцератид в состав надсемейства *Dimorphoceratoidea* Hyatt, 1884, разделив его на два подсемейства *Thalassoceratinae* Hyatt, 1900 и *Yinoceratinae* Ruzhencev, 1960. В состав номинативного подсемейства, кроме ранее перечисленных четырех основных родов, он включил роды *Aristoceras* и *Aristoceratoides* Ruzhencev, 1960. Вместе с этим, Руженцев вывел из состава талассоцератин род *Gleboceras*, объединив последний с родом *Yinoceras* Chao, 1954 в новое подсемейство *Yinoceratinae*. Спустя почти 20 лет талассоцератоидеи были возведены в ранг самостоятельного надсемейства (Руженцев, Богословская, 1978). В его состав вошли два семейства: пермское *Thalassoceratidae* и каменноугольное *Bisatoceratidae* Miller et Furnish, 1957. В соответствии с новой версией, семейство *Thalassoceratidae* стало рассматриваться в составе прежнего номинативного подсемейства (основного филогенетического ряда и рода *Aristoceras*). Род *Aristoceratoides* был перенесен в подсемейство *Yinoceratinae* (*Yinoceras*, *Gleboceras*, *Aristoceratoides*), его ранг был повышен до семейства, которое, в свою очередь, было включено в состав надсемейства *Gonioloboceratoidea* Spath, 1934. Даже этот краткий обзор изменений взглядов одного автора показывает, что проблема состава, происхождения и родственных связей талассоцератид еще далека от своего решения.

Десять лет назад коллектив авторов (Shigeta et al., 2001), подробно изучив под электронным микроскопом строение первых оборотов 40 видов каменноугольных и пермских аммоноидей, выделил среди них семь морфотипов внутреннего строения начальных оборотов, присвоив им названия соответствующих родов: *Epicanites*, *Neopronorites*, *Daraelites*, *Goniatites*, *Marathonites*, *Agathiceras*, *Thalassoceras*. По мнению этих исследователей, морфотип *Thalassoceras* характеризуется эллиптической формой цекума, короткой просептой, сближенными просептой и примасутурой и субцентральной начальной позицией сифона. От наиболее близких морфотипов *Marathonites* и *Agathiceras* этот тип отличается только последним параметром (у морфотипа *Agathiceras* начальное положение сифона центральное, а у *Marathonites* —

вентральное). Я. Шигета и др. (Shigeta et al., 2001) исследовали продольные шлифовки трех видов талассоцератид: *Thalassoceras gemmellaroï*, *Eothalassoceras inexperans* и *Bisatoceras* sp., для всех были получены одни и те же результаты. Сифон у всех изученных форм занимает сначала субцентральной положение, а к началу второго оборота оно становится вентральным, то есть обычным для всех гониатитов. Хорошо известно, что положение сифона является признаком очень высокого таксономического ранга, так как входит в состав основных конструктивных структур раковины аммоноидей. Талассоцератиды являются второй группой, относимой большинством исследователей к отряду гониатитов, в которой сифон не является вентральным с самого начала. Этот признак был давно известен у агатицератид, у которых сифон занимает невентральное положение на протяжении четырех оборотов. Последнее обстоятельство заставило одного из авторов этой статьи (Leonova, 2002) вывести агатицератид из состава *Goniatitida*. Занимаясь ревизией семейства *Thalassoceratidae*, мы провели исследования шлифовок трех видов талассоцератид — *Thalassoceras gemmellaroï* Karpinsky, 1889, *Aristoceras appressum* Ruzhencev, 1940 и *Prothalassoceras bashkiricum* Ruzhencev, 1950. В результате было выявлено, что положение сифона у них сохраняет невентральное (субцентральной) положение на протяжении всего первого оборота (табл. III, фиг. 1–3, см. вклейку). На данном этапе исследования мы не делаем из этих фактов никаких выводов относительно систематики на уровне отрядов и подотрядов. Несомненно одно, *Thalassoceratinae* и *Aristoceratinae* являются родственными группами, которые совершенно справедливо включены в одно семейство.

В последнее десятилетие были предложены две версии классификации семейства *Thalassoceratidae*. По одной из них (Leonova, 2002) семейство было подразделено на два подсемейства: первое — *Thalassoceratinae* с родами *Gleboceras*, *Eothalassoceras*, *Prothalassoceras*, *Thalassoceras*, *Epithalassoceras* и второе — *Aristoceratinae* с родами *Aristoceras*, *Allothalassoceras* и *Aristoceratoides*. Позднекаменноугольный род *Gleboceras*, у которого при достаточно узких остроконечных ветвях вентральной лопасти наблюдается зазубренность основания наружной боковой и умбиликальной лопастей, выделялся в особую тупиковую итеративную линию, образовавшуюся в период становления талассоцератид. Подсемейство *Yinoceratinae* (роды *Yinoceras* и *Lanceoloboceras* Zhao et Zheng, 1977) рассматривалось в составе семейства *Pseudohaloritidae* Ruzhencev, 1957 отряда *Tornoceratida*. К тем же выводам о систематическом положении подсемейства *Yinoceratinae* и его составе пришли наши зарубежные коллеги на основе изучения китайского материала (Zhou et al., 2002).

Последний вариант классификации талассоцератид опубликован в ревидованном издании “Treatise ...” (Kullmann, 2009). Семейство подразделено на два подсемейства: первое – *Thalassoceratinae* с родами *Thalassoceras*, *Aristoceras*, *Aristoceratoides*, *Eothalassoceras*, *Epithalassoceras* и *Prothalassoceras* и второе – *Gleboceratinae* Kullmann, 2009 с родами *Gleboceras* и *Mapesites* Work et Boardman, 2003. Объединение этих двух родов в одно подсемейство вызывает серьезные сомнения. По очертаниям лопастной линии последний таксон действительно близок роду *Gleboceras*, но по грубой “неаммоноидной” скульптуре (рис. 2) он столь отличен от всех талассоцератид, что отнесение его к этому семейству не представляется корректным. К сожалению, формат “Treatise ...” не позволяет аргументированно объяснить причины, побудившие Ю. Кульманна ввести этот род в состав семейства *Thalassoceratidae*. При выделении рода *Mapesites* Д. Ворк и Д. Боурдман не сочли возможным включить его в какое-либо семейство палеозойских аммоноидей и обозначили его принадлежность как “Family Uncertain” (Work, Boardman, 2003). Эти исследователи сравнили новый род с *Gleboceras* и указали на близость очертаний лопастных линий этих родов и формы раковины; кроме этого, они сослались на наличие “серповидных складок или ребер” на внутренних частях боковых сторон глебоцерас. Если первые два заключения возражений не вызывают, то с последним трудно согласиться. Руженцев (1950) при первоописании рода *Gleboceras* и его типового вида *G. mirandum* совершенно определенно указывал, что “поверхность раковины почти гладкая; наблюдаются только струйки нарастания”, о наличии каких-либо ребрышек или складок упоминаний не было. Проведенное нами повторное исследование голотипа *G. mirandum*, хранящегося в отделе фондов ПИН РАН, также показало отсутствие рельефных элементов скульптуры, на внутренней части боковых сторон наблюдаются только слабо выраженные ребрышки сигмоидальной формы (рис. 2). В связи с этим, отнесение рода *Mapesites* к семейству *Thalassoceratidae* представляется некорректным. Более того, рассмотрение его в составе аммоноидей вызывает большие сомнения, поскольку подобная скульптура не известна ни у одного представителя этого подкласса. К сожалению, нет данных о размере и положении сифона у *Mapesites*, эти данные помогли бы установить его принадлежность к определенному таксону головоногих.

В этой статье мы предлагаем ревидованный вариант классификации и филогении талассоцератид, основанный на результатах собственных исследований и анализе литературного материала.

Исходным родом для всех талассоцератид был касимовско-гжельский род *Eothalassoceras* с инволютной пахионосовой раковиной (сечение оборота полуэллиптическое). Для рода характерна примитивная восьмилопастная линия, в которой основа-

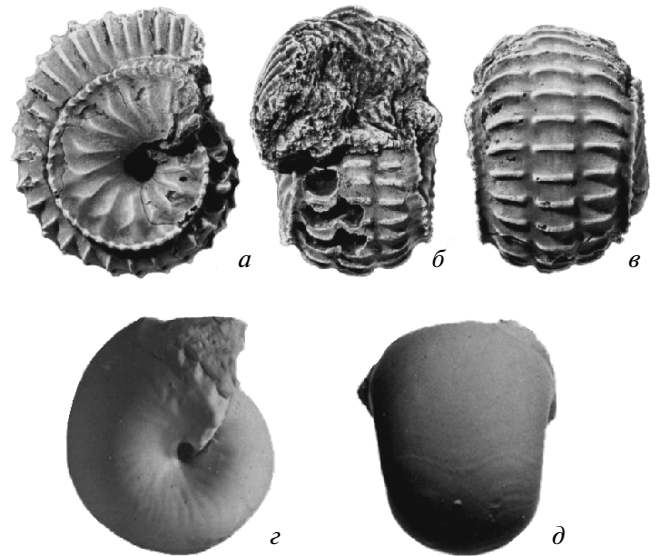


Рис. 2. Раковины: а–в – *Mapesites chautauquansis* Work et Boardman (×3) (по: Work, Boardman, 2003); г, д – *Gleboceras mirandum* Ruzhencev (×3) (по: Руженцев, 1950).

ния нешироких вентральной, боковой и умбиликальной лопастей приобрели слабую зубчатость (рис. 3). Происхождение этого рода большинством исследователей (Руженцев, Богословская, 1978; Leonova, 2002; Kullmann, 2009) связывается с родом *Bisatoceras* семейства *Bisatoceratidae*. Представители этих двух родов схожи между собой по совершенно инволютной пахионосовой форме раковины и тонкой поперечной скульптуре в виде тонких ламелл с выступами в умбиликальной зоне и на вентро-латеральном перегибе, образующих широкие мелкие синусы на боковой и вентральной сторонах. Лопастная линия восьмилопастная, с относительно широкой вентральной лопастью и высоким медиальным седлом. Основным отличием является форма вентральной лопасти с неширокими остроконечными ветвями. Вместе с этим есть указания (Chatelain, 1984), что у некоторых видов *Bisatoceras* наблюдаются неясные зубцы или неровности в основании лопастей, при этом ширина всех лопастей близка к таковой *Eothalassoceras*. Весомым аргументом в пользу объединения талассоцератид и бизатоцератид в одно надсемейство является один и тот же морфотип внутреннего строения начальных оборотов (Shigeta et al., 2001), что, несомненно, свидетельствует о родстве этих двух групп.

По нашим представлениям, от *Eothalassoceras* в конце карбона обособились две ветви: род *Aristoceras*, который характеризуется почти такой же простой лопастной линией, но при этом обладает очень своеобразной скульптурой дискоконовой раковины с двумя бороздками по вентро-латеральному краю, и род *Prothalassoceras* с дискоконовой (пахионосовой) гладкой раковиной, более широкими вет-

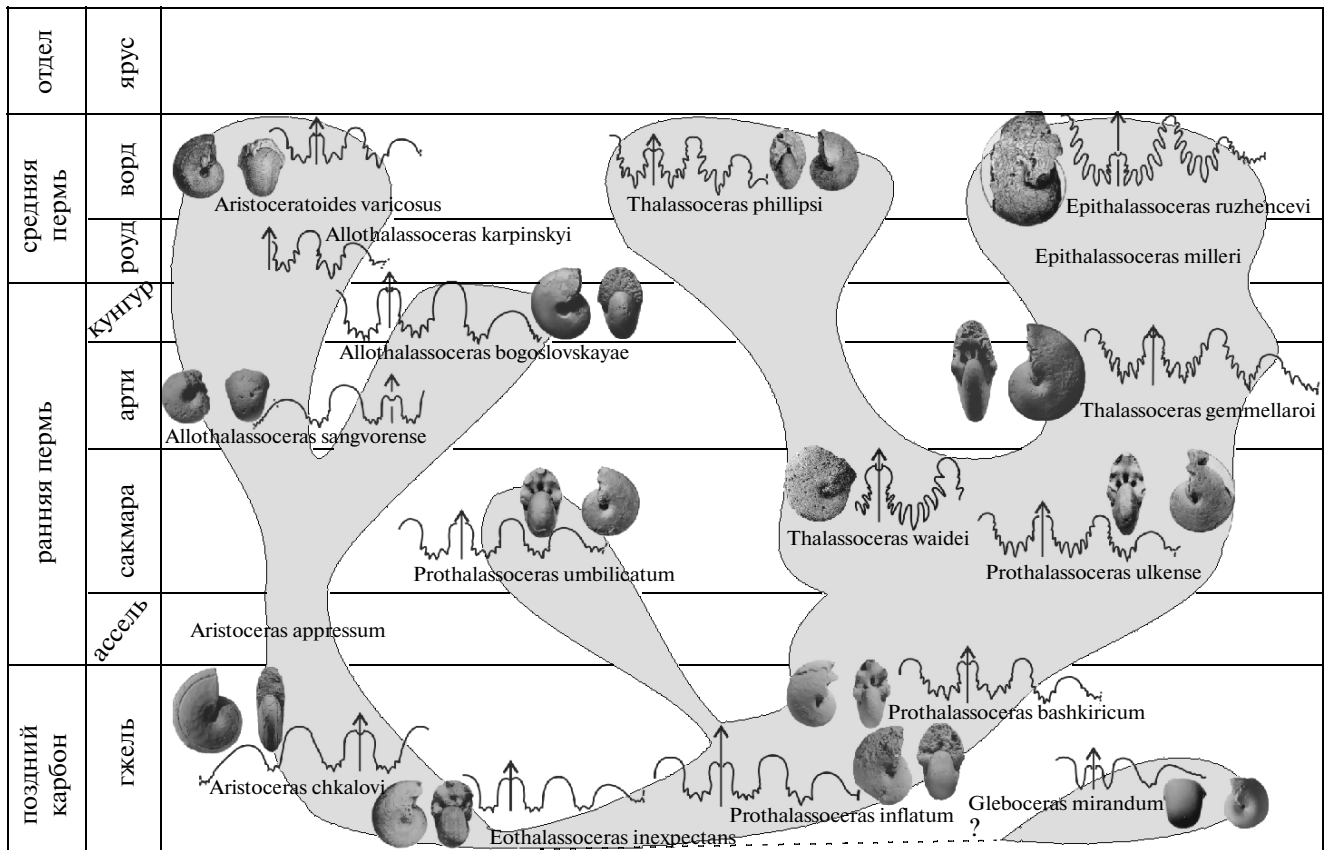


Рис. 3. Филогенетическая схема талассоцератид.

вами вентральной лопасти и более рассеченными основаниями лопастей (рис. 3).

Относительно рода *Gleboceras* до сих пор очень много неясного. Если связывать первых талассоцератид с родом *Bisatoceras*, то его можно рассматривать в качестве одной из неудавшихся попыток образования нового эволюционного тренда. Единственным признаком, который объединяет его с талассоцератидами, является рассечение оснований широкой боковой и умбиликальной лопастей, причем выражено оно очень слабо. Вместе с этим, ветви вентральной лопасти у *Gleboceras* даже уже, чем у *Bisatoceras*, и имеют остроконечную форму. Раковина субсфероконовая (такая форма не характерна для талассоцератид), поверхность слабо скульптурированная, слабо выраженные ребрышки проходят через вентральную сторону почти прямо. По своим характеристикам он не вписывается ни в одно из двух выделяемых подсемейств, и мы продолжаем рассматривать его с известной долей условности в качестве особой итерации. При этом не исключается возможность отнесения этого рода к иной группе аммоноидей. По-видимому, этот вопрос не будет разрешен до тех пор, пока не будет собран достаточный для этого материал. Необходимо получить данные по внутреннему строению начальных оборотов, что в настоящее время невозможно,

так как для исследования доступен лишь один экземпляр диаметром менее 10 мм, голотип *G. mirandum* Ruzhencev, 1950.

Подсемейство *Thalassoceratinae* представлено ортогенетическим рядом *Eothalassoceras* → *Prothalassoceras* → *Thalassoceras* → *Epithalassoceras*, в котором развитие лопастной линии происходило путем расширения ветвей вентральной лопасти, уменьшения высоты медиального седла и увеличения рассеченности всех наружных лопастей (рис. 4). Размеры раковины постепенно увеличивались. Сечение оборота менялось от эллиптического до параболоидального с максимальной шириной раковины в зоне умбилика. Умбилик или закрытый, или очень узкий. Для всех талассоцератин характерна почти гладкая раковина, на которой наблюдаются лишь тонкие линии нарастания, образующие широкий синус на боковой стороне и узкий глубокий синус на вентральной (последний признак появляется в этой ветви начиная с *Prothalassoceras*). Основное таксономическое разнообразие подсемейства представлено родами *Prothalassoceras* и *Thalassoceras*. Форма раковины и скульптура для всех видов этих родов чрезвычайно близки, а данные, позволяющие диагностировать эти таксоны, представлены в таблицах 1 и 2. Большинство видов *Prothalassoceras* и *Thalassoceras* обладают закрытым умбиликом, у

незначительной части его относительная ширина (D_u/D) превосходит 0.05. У видов *Prothalassoceras* ширина умбилика никак не коррелирует с особенностями лопастной линии. Единственной связью, которую можно установить для этого признака, является возрастной интервал: формы с относительно широким умбиликом имеют сакмарский возраст, т.е. являются самыми молодыми. Относительно широкоумбиликальные виды *Prothalassoceras* мы выделяем в особую группу (рис. 3). Для видов *Thalassoceras*, по-видимому, значительную роль играет географический фактор: относительно широкоумбиликальные формы распространены в Тетической и Австралийской областях, а в Уральской и Североамериканской – виды с закрытым или очень узким умбиликом. Биогеографическая дифференциация прослеживается среди видов *Thalassoceras* и по другому признаку – ширине ветвей вентральной и боковой лопастей. Для уральских и североамериканских видов характерна большая ширина этих лопастей, а для сицилийских и австралийских – меньшая. Это дает нам возможность разделить талассоцерасов на две группы (рис. 3). Основная входит в ортогенетическую последовательность родов *Thalassoceras* → *Epithalassoceras*, а вторая представляет боковое ответвление, включающее австралийские (*Thalassoceras waidei*) и сицилийские (*Th. phillipsi*) виды. Общая филогенетическая последовательность *Eothalassoceras* → *Prothalassoceras* → *Thalassoceras* → *Epithalassoceras* принимается всеми исследователями, изучавшими талассоцератид.

Подсемейство *Aristoceratinae* было предложено в составе трех родов: *Aristoceras* → *Allothalassoceras* → *Aristoceratoides* (Leonova, 2002). В отличие от номинативного подсемейства, основным звеном развития в этой ветви было изменение скульптуры, достаточно хорошо развитой у всех его представителей. Первый член этого ряда (*Aristoceras*) приобрел характерную деталь: две бороздки, разделенные очень узким валиком в зоне вентро-латерального перегиба. Кроме этого, боковые стороны были украшены серповидными ребрышками (рис. 5). В остальном он близок к *Eothalassoceras*, особенно по очертаниям лопастной линии. В видовом отношении этот род немногочислен, но известен достаточно широко в верхнекаменноугольных-нижнепермских отложениях Урала и Северной Америки. Сведения о втором роде подсемейства (*Allothalassoceras*) пока еще очень скудны и основаны, главным образом, на материалах из артинских и кунгурских отложений Памира и, возможно, роудских отложений Крыма. Представители этого рода первоначально были описаны О.Г. Туманской (1931, 1949, 1963) как *Thalassoceras karpinskyi* и *Th. busterense* (табл. III, фиг. 4). Каждый из этих видов был установлен по единственному образцу очень плохой сохранности. Тем не менее, даже на этих экземплярах видно, что они явно отличаются от всех ви-

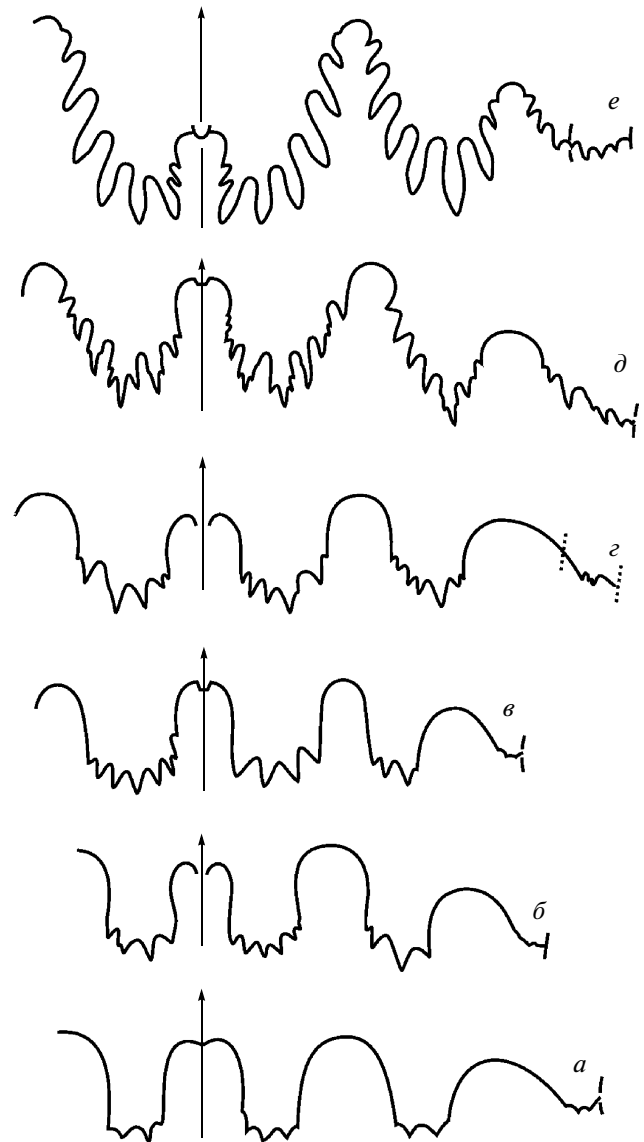


Рис. 4. Лопастные линии талассоцератин: а – *Eothalassoceras inexpectans* (Miller et Owen), б – *Prothalassoceras inflatum* Ruzhencev, в – *P. biforme* Gerassimov, г – *P. solitum* Ruzhencev, д – *Thalassoceras gemmellaroi* Karpinsky, е – *Epithalassoceras ruzhencevi* Miller et Furnish.

дов рода *Thalassoceras* примитивным строением лопастной линии, более широкой раковиной с более широким умбиликом и развитием рельефной скульптуры в вентро-латеральной зоне. *Thalassoceras karpinskyi* был утерян вместе со всей коллекцией крымских аммоноидей, и мы можем пользоваться лишь описанием в работе Туманской (1931) и ее изображением (рис. 5, г). С известной долей условности мы относим этот вид к роду *Allothalassoceras*, но не исключаем возможности, что это может быть и *Aristoceratoides*. Одним из авторов этой статьи два памирских вида талассоцератид первоначально были описаны как *Prothalassoceras bogoslovskayae* (Лео-

Таблица 1. Признаки видов рода *Prothalassoceras*

Вид	Ду/Д	Расщепленность лопастей	Местонахождение, геологический возраст
<i>P. kingorum</i>	<0.05	средняя	Техас, гжель (верхн.)
<i>P. inflatum</i>	<0.05	слабая	Урал, гжель
<i>P. jaikense</i>	<0.05	средняя	Урал, гжель
<i>P. bashkircicum</i>	<0.05	сильная	Урал, гжель (верхн.)
<i>P. serratum</i>	<0.05	средняя	Урал, ассель
<i>P. biforme</i>	<0.05	средняя	Урал, ассель
<i>P. bostocki</i>	<0.05	сильная	Аркт. Канада, сакмара
<i>P. solitum</i>	0.07–0.08	средняя	Памир, ассель–сакмара
<i>P. welleri</i>	0.06	средняя	Техас, сакмара
<i>P. dieneri</i>	0.06	слабая	Тимор, сакмара
<i>P. umbilicatum</i>	0.09	слабая	Урал, сакмара (1)

Таблица 2. Признаки видов рода *Thalassoceras*

Вид	Ду/Д	Ширина лопастей	Расщепленность лопастей	Местонахождение, геологический возраст
<i>T. multifidum</i>	<0.05	большая	сильная	Урал, сакмара
<i>T. ulkense</i>	<0.05	умеренная	средняя	Урал, сакмара
<i>T. wadei</i>	0.13	умеренная	сильная	Австралия, сакмара
<i>T. gemmellaroi</i>	<0.05	большая	сильная	Урал, арти
<i>T. mediterraneum</i>	0.09	большая	сильная	Памир, арти–кунгур
<i>T. phillipsi</i>	0.6–0.8	умеренная	сильная	Сицилия, ворд

нова, Дмитриев, 1989) и *P. sangvorense* (Левен и др., 1992). Дальнейшие исследования показали, что отнесение этих видов к роду *Prothalassoceras* было ошибочным, поскольку целый ряд признаков отличает один род от другого. Во-первых, форма раковины в значительной степени отличается от типичных проталассоцерасов пропорциями поперечного сечения со значительным превышением значения Ш/Д (относительная ширина оборота) над В/Д (относительная высота оборота). Также *Allothalassoceras* отличается и значительно большей шириной умбилика (максимальная относительная ширина умбилика Ду/Д у *Prothalassoceras* равна 0.09, а у *Allothalassoceras* – 0.23). Лопастная линия памирского рода отличается менее широкими ветвями умбиликальной при достаточно широкой боковой лопасти. Соотношение ширины и высоты одной ветви вентральной лопасти составляет у *Prothalassoceras* 0.80, а у *Allothalassoceras* 0.50–0.65, для боковой лопасти эти значения составляют 0.50 и 0.65–0.80 соответственно, т.е. у второго рода боковая лопасть относительно шире. Расщепление оснований лопастей умеренное, зубцов немного, но они достаточно глубокие. Высота медиального седла колеблется в широких пределах, оно может быть очень высоким (до 0.95 глубины вентральной лопасти) и средним. Кроме того, важным отличием между этими двумя родами является достаточно рельефная поперечная скульптура у памирских видов. Резкие ребрышки образуют на вентро-латеральном перегибе очень узкий, почти острый выступ (табл. III, фиг. 5, 7, 9). Также следует учитывать, что самые мо-

лодые виды рода *Prothalassoceras* известны из сакмарских отложений, т.е. между памирскими и уральскими формами существует значительный временной разрыв, во время которого был широко распространен общепризнанный потомок *Prothalassoceras* род *Thalassoceras*. Учитывая эти обстоятельства, для кунгурских видов с достаточно примитивной лопастной линией был предложен новый род *Allothalassoceras* Leonova, 2002.

Последний член ряда, род *Aristoceratoides*, известен из роудско-вордских отложений. Виды этого рода характеризуются мелкими широкими раковинами с умеренно узким умбиликом (Ду/Д от 0.10 до 0.20), с параболаидальным сечением оборота (табл. III, фиг. 6). Лопастная линия характеризуется неширокими вентральной и боковыми лопастями, степень их расщепленности средняя. Медиальное седло высокое (до 0.80 от глубины вентральной лопасти).

Общие черты филогенеза аристокератин заключаются в следующем. Развитие лопастной линии ограничилось незначительным усилением расщепленности оснований наружных лопастей. Ширина ветвей вентральной лопасти варьировала в небольших пределах, оставаясь близкой к ширине наружной боковой лопасти. Медиальное седло сохраняло значительную высоту на протяжении всей истории этой группы (рис. 5). Относительная ширина раковины увеличивалась, сечение оборота становилось параболаидальным, общие размеры раковины уменьшались. Наиболее характерная черта *Aristoceratoides* – наличие вентро-латеральных бороздок (табл. III, фиг. 8, 10) получила следующее развитие:

у более поздних форм в этой зоне наблюдается развитие резкого вентро-латерального выступа поперечной скульптуры (*Allothalassoceras busterense*, *A. sangvorense*, *Aristoceratoides*), смена характера и рельефности ребер и ребрышек, при этом на внутреннем ядре у некоторых из них (*Aristoceratoides varicosus*) имеются вентро-латеральные бороздки (табл. III, фиг. 6). Этот филогенетический ряд может рассматриваться как пример замедленной эволюции с некоторыми признаками регрессии.

СЕМЕЙСТВО THALASSOCERATIDAE NYATT, 1900

Thalassoceratidae: Руженцев, Богословская, 1978, с. 62; Leonova, 2002, с. 38; Kullmann, 2009, с. 102 (pars).

Д и а г н о з. Раковина пахиконовая, инволютная или совершенно инволютная, с параболическим или полуэллиптическим сечением оборота. Скульптура представлена обычно тонкими линиями нарастания или в виде продольных борозд и ребрышек. Лопастная линия из 8 лопастей. Все лопасти широкие, в процессе развития приобретали все более глубокую пальцеобразную рассеченность, сначала в основании, а затем — почти до вершины седел.

С о с т а в. Два подсемейства (характеристика дана ниже).

С р а в н е н и е. От *Bisatoceratidae* отличается рассечением вентральной и боковых лопастей.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Касимовский — вордский ярусы.

ПОДСЕМЕЙСТВО THALASSOCERATINAE NYATT, 1900

Thalassoceratidae: Руженцев, Богословская, 1978, с. 62 (pars).

Thalassoceratinae: Leonova, 2002, с. 39; Kullmann, 2009, с. 104 (pars).

Д и а г н о з. Раковина пахиконовая, совершенно инволютная, с полуэллиптическим сечением оборота. Поверхность раковины гладкая, покрытая только сигмоидальными линиями нарастания. Лопастная линия из восьми более или менее рассеченных лопастей. Ветви вентральной лопасти широкие (рис. 4).

С о с т а в. Четыре рода.

С р а в н е н и е. От второго подсемейства отличается более широкими ветвями вентральной лопасти, большей степенью рассеченности всех лопастей и отсутствием ярко выраженной скульптуры.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Касимовский — вордский ярусы.

Род *Thalassoceras* Gemmellaro, 1887

Thalassoceras: Gemmellaro, 1887, с. 69 (pars); Карпинский, 1890, с. 134; Plummer, Scott, 1937, с. 357; Miller, Furnish, 1940, с. 107; Руженцев, 1951, с. 105; Leonova, 2002, с. 39; Kullmann, 2009, с. 104.

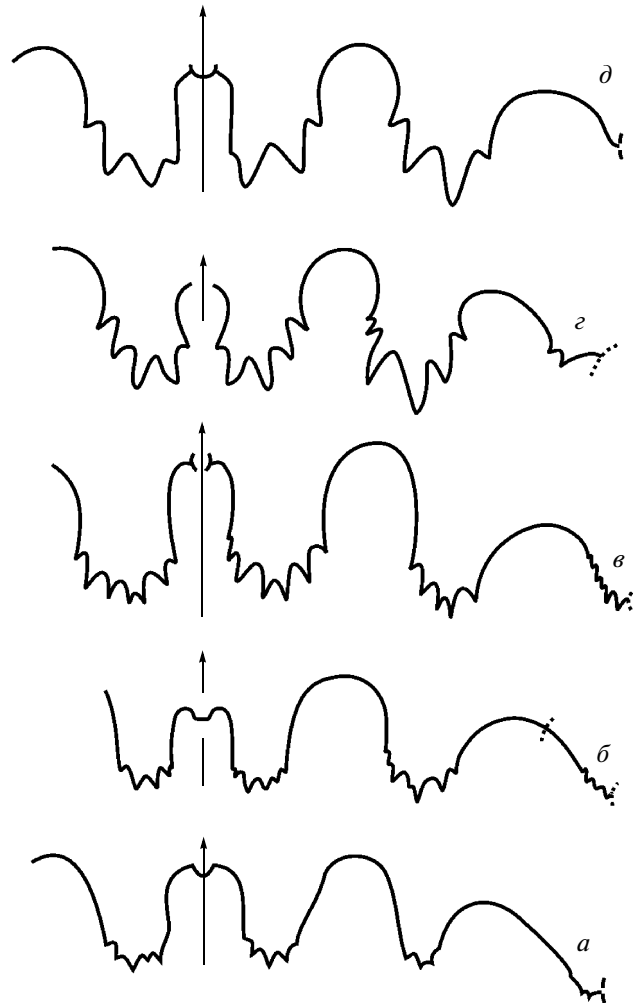


Рис. 5. Лопастные линии аристоцератин: *a* — *Aristoceras chkalovi* Ruzhencev, *б* — *Allothalassoceras sangvorense* (Leonova), *в* — *All. bogoslovskayae* (Leonova), *г* — *All. karpinskyi* (Toumanskaya), *д* — *Aristoceratoides varicosus* Gemmellaro.

1. Типовой вид *T. phillipsi* Gemmellaro, 1887 [= *T. subreticulatum* Gemmellaro, 1887] из вордского яруса о. Сицилия (слои Sosio).

2. *T. wadei* Miller, 1936 из сакмарского яруса Западной Австралии (формация Poole Sandstone, Nura-Nura Member).

3. *T. multifidum* Ruzhencev, 1951 из сакмарского яруса (тастубского и стерлитамакского горизонтов) Южного Урала.

4. *T. ulkense* Ruzhencev, 1952 из сакмарского яруса (стерлитамакского горизонта) Южного Урала.

5. *T. gemmellaro*i Karpinsky, 1889 [= *T. chabakowi* Voinova, 1934] из артинского яруса (актастинского и байгенджинского подъярусов) Урала и, возможно, Невады (формация Arcturus — RibHill).

6. *T. mediterraneum* Toumanskaya, 1949 из артинского-кунгурского (яхташского-болорского)

ярусов Памира (зыгарская, челамчинская и кочусуйская свиты).

7. *Thalassoceras* sp. из кунгурского яруса Техаса (формация Leonard) (Miller et Furnish, 1940).

Основные признаки видов *Thalassoceras* приведены в табл. 1.

Род *Eothalassoceras* Miller et Furnish, 1940

Eothalassoceras: Miller, Furnish, 1940, с. 105; Leonova, 2002, с. 41; Kullmann, 2009, с. 107.

Prothalassoceras: Miller, Owen, 1937, с. 418.

1. Типовой вид *E. inexpectans* (Miller et Owen, 1937) из касимовского яруса (нижняя часть яруса Missourian) Северной Америки.

Род *Prothalassoceras* Böse, 1917

Prothalassoceras: Böse, 1917 (1919), с. 102; Plummer, Scott, 1937, с. 357; Miller, Furnish, 1940, с. 105 (pars); Руженцев, 1950, с. 109; Leonova, 2002, с. 41; Kullmann, 2009, с. 107.

1. Типовой вид *P. welleri* Böse, 1917 из сакмарского яруса Техаса (формация Wolfcamp).

2. *P. kingorum* Miller, 1930 из гжельского яруса Техаса (формация Gaptank).

3. *P. inflatum* Ruzhencev, 1950 из гжельского яруса Южного Урала.

4. *P. jaikense* Ruzhencev, 1950 из гжельского яруса Южного Урала.

5. *P. bashkiricum* Ruzhencev, 1950 из гжельского яруса (верхней части) Южного Урала.

6. *P. serratum* Maximova, 1948 из ассельского яруса (нижнего подъяруса) Урала.

7. *P. biforme* Gerassimov, 1937 из ассельского яруса (новокуркинская свита) Урала.

8. *P. solitum* Ruzhencev, 1978 из ассельского-сакмарского яруса Памира (ташказыкская свита).

9. *P. bostocki* Nassichuk, 1971 из сакмарского яруса Канады (территории Юкон, формация Jungle Creek).

10. *P. umbilicatum* Ruzhencev, 1952 из сакмарского яруса (тастубского горизонта) Урала.

11. *P. dieneri* (Smith, 1927) из сакмарского яруса о. Тимор (слои Somohole).

Основные признаки видов *Prothalassoceras* приведены в табл. 2.

Род *Epithalassoceras* Miller et Furnish, 1940

Epithalassoceras: Miller, Furnish, 1940, с. 105; Cantu Chapa, 1997, с. 93; Leonova, 2002, с. 41; Kullmann, 2009, с. 107.

1. Типовой вид *E. ruzhencevi* Miller et Furnish, 1940 из вордского яруса Мексики (зона Waagenoceras).

2. *E. milleri* Beinert, 1971 из роудского яруса Техаса (формация Road Canyon).

ПОДСЕМЕЙСТВО ARISTOCERATINAE LEONOVA, 2002

Thalassoceratidae: Руженцев, Богословская, 1978, с. 62 (pars).

Д и а г н о з. Раковина от дискокононой до пахикононой с параблоидальным сечением оборота, от совершенно инволютной до умеренно инволютной. Скульптура в виде бороздок или резкого изгиба поперечных ребрышек в зоне вентро-латеральной перегиба. Лопастная линия талассоцератидная, характеризуется небольшой шириной ветвей вентральной лопасти и умеренной степенью рассечения наружных лопастей (рис. 5).

С о с т а в. Три рода.

С р а в н е н и е. Отличается от талассоцератин специфической скульптурой и меньшим развитием и рассечением наружных лопастей.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Гжельский—вордский ярусы.

Род *Aristoceras* Ruzhencev, 1940

Prothalassoceras: Plummer, Scott, 1937, с. 352 (pars).

Aristoceras: Руженцев, 1940, с. 524; 1950, с. 98; Leonova, 2002, с. 41; Kullmann, 2009, с. 104.

Eothalassoceras: Miller, Furnish, 1940, с. 105 (pars).

1. Типовой вид *A. chkalovi* Ruzhencev, 1940 из гжельского яруса Южного Урала.

2. *A. appressum* Ruzhencev, 1940 из нижней части ассельского яруса Южного Урала.

3. *A. keytei* (Smith, 1929) из гжельского яруса Северной Америки (верхняя часть формации Gaptank).

4. *A. caddoense* (Plummer et Scott, 1937) из гжельского яруса Северной Америки (формация Graham).

Род *Allothalassoceras* Leonova, 2002

Allothalassoceras: Leonova, 2002, с. 41.

1. Типовой вид *A. bogoslovskaya* (Leonova, 1989) из артинского (яхташского) и кунгурского (болорского) яруса Памира (челамчинская и кочусуйская свиты).

2. *A. sangvorense* (Leonova, 1992) из артинского (яхташского) яруса Памира (челамчинская свита).

3. *A. busterense* (Toumanskaya, 1949) из кунгурского (болорского) яруса Памира.

4. *A.?* *karpinskyi* (Toumanskaya, 1931) из роудского яруса Крыма (бурнинские слои).

Род *Aristoceratoides* Ruzhencev, 1960

Aristoceratoides: Руженцев, 1960, с. 206; Leonova, 2002, с. 41; Kullmann, 2009, с. 107.

Thalassoceras: Gemmellaro, 1887, с. 69 (pars).

1. Типовой вид *A. varicosus* (Gemmellaro, 1887) из вордского яруса о. Сицилия (слои Sosio).

2. *A. microdiscus* (Gemmellaro, 1887) из вордского яруса о. Сицилия (слои Sosio).

3. *A. grunaui* Beinert, 1971 из вордского яруса о. Сицилия (слои Sosio).

4. *Aristoceratoides* sp. Beinert, 1971 из роудского яруса Мексики (слои Las Sardinias).

5. *Aristoceratoides* sp. (Liang, 1982) из вордского яруса Северо-Западного Китая (формация Fanjiatun).

Статья подготовлена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем”, проект “Гео-биологические события в эволюции пелагической биоты на примере цефалопод и радиоларий”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Карпинский А.П.* Об аммонеех артинского яруса и о некоторых сходных с ними каменноугольных формах. СПб., 1890. С. 1–192.
- Левен Э.Я., Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю.* Пермь Дарваз-Заалайской зоны Памира: фузулиниды, аммоноидеи, стратиграфия. М.: Наука, 1992. 203 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 253).
- Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю.* Раннепермские аммоноидеи Юго-Восточного Памира. М.: Наука, 1989. 198 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 235).
- Руженцев В.Е.* Новый род *Aristoceras* из верхнекаменноугольных отложений Урала // Докл. АН СССР. 1940. Т. 27. № 5. С. 524–528.
- Руженцев В.Е.* Верхнекаменноугольные аммониты Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 220 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 29).
- Руженцев В.Е.* Нижнепермские аммониты Южного Урала. 1. Аммониты сакмарского яруса. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 188 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 33).
- Руженцев В.Е.* Нижнепермские аммониты Урала. II. Аммониты артинского яруса. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 271 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 60).
- Руженцев В.Е.* Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 331 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 83).
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф.* Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Поздненамюрские аммоноидеи. М.: Наука, 1978. 336 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 167).
- Туманская О.Г.* Пермо-карбоновые отложения Крыма. Cephalopoda. Л.: Геол. изд-во Гл. геол.-развед. упр., 1931. 117 с.
- Туманская О.Г.* О пермских аммонеех Средней Азии // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1949. Т. 24. № 6. С. 49–84.
- Туманская О.Г.* Пермские аммонее Центрального Памира и их стратиграфическое значение. М.: Наука, 1963. 119 с.
- Beinert R.J.* Thalassoceratidae, Upper Paleozoic “Ceratic” ammonoids. Unpubl. Ph.D. Thesis. Dep. Geology. Univ. Iowa. 1971. 245 p.
- Böse E.* The Permo-Carboniferous ammonoids of the Glass Mountains, west Texas, and their stratigraphical significance // Bull. Texas Univ. 1917 (1919). № 1762. P. 1–241.
- Cantu-Chapa A.* Los cefalopodos del Paleozoico de Mexico // Geociencias. 1997. № 1. 130 p.
- Chatelain E.E.* Ammonoids of the Marathon Group, Middle Pennsylvanian (Desmoinesian) Arkoma Basin, Oklahoma. Unpubl. Ph.D. Thesis. Dep. Geology. Univ. Iowa. 1984. 296 p.
- Gemmellaro G.G.* La fauna dei calcari con Fusulina della valle del fiume Sosio nella provincia di Palermo // Giorn. Sci. Natur. Econ. 1887. V. 19. P. 1–106.
- Kullmann J.* Thalassoceratoidea // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. L. Mollusca 4. Revised. Lawrence: Univ. of Kansas, 2009. V. 2. P. 102–107.
- Leonova T.B.* Permian ammonoids: classification and phylogeny // Paleontol. J. 2002. V. 36. Suppl. № 1. P. S1–S114.
- Miller A.K., Furnish W.M.* Permian ammonoids of the Guadalupe Mountain region and adjacent areas // Spec. Pap. Geol. Soc. Amer. 1940. № 26. P. 1–242.
- Miller A.K., Owen J.B.* A new Pennsylvanian cephalopod fauna from Oklahoma // J. Paleontol. 1937. V. 11. № 5. P. 403–422.
- Plummer F.B., Scott G.* Upper Paleozoic ammonites in Texas // Geol. Texas. Bull. Texas Univ. 1937. V. 3. № 3701. P. 1–516.
- Shigeta Ya., Zakharov Yu.D., Mapes R.H.* Origin of the Ceraticida (Ammonoidea) inferred from the early internal shell features // Palaeontol. Res. 2001. V. 5. № 3. P. 201–213.
- Work D.M., Boardman D.R.* Mapesites, a new Upper Pennsylvanian (Lower Virgilian) ammonoid from Kansas // J. Paleontol. 2003. V. 77. № 6. P. 1195–1197.
- Zhou Z.* Several problems on the Early Permian ammonoids from South China // Palaeontol. Cathayana. 1985. № 2. P. 179–209.
- Zhou Z., Glenister B.F., Furnish W.M.* Endemic Permian ammonoid genus *Yinoceras*, central Hunan, south China // J. Paleontol. 2002. V. 76. № 3. P. 424–430.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1–3. Положение сифона у некоторых талассоцератид: 1 – *Thalassoceras gemmellaro* Karpinsky, экз. ПИН № 317/15015, артинский ярус; 2 – *Prothalassoceras bashkiricum* Ruzhencev, экз. ПИН № 320/1538, 2а – фотография, 2б – прорисовка по фотографии; гжельский ярус; 3 – *Aristoceras arpressum* Ruzhencev, экз. ПИН № 318/1500, 3а – фотография, 3б – прорисовка по фотографии; ассельский ярус; все – с Южного Урала.

Фиг. 4. *Allothalassoceras busterense* (Tomanskaya), экз. ЦГМ № 138/5629 (×2); Памир, р. Сев. Бозтере; болорский ярус.

Фиг. 5, 7. *Allothalassoceras sangvorense* (Leonova): 5 – экз. ПИН № 4240/108 (×2); 7 – голотип ПИН № 4240/106 (×2); Дарваз, р. Сангвор; яхташский ярус.

Фиг. 6. *Aristoceratoides varicosus* Gemmellaro: 6а, 6б – ×1.5; 6в – ×1.2; о. Сицилия; вордский ярус (по: Gemmellaro, 1887, табл. 5, фиг. 20, 21; табл. 7, фиг. 33).

Фиг. 8, 10. *Aristoceras chkalovi* Ruzhencev: 8 – ПИН № 320/791 (×1.5); 10 – ПИН № 320/790 (×2); р. Урал; гжельский ярус (по: Руженцев, 1950, табл. 5, фиг. 3, 7).

Фиг. 9. *Allothalassoceras bogoslovskaya* (Leonova, 1989), экз. ПИН № 3591/411 (×2); Памир, р. Шинды; болорский ярус.

Revision of the Permian Ammonoid Family Thalassoceratidae Hyatt**T. B. Leonova, M. S. Boiko**

The paper discusses various interpretations of the taxonomy and phylogeny of the Late Paleozoic ammonoid family Thalassoceratidae, including our own interpretation of the composition and evolution of this group. We propose a revised classification and phylogenetic reconstruction of thalassoceratids, and provide updated information on the stratigraphic and geographical distribution of thalassoceratid species. Examination of the inner whorls of *Thalassoceras gemmellaroi*, *Aristoceras appressum*, and *Prothalassoceras bashkircum* has shown that the siphuncle was nonventral throughout the first whorl.

Keywords: ammonoids, thalassoceratids, Permian, Carboniferous, taxonomy, phylogenetic reconstruction, evolution, position of siphuncle.

