

УДК 564.5

Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания (Москва, 2 – 4 апреля 2015 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИНРАН. 2015. 138с. (53 илл., 16 фототаблиц).

В сборнике опубликованы материалы, представленные на совещании «Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия». В статьях рассмотрены вопросы эволюции, филогенеза, морфогенеза и экогенеза; систематики и номенклатуры; биостратиграфии, биогеографии и тафономии; морфологии и методики исследования ископаемых и современных головоногих моллюсков. В специальном разделе кратко освещен научный вклад выдающихся русских исследователей цефалопод К.Н. Несиса, А.А. Кейзерлинга, А.О. Михальского и американского палеонтолога Дж. П. Смита.

Сборник предназначен для научных сотрудников, преподавателей ВУЗов, аспирантов, студентов старших курсов, специализирующихся по палеонтологии и зоологии беспозвоночных.

Сборник издан при поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (подпрограмма 2).

## **CONTRIBUTIONS TO CURRENT CEPHALOPOD RESEARCH: MORPHOLOGY, SYSTEMATICS, EVOLUTION, ECOLOGY AND BIOSTRATYGRAPHY**

Contributions to current cephalopod research: Morphology, Systematics, Evolution, Ecology and Biostratigraphy. Proceeding of conference (Moscow, 2 – 4 April, 2012); Russian Academy of Sciences, Borissiak Paleontological Institute; eds. T.B. Leonova, I.S. Barskov, V.V.Mitta.

© Коллектив авторов, 2015

© ПИН РАН, 2015

© обложка М.С. Бойко, М.П. Шерстюков

## К ФИЛОГЕНИИ СРЕДНЕЮРСКИХ ARCTOCERPHALITINAE И CADOCERATINAE (CARDIOCERATIDAE, AMMONOIDEA)

В.В. Митта

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва  
mitta@paleo.ru

Древнейшие среднеюрские представители семейства *Cardioceratidae* Hyatt подразделяются обыкновенно (Callomon, 1985) на подсемейства *Arctocerphalitinae* Meledina (байос-бат) и *Cadoceratinae* Hyatt (бат-келловей) и являются важнейшей группой аммоноидей для биостратиграфии этого интервала геологического времени, особенно для бореальных и суббореальных районов.

Преимущественно бореальное подсем. *Arctocerphalitinae* представлено родами *Arctocerphalites* Spath и *Arcticoceras* Spath, связанными отношениями «предок-потомок», соответственно. Оба рода характеризуются узкопупковыми раковинами субовального сечения, со сходной скульптурой, сглаживающейся на жилой камере, и различаются, главным образом, укрупнением раковины в ходе филогенеза. Отметим, что для последних представителей *Arcticoceras* (*A. cranocephaloide* Callomon et Birkelund, средний бат) характерно уменьшение размеров раковины, заметное укорочение жилой камеры и наличие выраженных ребер на жилой камере. Параллельно этой филологии развивался род *Greencephalites* Repin, возникший в позднем байосе бореальных районов одновременно с *Arctocerphalites* в результате дивергенции рода *Cranocephalites* Spath. Для *Greencephalites* характерны кадиконические раковины с низким сечением оборотов и сравнительно более широким пупком; рельефная и даже грубая скульптура, в т.ч. на жилой камере. Последние представители гринцефалитов известны также из среднего бата (Митта, Альсен, 2013).

Практически одновременно с исчезновением арктоцефалитов и гринцефалитов в Арктике (Callomon, 1993) появляется род *Cadoceras* Fischer, в последующем расширивший свой ареал до суббореальных и даже перитетических и районов. Первые представители этого рода (*C. calyx* Spath, *C. apertum* Callomon et Birkelund) имеют кадиконовую раковину с широким низким сечением и рельефную на фрагмокоме скульптуру, сглаживающуюся на длинной жилой камере. Отметим, что род *Cadoceras* является типовым уже для подсем. *Cadoceratinae*. К этому подсемейству относится обычно и род *Paracadoceras* Stöckmaу, распространенный в верхнем бате и, возможно, в самых низах келловей. Паракадоцерасы характеризуются относительно меньшими размерами раковины и жилой камеры, более высоким сечением оборотов, обычно менее грубой скульптурой,

часто выраженной и на относительно короткой жилой камере (*P. efimovi* Mitta, *P. nageli* Mitta, *P. keuppi* Mitta). Перечисленные представители *Cadoceras* и *Paracadoceras* известны из верхнего бата Русской платформы (Mitta, 2005).

Эволюция рода *Cadoceras* продолжается и в фазу *Elatmae* нижнего келловей — *C. frearsi* (d'Orbigny) → *C. falsum* Voronetz → *C. elatmae* (Nikitin) → *C. tschernyschevi* Sokolov. Все эти виды имеют крупную раковину с более или менее низким сечением оборотов и умеренно широким пупком, длинную (до одного оборота) жилую камеру, хорошо выраженную скульптуру. Но уже у вида *C. tschernyschevi* на жилой камере ребра редуцируются до изогнутых умбиликальных бугорков. Следующее звено этой филологии, *C. stupachenkoi* Mitta, характеризуется, в дополнение к дальнейшей редукции вентральных ребер на жилой камере, увеличением высоты сечения и заметным сужением пупка на жилой камере — так, что та полностью перекрывает предшествующий оборот фрагмокона. Это начало нового тренда, выражающегося в дальнейшем сужении пупка, постепенном превращении кадиконовой раковины в пахиконовую и субоксиконовую (род *Cadochamousetia* Mitta: *C. surense* (Nikitin) → *C. subpatruus* (Nikitin)), и далее в оксиконовую, с редуцированной скульптурой, сохраняющейся в виде вентральных «зубчиков» (род *Chamousetia* R. Douvillé: *C. stuckenbergi* (Lahusen), *C. buckmani* Callomon et Wright). На последнем виде, имеющем жилую камеру не более 0.6 оборота, эта ветвь заканчивается (Mitta, 1999).

Аналогичная короткая ветвь кардиоцератид с субоксиконовой раковинной и ребристостью, на последних оборотах представленной лишь в вентролатеральной части (род *Eckhardites* Mitta: *E. menzeli* (Mönnig) → *E. pavlowi* (Smorodina) → *E. dietli* Mitta) появляется и раньше, в низах нижнего келловей (Митта, 2009). Происхождение этого рода неясно; жилая камера занимает до 0.6 оборота.

В верхах нижнего и в среднем келловее суббореальных и бореальных районов широко распространены кадоцератины, относимые отечественными исследователями к роду *Rondiceras* Troitzkaу. Раковины этого рода представлены крупными кадиконами и сфероконнами с длинной жилой камерой. Видовые различия проявляются преимущественно в вариациях сечения оборотов и пупковой воронки, степени рельефности

ребер на внутренних оборотах. Основным трендом развития этой группы видов является постепенное утончение скульптуры, начиная с молодых оборотов. Эта филолиния представлена последовательными видами *R. sokolovi* Kiselev → *R. geerzense* Behrendsen → *R. tcheffkini* (d'Opbigny) → *R. milashevici* (Nikitin) → *R. stenolobum* (von Keyserling emend. Nikitin) (Митта, 2000). Дериватом последнего вида, согласно Д.Н. Киселеву (2005), является *Longaeviceras alpha* Kiselev из верхов среднего келловея, раковины которого показывают отчетливую тенденцию к повышению высоты оборотов и сужению пупка. Видимо, от *L. alpha* и происходит следующая (позднекелловейская) итерация кадоцератин, завершающаяся узкопупковыми оксиконовыми раковинами: «*Cadoceras*» *allae* Kiselev → «*C.*» *patruum* (Eichwald) → «*Chamousetia*» *funifera* (Phillips). Последний вид обозначен как тип рода *Funiferites* Kiselev et al., 2003, в свою очередь являющегося, по-видимому, младшим синонимом рода *Platyhamousetia* Repin, 2002.

Остальные позднекелловейские кардиоцератиды (*Quenstedtoceras* Hyatt и близкородственные роды), вероятно, лучше относить к подсем. *Cardioceratinae* Simeiradzki (или использовать для них название *Quenstedtoceratinae* Meledina).

Завершая обзор, обозначим некоторые выводы исследований.

1. Стратиграфическая последовательность *Cranoccephalites* → *Arctoccephalites* → *Arcticoceras* → *Paracadoceras* отражает филогенез этой группы, а род *Greencephalites* является предковым по отношению к роду *Cadoceras*. Соответственно, предлагается перевести род *Paracadoceras* в подсем. *Arctoccephalitinae*, а род *Greencephalites* рассматривать в составе подсем. *Cadoceratinae*.

2. На протяжении келловейского века от основной «кадиконовой» линии эволюции *Cadoceratinae* троекратно отходят тупиковые ветви, приводящие к образованию форм с оксиконовыми раковинами с короткой жилой камерой и редуцированной латеральной скульптурой. Каждая из итераций представлена всего несколькими видами. Предлагается вторую раннекелловейскую итерацию *stupachenkoi* → *surense* → *subpatruus* → *stuckenbergi* → *buckmani* объединить под приоритетным названием *Chamousetia* R. Douvillé, 1912; название *Cadochamousetia* Mita, 1999 становится младшим субъективным синонимом.

3. Типы видов *Ammonites sublaeve* J. Sowerby из терминальной зоны нижнего келловея, и *Stephanoceras Milashevici* Nikitin из базальной зоны среднего келловея, являющихся типовыми для родов *Cadoceras* и *Rondiceras* соответственно, очень близки по своим морфологическим признакам. Ранее считалось, что для *Rondiceras* в целом характерно сглаживание скульптуры на фрагмоконе; что не подтвердилось при изучении больших выборок раннекелловейских видов, относимых к этому роду. При определении объема *Cadoceras*

отечественные исследователи ориентировались на очень ограниченное число опубликованных изображений типа этого рода, представленных экземплярами с рельефной скульптурой фрагмокона. Изучение английских топотипов *C. sublaeve* выявило широкую изменчивость этого признака. По-видимому, этим и объясняется то, что зарубежные исследователи так и не приняли родовое название *Rondiceras*, несмотря на 60 лет, прошедшие со времени установления этого рода.

Автору этого сообщения долго не удавалось заполнить hiatus между последовательностью видов, относимых к *Cadoceras* и *Rondiceras*, для подзоны *Subpatruus* (см. Митта, 2000, с. 37, рис. 4), хотя находки фрагментов кадиконов кадоцератин были нередки в горизонте *stuckenbergi*. Лишь несколько лет назад удалось найти аммониты, позволяющие описать новый вид «рондичесера», переходный от вздутых морф «*Cadoceras*» *stupachenkoi* к несомненному «*Rondiceras*». Находка этого «недостающего звена», и выявленный постепенный ряд изменчивости в этой филолинии, вкупе с возможностью изучить английский материал, позволяют отказаться от родового названия *Rondiceras* Troizkaia, 1955, с переводом его в ранг младшего субъективного синонима приоритетного названия *Cadoceras* Fischer, 1882.

4. Некоторыми исследователями среднекелловейский *Stephanoceras stenolobum* (von Keyserling, 1846) sensu Nikitin, 1881 рассматривается в роде *Longaeviceras*. Этот вид по своим признакам достаточно близок к предковому *milashevici*, и после упразднения родового названия *Rondiceras* его предлагается понимать как терминальный вид рода *Cadoceras*. Для «оксиконовой» средне-позднекелловейской итерации *alpha* → *allae* → *patruum* → *funifera* следует закрепить название *Platyhamousetia*. В дальнейшем, в позднем келловее, кардиоцератиды продолжают как собственно *Longaeviceras* и их дериват *Quenstedtoceras* (подсем. *Cardioceratinae*).

5. Изменения в системе макроконхов ранних кардиоцератид, предложенные выше, влекут и изменения в номенклатуре микроконховых таксонов. Для микроконхов *Arctoccephalitinae* (по крайней мере, для *Arcticoceras* и *Paracadoceras*) может применяться название *Costacadoceras* Rawson, 1982. Для *Cadoceras* и *Chamousetia* — приоритетное название *Pseudocadoceras* Buckman, 1918; при этом *Novocadoceras* Sasonov, 1965 становится его младшим синонимом. Для остальных арктоцефалитин и кадоцератин особые родовые/подродовые названия не предложены.

Филогенетические взаимоотношения изученных родов арктоцефалитин и кадоцератин в обобщенном виде представлены на рис. 1.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов», подпрограмма 2.

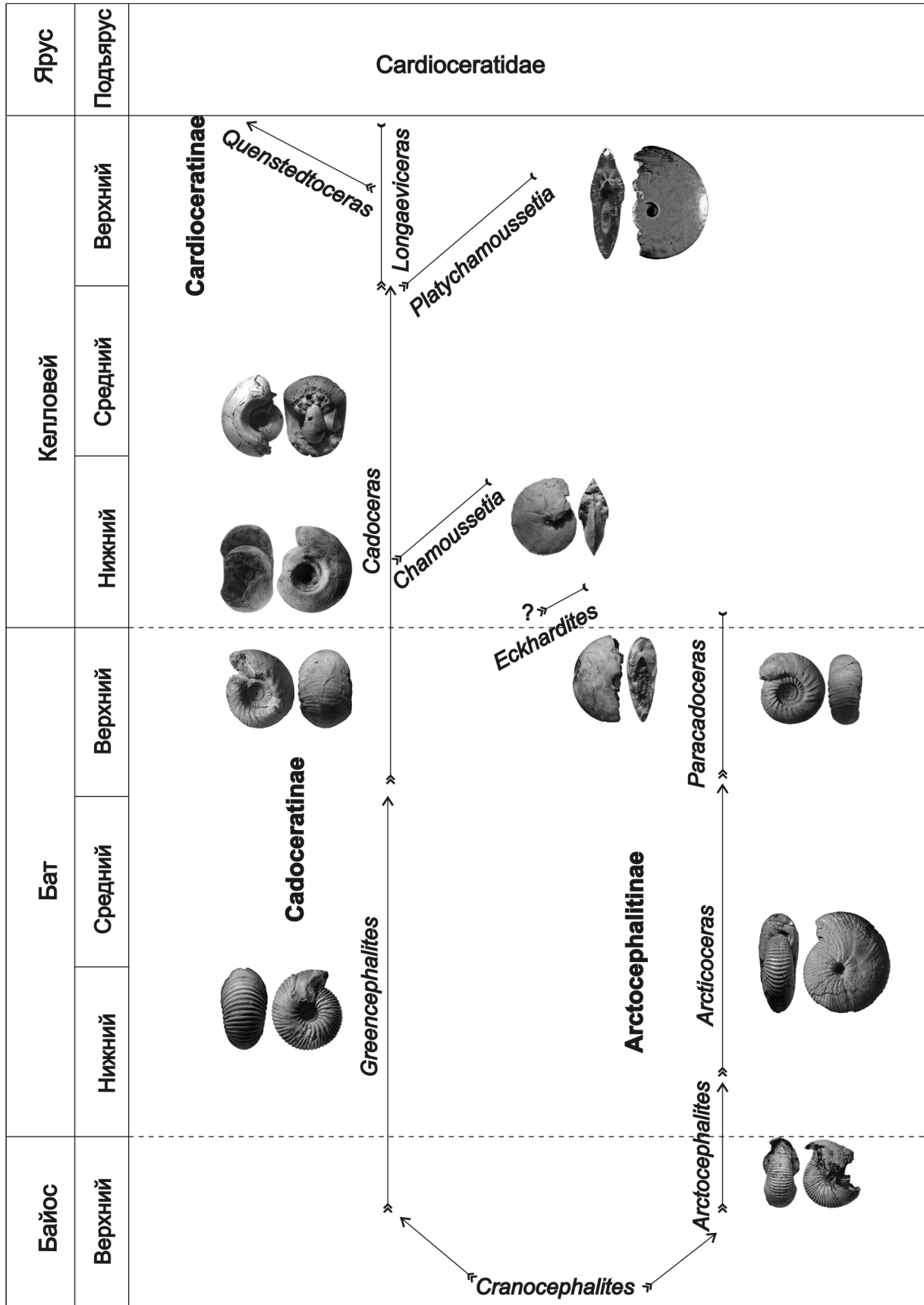


Рис. 1. Схема филогенетических взаимоотношений Arctocephalitinae и Cadoceratinae, в обобщенном виде.

### Список литературы

*Киселев Д.Н.* Параллельные биогоризонты келлового Европейской России по кардиоцератидам и их роль в корреляции келловейских шал Бореальной и Суббореальной провинций // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. М.: ГИН РАН, 2005. С. 119–127.

*Mumma B.V.* Аммониты и биостратиграфия нижнего келлового Русской платформы // Бюллетень КФ ВНИГНИ. № 3. 2000. 144 с.

*Mumma B.V.* Род *Eckhardites* (Cardioceratidae, Ammonoidea) в нижнем келловее суббореальной юры // Палеонтол. журн. 2009. № 1. С. 47–53.

*Mumma B.V., Альсен П.* Аммониты и зональная шкала батского яруса Гренландии // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Тюмень: ЗапСибНИИГГ; Екатеринбург: ИздатНаукаСервис, 2013. С. 149–151.

*Callomon J.H.* The evolution of the Jurassic Ammonite Family Cardioceratidae // Spec. Pap. Paleont. 1985. № 33. P. 49–90.

*Callomon J.H.* The ammonite succession in the Middle Jurassic of East Greenland // Bull. geol. Soc. Denmark. 1993. V. 40. P. 83–113.

*Mitta V.V.* The genus *Cadochamousetia* in the phylogeny of the Jurassic Cardioceratidae (Ammonoidea) // F.Oloriz & F.J.Rodriguez-Tovar (eds.). Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods // New-York: Kluwer Academic – Plenum Publishers, 1999. P. 125–136.

*Mitta V.V.* Late Bathonian Cardioceratidae (Ammonoidea) from the Middle Reaches of the Volga River // Paleontol. Journ. V. 39. Suppl. 5. 2005. P. S629–S644.

## ON THE PHYLOGENY OF THE MIDDLE JURASSIC ARCTOCEPHALITINAE AND CADOCERATINAE (CARDIOCERATIDAE, AMMONOIDEA)

V.V. Mitta

The phylogeny of the Middle Jurassic Cardioceratidae has been reconstructed based on the study of shell morphogenesis, ornamentation and stratigraphic distribution. The lineage *Cranocephalites* → *Arctocephalites* → *Arcticoceras* → *Paracadoceras* is assigned to the subfamily Arctocephalitinae (Upper Bajocian--Lowermost Callovian). The subfamily Cadoceratinae includes the lineage *Greencephalites* → *Cadoceras* → *Longaeviceras*; and its lateral offshoots *Chamousetia* and *Platyochamousetia*. It is proposed that the generic names *Rondiceras* and *Cadochamousetia* are junior synonyms of *Cadoceras* and *Chamousetia*, respectively.