

УДК 56(116.2):564.53(470.1/.6)

О ФИЛОГЕНИИ РАННИХ CARDIOCERATIDAE (AMMONOIDEA) И СРЕДНЕРУССКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЯХ CADOCERATINAE НА РУБЕЖЕ БАТА И КЕЛЛОВЕЯ

© 2016 г. В. В. Митта

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: mitta@paleo.ru

Поступила в редакцию 26.05.2015 г.

Принята к печати 08.07.2015 г.

На основе изучения морфогенеза раковины и скульптуры и анализа стратиграфического распространения реконструирован филогенез среднеюрских *Cardioceratidae*. К подсемейству *Arctoccephalitinae* (верхний байос – самые низы келловей) отнесена филолиния *Cranoccephalites* → *Arctoccephalites* → *Arcticoceras* → *Paracadoceras*. Подсемейство *Cadoceratinae* (верхний байос – келловей), также ведущее начало от *Cranoccephalites*, включает филолинию *Greenccephalites* → *Cadoceras* → *Longaeviceras*, и боковые ветви *Chamoussetia* и *Platychamoussetia*. Происхождение раннекекловейских *Eckhardites*, также отнесенных к *Cardioceratidae*, не установлено. Родовые названия *Rondiceras* и *Cadochamoussetia* предлагается считать младшими синонимами *Cadoceras* и *Chamoussetia*, соответственно. Приведено описание раннекекловейского *Cadoceras bellabimba* sp. nov.

DOI: 10.7868/S0031031X16040097

ВВЕДЕНИЕ

Древнейшие среднеюрские представители семейства *Cardioceratidae* Siemiradzki обычно подразделяются (Callomon, 1985) на подсемейства *Arctoccephalitinae* Meledina (верхи байоса – низы келловей) и *Cadoceratinae* Nyatt (верхний байос – келловей), являясь важнейшей группой аммоноидей для биоистратиграфии этого интервала геологического времени, особенно для бореальных и суббореальных районов. В то же время, несмотря на наличие большого числа опубликованных работ, система ранних кардиоцератид не устоялась, и принадлежность отдельных родов к тому или иному подсемейству до настоящего времени не установлена. В статье на основе анализа морфогенеза раковины и скульптуры, а также стратиграфической последовательности таксонов реконструирован филогенез ранних кардиоцератид, кратко охарактеризованный ранее (Митта, 2015а). Детально рассмотрены систематический состав и филогенетические взаимоотношения среднерусских представителей подсемейства *Cadoceratinae*.

ФИЛОГЕНИЯ РАННИХ CARDIOCERATIDAE

Преимущественно бореальное подсемейство *Arctoccephalitinae* представлено родами *Arctoccephalites* Spath и *Arcticoceras* Spath, связанными отношениями “предок–потомок”, соответственно. Оба рода характеризуются узкопупковыми раковинами субовального сечения, со сходной скульптурой, сглаживающейся на жилой камере, и различают-

ся, главным образом, укрупнением раковины в ходе филогенеза. Отметим, что для последних (средний бат) представителей *Arcticoceras* характерно уменьшение размеров раковины, заметное укорочение жилой камеры и наличие выраженных ребер на жилой камере. Параллельно этой филолинии развивался род *Greenccephalites* Repin, возникший в позднем байосе бореальных районов одновременно с *Arctoccephalites*, также в результате дивергенции рода *Cranoccephalites* Spath. Для *Greenccephalites* характерны кадиконические раковины с низким сечением оборотов и сравнительно более широким пупком; рельефная и даже грубая скульптура, в том числе на длинной жилой камере. Последние представители гринцефалитов известны также из среднего бата (Митта, Альсен, 2013).

Практически одновременно с исчезновением арктоцефалитов и гринцефалитов на рубеже среднего и позднего бата в Арктике (Callomon, 1993) появляются роды *Cadoceras* Fischer и *Paracadoceras* Cickma, в последующем расширившие свои ареалы до суббореальных и даже перитетических районов. Первые представители рода *Cadoceras* (*C. calyx* Spath, *C. apertum* Callomon et Birkelund) имеют кадиконическую раковину с широким низким сечением и рельефную на фрагмоконой скульптуру, сглаживающуюся на длинной жилой камере. Род *Cadoceras* является типовым для подсемейства *Cadoceratinae*. К этому подсемейству относится обычно и род *Paracadoceras*, характеризующийся 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 келловья — *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 филогении — *C. sturachenkoi* Mitta — характеризуется, в дополнение к дальнейшей редукции вентральных ребер на жилой камере, увеличением высоты сечения и заметным сужением пупка на жилой камере так, что она полностью перекрывает предшествующий оборот фрагмокона. Это начало нового тренда, выражающегося в дальнейшем сужении пупка, постепенном превращении кадиконной раковины в пахиконовую и субокиконовую (род *Cadochamousetia* Mitta: *C. surensis* (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]. Постепенно сокращается и жилая камера. На последнем виде, имеющем жилую камеру не более 0.6 оборота, эта ветвь заканчивается (Mitta, 1999).

Аналогичная короткая ветвь кардиоцератид с субокиконовой раковиной, с жилой камерой, занимающей до 0.6 оборота, и скульптурой, 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 келловья (Mitta, 2009). Некоторые исследователи относят виды этого рода (в ранге подрода) к *Macrocephalites* (Гуляев, 2015а).

В верхах нижнего и в среднем келловье суббореальных и бореальных районов широко распространены кадоцератины, относимые отечественными исследователями к роду *Rondiceras* Troizkaia. Раковины этого рода представлены крупными кадиконами и сфероконками 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 сглаживание ребер, начиная с молодых оборотов. Эта филогения

представлена последовательными видами *R. sokolovi* (Kiselev) → *R. geerzense* (Behrendsen) → *R. tcheffkini* (d'Orbigny) → *R. milashevici* (Nikitin) → → *R. stenolobum* (von Keyserling emend. Nikitin) (Mitta, 2000). Дериватом последнего вида, согласно Д.Н. Киселеву (2005), является *Longaevisceras* alpha Kiselev из верхов среднего келловья, 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, 2002¹.

Остальные позднекелловейские кардиоцератины (*Quenstedtoceras* Hyatt и близкородственные роды), вероятно, лучше относить к подсемейству *Cardioceratinae* Siemiradzki или использовать для них название *Quenstedtoceratinae* Meledina. При конвенционном использовании последнего варианта собственно кардиоцератины появляются с начала оксфорда, с рода *Vertumniceris* Buckman.

Стратиграфическая последовательность перечисленных выше таксонов родового ранга ранних кардиоцератид в обобщенном виде показана на рис. 1. Рассмотрим представленную там же схему филогенетических взаимоотношений.

Стратиграфическая и филогенетическая преемственность *Cranoccephalites* → *Arctoccephalites* → → *Arcticoceras* после работ Дж. Калломона (Callomon, 1985, 1993) не вызывает сомнений. Последние представители *Arcticoceras* — *A. crassiplacatum* Callomon (in litt.) и *A. cranoccephaloide* Callomon et Birkelund демонстрируют отчетливую тенденцию к уменьшению размеров раковины, расширению пупка и сохранению скульптуры на жилой камере — т.е., являются переходными к роду *Paracadoceras*. Сравнение микроконхов арктикоцерасов (см. Rawson, 1982) и паракадоцерасов (рис. 2), имеющих крупные для микроконхов раковины с толстыми оборотами и относительно редкими и грубыми ребрами, также показывает принадлежность этих двух родов к одной филогении. Соответственно, род *Paracadoceras* следует рассматривать в составе подсемейства *Arctoccephalitinae*. Более детально эта филогения, с привлечением печорского и гренландского материала, будет рассмотрена в отдельной статье.

С обособлением рода *Greenccephalites* (с типовым видом *Cadoceras freboldi* Spath) (Репин и др.,

¹ Этот род как предположительно новый был указан в: Митта, 2000, с. 59, в объеме видов “*Ammonites*” *patruus* Eichwald и “*Ammonites*” *funiferus* Phillips.

коне, что не подтвердилось при изучении больших выборок раннекелловейских видов, относимых к этому роду (Митта, 2000). Изучение *C. sublaeve* и близких видов (табл. VI, фиг. 1, см. вклейку) показало, что *Cadoceras* из верхов нижнего келловея Англии очень близки к одновозрастным среднеурусским и сибирским “*Rondiceras*”, а сглаживание скульптуры на фрагмоcone присуще и английским *Cadoceras* s. str. Полагаю, что нет необходимости сохранять отдельное родовое название для нескольких видов, вполне определенно завершающих эволюционную линию рода *Cadoceras*.

Долго не удавалось заполнить лауну в последовательности видов, относимых к *Cadoceras* и *Rondiceras*, для подзоны *subpatruus* зоны *elatmae* Русской платформы (см. Митта, 2000, с. 37, рис. 4), хотя находки фрагментов кадигонов кадоцератин были нередки в горизонте *stuckenbergi* указанной подзоны. Лишь несколько лет назад удалось найти аммониты, позволяющие описать новый вид, переходный от вздутых морф “*Cadoceras*” *stupachenkoi* к “*Rondiceras*”. Находка этого “недостающего звена” (описание *Cadoceras bellabimba* sp. nov. см. ниже) и выявленный постепенный ряд изменчивости в этой филолинии позволяют отказать от родового названия *Rondiceras Troizkaya*, 1956, с переводом его в ранг младшего субъективного синонима рода *Cadoceras* Fischer, 1882.

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*. В дальнейшем, в конце среднего и позднем келлоеве, кардиоцератиды с выраженным трендом к обретению субоксиконовой раковины продолжают линию *Longaeviceras* → *Quenstedtoceras*.

Микроконхи некоторых позднебатских и нижне-среднекелловейских *Cadoceras*, *Chamoussetia* и “*Rondiceras*” представлены на рис. 3; они характеризуются тенденцией к сужению пупка и вентральной стороны, постепенному разрежению ребер. От микроконхов позднебатских *Paracadoceras* (рис. 2) они хорошо отличаются вдвое меньшими размерами с узкой вентральной стороной, и более тонкими и густыми ребрами. Эти отличия подтверждают принадлежность паракадоцерасов к подсем. *Arctoccephalitinae*.

На протяжении келловейского века от основной “кадигоновой” линии эволюции *Cadoceratinae* троекратно отходят тупиковые ветви, приводящие к образованию форм с оксиконовыми раковинами с короткой жилой камерой и редуцированной латеральной скульптурой. Для “оксиконовой” среднепозднекелловейской филолинии $\alpha \rightarrow allae \rightarrow$

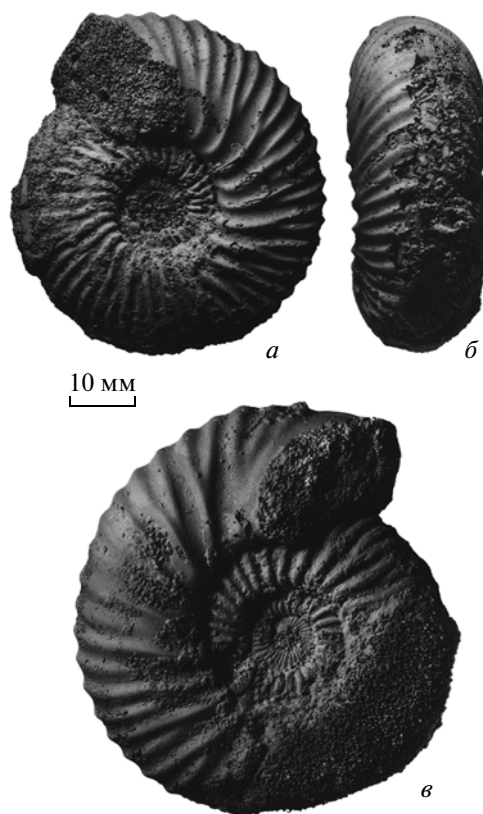
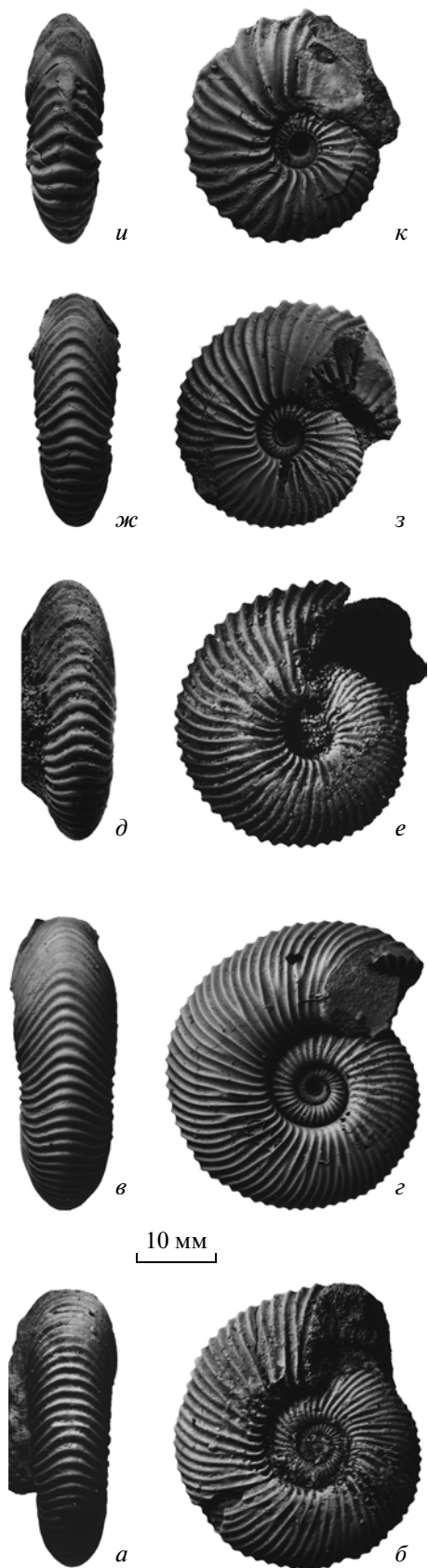


Рис. 2. Микроконхи *Paracadoceras* [= *Costacadoceras*], взрослые раковины с жилой камерой: *a*, *б* – экз. № 5029/160, *в* – экз. № 5029/161; Мордовия, разрез близ д. Большая Пёстровка (Алатырь-II); верхний бат, зона *Paracadoceras keuppi*.

→ *patruum* → *funifera* следует закрепить название *Platychamoussetia*. Исходя из небольшого числа видов, составляющих два рода, предлагается раннекелловейскую филолинию *stupachenkoi* → *surense* → *subpatruus* → *stuckenbergi* → *buckmani* объединить под родовым названием *Chamoussetia* R. Douvillé, 1912; при этом название *Cadochamoussetia* Mitta, 1999 становится его младшим субъективным синонимом.

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*, *Chamoussetia* и *Platychamoussetia* приоритетным является название *Pseudocadoceras* Buckman, 1918; при этом название *Novocadoceras* Sasonov, 1965 становится его младшим синонимом.

На рис. 4 представлена последовательность видов *Cadoceratinae* на рубеже бата и келловея, установленная для Русской платформы. Стратиграфическая составляющая этой последователь-



ности подкреплена сопутствующими видами семейства *Kosmoceratidae* (род *Keplerites*) и, в меньшей степени, *Perisphinctidae* и *Macrocephalitidae*; филогенетическая – морфогенезом раковины: формы и скульптуры.

Следует оговорить, что здесь представлены только виды, самостоятельность которых не вызывает сомнений. В интервале верхи бата – низы келловея номинально установлены и другие виды. Таковы *Cadoceras simulans* Spath – этот вид встречен, по-видимому, только в одном разрезе (Елатма на р. Оке), в одном горизонте с *C. elatmae* (Nikitin). Судя по частоте встречаемости (приблизительно 1 экз. *C. simulans* на 100 экз. *C. elatmae*), этот таксон представляет собой лишь экстремально вздутую морфу последнего вида. Подобные случаи описания “нетипичных” раковин *Cardioceratidae* как самостоятельных видов известны. По единичным находкам из типового местонахождения описан с Русской платформы “*Stenocadoceras*” *confusum* Gulyaev, характеризующийся субтреугольными оборотами. Недавно из нижнего келловея Украины как *Bullatimorphites bullatus* (d’Orbigny) (семейство *Tulitidae*) была определена (Гуляев, 2015б) деформированная раковина, принадлежащая сильно вздутой морфе *Chamoussetia stuckenbergi* (Lahusen) (Митта, 2015б). Примеры описания новых видов по единичным находкам, резко отличающимся от ассоциированных видов того же рода, можно продолжить.

Важными представляются аммониты, найденные нами в зоне *elatmae* бассейна р. Суры (табл. VII, фиг. 1, 2; см. вклейку). Раковина этих кадоцерасов обычно до 120 мм в диаметре, вздутая на ранних (D 45 мм) и сильно вздутая на последующих оборотах, низко-округлого сечения. Пупок умеренно широкий на ранних оборотах, с возрастом немного расширяется. Пупковая стенка слабо наклоненная, почти отвесная, перегиб резкий. Жилая камера занимает 3/4 оборота. Скульптура на ранних оборотах обычная для ранних представителей рода и представлена преимущественно двураздельными слабо наклоненными вперед рельефными ребрами. При D около 60 мм ребра на вентральной и боковых сторонах начинают сглаживаться, редуцируясь в умбональные гребневидные взду-

←
Рис. 3. Микроконхи бат-келловейских *Cadoceras*, *Chamoussetia* и “*Rondiceras*” [= *Pseudocadoceras*, *Novocadoceras*], взрослые раковины с жилой камерой из разрезов Нижегородской и Костромской обл. и Чувашии: а, б – экз. № 5029/162; верхний бат, зона *Cadoceras apertum*; в, г – экз. № 5029/163; нижний келловей, зона и подзона *Cadoceras elatmae*; д, е – экз. № 5029/164; нижний келловей, зона *Cadoceras elatmae*, подзона *Chamoussetia subpatruus*; ж, з – экз. № CR/669; нижний келловей, зона и подзона *Sigaloceras calloviense*; и, к – экз. № CR/792; средний келловей, зона *Kosmoceras jason*.

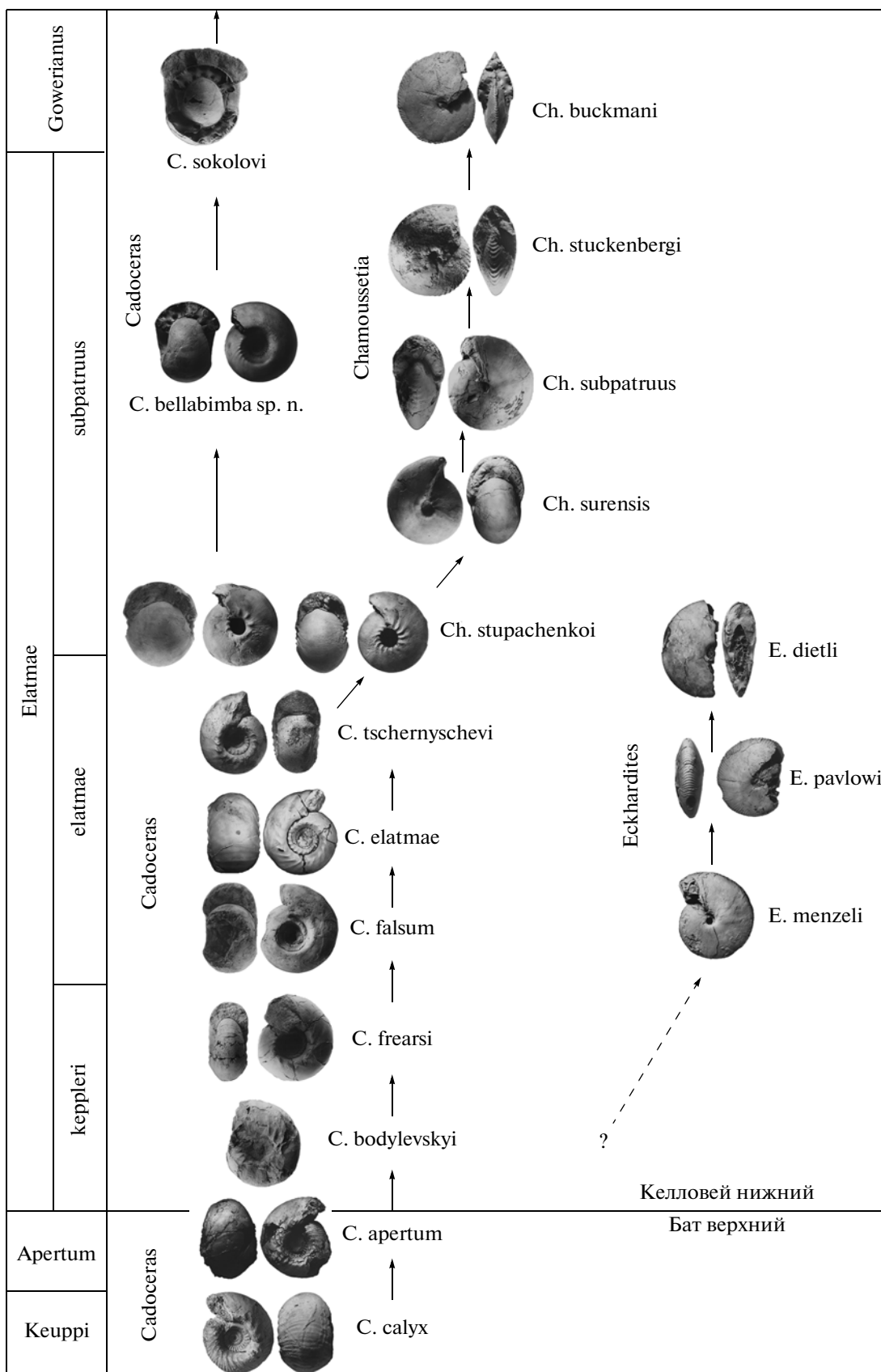


Рис. 4. Последовательность и филогенетические взаимоотношения среднерусских Cadoceratinae на рубеже бата и келловея.

тия. На большей части жилой камеры развиты обычно только струи роста. Раннее сглаживание скульптуры, в том числе умбональных вздутий, отличает этот вид от других среднерусских видов *Cadoceras*, распространенных в зоне *Cadoceras elatmae*, и более всего напоминает аммониты, описанные из зоны *Elatmae* бассейна Печоры (Меледина, 1994) как *Cadoceras pishmae* Meledina. Нами вид найден всего в двух обнажениях — на р. Сура у дер. Мурзицы в Нижегородской обл. (7 экз.), и у дер. Хвадукасси в Чувашии (более 50 экз., в одной линзе). Находки многочисленных раковин сугубо печорского вида свидетельствуют о кратковременной инвазии бореальных представителей рода в суббореальный Среднерусский бассейн. Примечательно, что бассейн Суры находится в Ульяновско-Саратовском прогибе, где, начиная, по крайней мере, с раннего бата, располагался меридиональный бореально-тетический эктон, связывавший перитетический Северокавказский бассейн с Печорским (Mitta et al., 2014).

Выше упоминалось, что в отношении рода *Eckhardites* среди исследователей нет консенсуса — как по его родовой обособленности, так и принадлежности к семейству *Cardioceratidae* или семейству *Macrocephalitidae*. По мнению Д.Б. Гуляева, отнесению *Eckhardites* к семейству *Cardioceratidae* “противоречит целый ряд обстоятельств: (1) полное отсутствие переходных форм между *Arcticoceras* и *Eckhardites* на протяжении среднего и позднего бата при явной близости *Eckhardites* к позднебатским *Macrocephalites* gr. *triangularis-jacquoti*; (2) наибольшая “концентрация” представителей *Eckhardites* в южной части Восточно-Европейского бассейна и лишь единичные их находки в высоких широтах; (3) выраженность диморфизма у *Eckhardites* аналогична *Macrocephalites* и сильно отличается от таковой у кардиоцератид; (4) у *Eckhardites* по сравнению с батско-келловейскими кардиоцератидами вентральная лопасть удлинена, а вторая боковая укорочена относительно первой боковой, что характерно, в частности, для *M. triangularis* Spath; (5) представители *Eckhardites* имеют тонкую высококодифференцированную (прогрессивный признак), очень постепенно сглаживающуюся в онтогенезе скульптуру, аналоги которой отсутствуют у современных им и более ранних кардиоцератид, зато обычны для *Macrocephalites*” (Гуляев, 2015а, с. 36).

Гуляев считает целесообразным рассматривать род *Eckhardites* как подрод *Macrocephalites*. Постараемся ответить на изложенные аргументы, сохранив их нумерацию.

1. Отсутствие переходных форм между членами одной филонии часто связано как с неполнотой геологической летописи, так и с неполнотой наших сборов. Уместно в этой связи напомнить, что еще четверть века назад крупный знаток юр-

ских аммонитов и, в частности, кардиоцератид Дж. Калломон считал виды *Chamoussetia chamousseti* (d’Orbigny) и “*Ch.*” *funifera* (Phillips) принадлежащими одной филетической линии и отнес шамуссетий к *Arctoccephalitinae* (Callomon, Wright, 1989). И только последующие исследования показали, что два упомянутых вида относятся к различным итерациям в подсемействе *Cadoceratinae* (Mitta, 1999; Митта, 2000). Некоторое сходство морфогенеза раковины и развития скульптуры кардиоцератид с таковыми у макроцефалитид вполне объяснимо, если помнить про их происхождение от общего предка — сфероцератид.

2. Представительность коллекций по тому или иному относительно редко встречающемуся таксону прямо пропорциональна частоте полевых сборов в слоях, содержащих этот таксон. К настоящему времени большинство известных экземпляров *Eckhardites* (учитывая как опубликованные материалы, так и музейные и частные коллекции), происходят из бассейна Волги. Полевые исследования в Центральной России производились неизмеримо чаще, чем в окраинных частях Русской платформы или смежных регионах. Следовательно, пока нет возможности установить, в каком из регионов вышеназванная “концентрация” *Eckhardites* достигает максимума.

3. В обсуждаемой работе Гуляев приводит изображения (преимущественно репродукции из ранее опубликованных работ) девяти экземпляров, без указания, к какой группе диморф (макроили микроконхам) принадлежат эти раковины. Данные о диморфизме представителей рода *Eckhardites* чрезвычайно скудны (Митта, 2009). Но укажем здесь различия в размерах: раковины макроконхов *Eckhardites* сопоставимы по размерам с раковинами раннекелловейских кадоцератин, а у *Macrocephalites jacquoti* Н. Douville взрослая раковина макроконхов заметно крупнее. Микроконхи экхардитов раза в три мельче микроконхов макроцефалитов и ближе по размерам к кадоцератинам (рис. 5).

4. Соотношение отдельных элементов лопастной линии коррелятивно связано с формой раковины и различается у близкородственных таксонов, имеющих дискоидальную и сфероконовую раковины. Поэтому, впредь до изучения онтогенеза лопастной линии у экхардитов, подобные аргументы не могут считаться обоснованными.

5. Тонкая скульптура, постепенно сглаживающаяся в процессе онтогенеза, присуща, например, *Cadoceras tscheffkini* (d’Orbigny); постепенно сглаживается скульптура на боковых сторонах у поздних *Chamoussetia*, сохраняясь, как и у большинства *Eckhardites*, на вентральной стороне — это все раннекелловейские таксоны *Cadoceratinae*. Наконец, у позднекелловейского *Platychamoussetia patruus* (Eichwald) также наблюдает-

ся аналогичный тип скульптуры. Уже на ранних оборотах сходного диаметра у *Eckhardites* и *Macrocephalites* хорошо заметны различия в форме сечения оборотов, размерах пупка, скульптуре — различия как минимум родового ранга (рис. 5, 6).

Завершая обсуждение, необходимо отметить, что происхождение рода *Eckhardites* действительно еще предстоит выяснить, но принадлежность этого таксона к семейству *Cardioceratidae*, исходя из морфогенеза раковин макро- и микроконхов, несомненна.

Ниже приводится описание нового вида.

СЕМЕЙСТВО CARDIOCERATIDAE SIEMIRADZKI, 1891

ПОДСЕМЕЙСТВО CADOCERATINAE NYATT, 1900

Род *Cadoceras* Fischer, 1882

Cadoceras bellabimba Mitta, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 2

Название вида от *bella bimba ital.* — красивая малышка; по прозвищу, данному голотипу Оливером Нагелем.

Голотип — ПИН, № 5029/156; Костромская обл., берег р. Унжа под г. Макарьев (разрез Макарьев-Юг в: Митта, 2000); нижний келловей, зона *Cadoceras elatmae*, подзона *Chamoussetia subpatruus*.

Описание. Раковина не менее 150 мм в диаметре, с очень сильно вздутыми оборотами поперечно-овального сечения; высота оборота вдвое меньше его ширины. Пупок умеренно широкий, воронковидный, с крутыми стенками и закругленным перегибом. Длина жилой камеры неизвестна.

Скульптура ранних оборотов, до диаметра 50 мм, очень сходна с таковой предковых видов рода. Однако с возрастом ребра сглаживаются, начиная с вентральной стороны, и тонкие, но достаточно рельефные ребра наблюдаются только в нижней трети боковых сторон и пупковой стенке. При Д около 70 мм раковина становится гладкой, покрытой лишь струями роста.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
5029/156 голотип	97	37	78	27	0.38	0.80	0.28
	81	32	61	22	0.35	0.75	0.27

Сравнение. Форма сечения взрослых оборотов фрагмокона и раннее сглаживание скульптуры сближают описываемый вид с более поздними представителями рода — *C. sokolovi* Kiselev и *C. geerzense* (Behrendsen in Werbter). Новый вид отличается воронковидной формой пупка и более рельефной скульптурой молодых оборотов. Последние признаки напоминают *C. tolype* Buckman

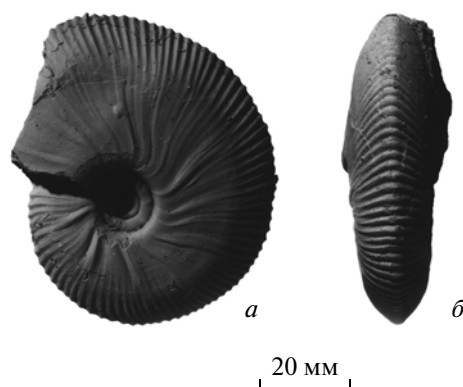


Рис. 5. Микроконхи *Eckhardites dietli* Mitta: а, б — экз. № 5029/77; в — экз. № 5029/159; Костромская обл., разрез на р. Унжа под г. Макарьев; нижний келловей, зона *Cadoceras elatmae*, подзона *Chamoussetia subpatruus* (звездочкой (*) обозначено начало жилой камеры).

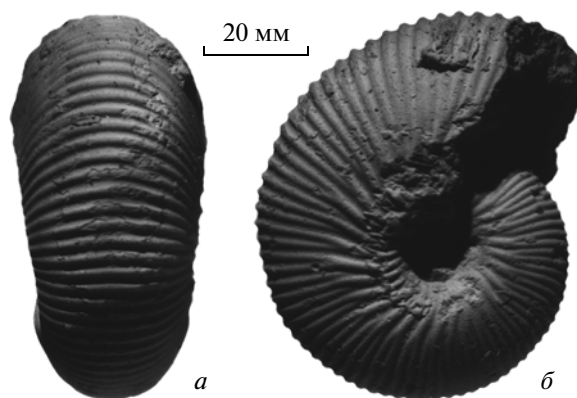


Рис. 6. *Macrocephalites ex gr. jacquoti* H. Douvillé, экз. № 5029/78, фрагмокон микроконха; Южная Германия, Бизинген-Танхайм, “*Macrocephaliten-Oolith*”; нижний келловей, зона *Macrocephalites herveyi*, подзона *Keplerites keplereri* (сборы Н. Ванненмахера).

(табл. VI, фиг. 1), от которого наш вид отличается гораздо более ранним сглаживанием вентральных ребер.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, несколько фрагментов из типового местонахождения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итоги всему вышеизложенному, можно заключить следующее.

Род *Paracadoceras* завершает филетическую линию *Cranoccephalites* → *Arctoccephalites* → *Arctioceras* → *Paracadoceras* и должен рассматриваться в подсемействе *Arctoccephalitinae*. Род *Cranoccephalites* Spath, от которого расходятся таксоны двух подсемейств, следует рассматривать в составе этого же подсемейства — как традиционно, так и исходя из характеристики его типового вида.

Род *Cadoceras* происходит от раннебатского *Greenccephalites*; на протяжении келловейского века от кадоцерасов отделяются как минимум две тупиковые ветви, завершающиеся оксиконовыми раковинами — *Chamousetia* и *Platyhamousetia*. Эти четыре рода составляют основу подсемейства *Cadoceratinae*; прямой потомок рода *Cadoceras*, род *Longaeviceras*, дает начало *Quenstedtoceras*, чьи потомки относятся уже к *Cardioceratinae* s. str.

Возможно, что первой “оксиконовой” итерацией *Cadoceratinae* в раннем келловее (или раньше — в позднем бате) стали *Eckhardites*. Суженная вентральная сторона раковин микроконхов присутствующая в этом интервале геологического времени исключительно подсемейству *Cadoceratinae*.

В полевых работах по сбору материала, обсуждаемого в работе, на протяжении многих лет принимали участие А.В. Ступаченко, О. Нагель, Ш. Гребенштайн и многие другие мои друзья и коллеги. Слепок лектотипа *Cadoceras tolype* получен в дар от покойного Дж. Калломона. Богатый сравнительный материал по раннекелловейским макроцефалитам Южной Германии, использовавшийся мною в публикациях и ранее, получен в дар от Н. Ванненмахера. Фотографии выполнены В.Т. Антоновой (ПИН РАН). Я искренне благодарен всем лицам и организациям, способствовавшим подготовке этой работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гуляев Д.Б. Неоэндемичная раннекелловейская Восточно-Европейская филония аммонитов подсемейства *Macrocephalitinae* (*Sphaeroceratidae*) и ревизия ее представителя *Macrocephalites multicostatus* (Paryshev) // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. М.: ПИН РАН, 2015а. С. 36–39.

Гуляев Д.Б. Аммониты рода *Bullatimorphites* (*Tulitidae*) из нижнего келловья района Каневских дислокаций,

Центральная Украина // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. М.: ПИН РАН, 2015б. С. 95–96.

Киселев Д.Н. Параллельные биогоризонты келловья Европейской России по кардиоцератидам и их роль в корреляции келловейских шкал бореальной и суббореальной провинций // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. М.: ГИН РАН, 2005. С. 119–127.

Меледина С.В. Бореальная средняя юра России (аммониты и зональная стратиграфия байоса, бата и келловья). Новосибирск: Наука, 1994. 184 с.

Мумта В.В. Аммониты и биостратиграфия нижнего келловья Русской платформы // Бюлл. КФ ВНИГНИ. 2000. № 3. С. 1–144.

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

Мумта В.В. К филогении среднеюрских *Arctoccephalitinae* и *Cadoceratinae* (*Cardioceratidae*, *Ammonoidea*) // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. М.: ПИН РАН, 2015а. С. 32–35.

Мумта В.В. О некоторых “не-кардиоцератидных” таксонах раннекелловейских кардиоцератид (*Ammonoidea*) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Махачкала: Ин-т геол. ДагНЦ РАН, 2015б. С. 119–123.

Мумта В.В., Альсен П. Аммониты и зональная шкала батского яруса Гренландии // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Екатеринбург: ИздатНаукаСервис, 2013. С. 149–151.

Ренин Ю.С., Федорова А.А., Быстрова В.В. и др. Мезозой Баренцевоморского седиментационного бассейна // Стратиграфия и ее роль в развитии нефтегазового комплекса России. СПб.: ВНИГРИ, 2007. С. 112–161.

Callomon J.H. The evolution of the Jurassic Ammonite Family *Cardioceratidae* // Spec. Pap. Paleontol. 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.

Callomon J.H., Wright J.K. *Cardioceratid* and *Kosmoceratid* ammonites from the Callovian of Yorkshire // Palaeontology. 1989. V. 32. Pt 4. P. 799–836.

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

Mitta V.V. Late Bathonian *Cardioceratidae* (*Ammonoidea*) from the Middle Reaches of the Volga River // Paleontol. J. 2005. V. 39. Suppl. 5. P. 629–644.

Mitta V., Kostyleva V., Dzhyuba O. et al. Biostratigraphy and sedimentary settings of the Upper Bajocian — Lower Bathonian of the vicinity of Saratov (Central Russia) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abhandl. 2014. V. 271. № 1. P. 95–121.

Rawson P.F. New *Arctoccephalitinae* (*Ammonoidea*) from the Middle Jurassic of Kong Karls Land, Svalbard // Geol. Mag. 1982. V. 119. № 1. P. 95–100.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1. *Cadoceras tolyre* Buckman, гипсовый слепок лектотипа, представленного фрагмоконом: 1а – сбоку, 1б – со стороны устья.

Фиг. 2. *Cadoceras bellabimba* sp. nov., голотип ПИН, № 5029/156, фрагмокон: 2а – сбоку, 2б – со стороны устья; Костромская обл., берег р. Унжа у г. Макарьев; нижний келловей, зона *Cadoceras elatmae*, подзона *Chamoussetia subpatruus*. Все изображения в натуральную величину.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1, 2. *Cadoceras pishmae* Meledina: 1 – экз. ПИН, № 5029/157: 1а – сбоку, 1б – со стороны устья; Чувашия, овраг у д. Хвадукасси; зона и подзона *Cadoceras elatmae*; 2 – экз. ПИН, № 5029/158: 2а – сбоку, 2б – со стороны устья; Нижегородская обл., р. Сура у с. Мурзицы; зона и подзона *Cadoceras elatmae* (звездочкой (*) обозначено начало жилой камеры). Все изображения в натуральную величину.

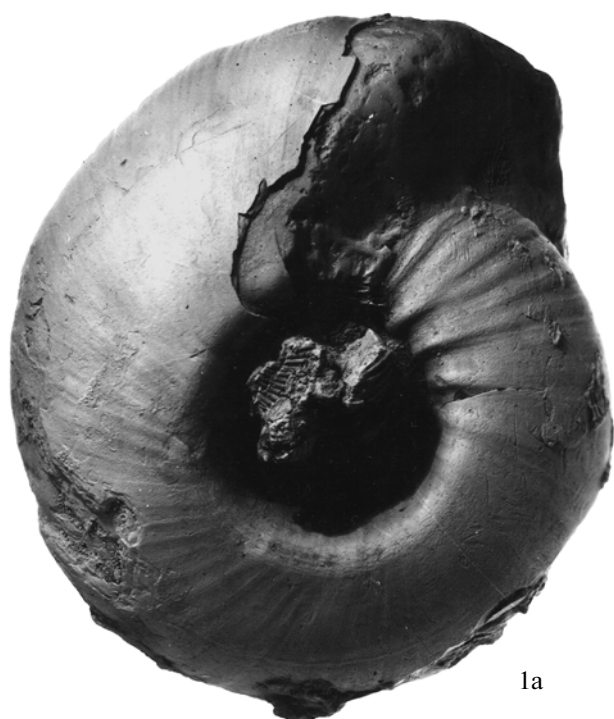
On the Phylogeny of Early Cardioceratidae (Ammonoidea) and Cadoceratinae from Central Russia at the Bathonian–Callovian Boundary

V. V. Mitta

The phylogeny of the Middle Jurassic Cardioceratidae is reconstructed on the basis of a study of their shell morphology and analysis of their stratigraphic distribution. The phylogenetic lineage *Cranocephalites* → *Arctocephalites* → *Arcticoceras* → *Paracadoceras* is assigned to the subfamily Arctocephalitinae (Upper Bajocian–lowermost Callovian). The subfamily Cadoceratinae (Upper Bajocian–Callovian) also originating from *Cranocephalites* includes the phylogenetic lineage *Greencephalites* → *Cadoceras* → *Longaeviceras*; and lateral branches *Chamoussetia* and *Platychamoussetia*. The origin of the Early Callovian *Eckhardites*, also assigned to Cardioceratidae, is not established. The generic names *Rondiceras* and *Cadochamoussetia* are considered as junior synonyms of *Cadoceras* and *Chamoussetia*, respectively. The Early Callovian species *Cadoceras bellabimba* sp. nov. is described.

Keywords: Cardioceratidae, Ammonoidea, phylogeny, Middle Jurassic, Bathonian, Callovian





1a



1b



2b



2a