

ПОДСЕМЕЙСТВА В СОСТАВЕ CYLINDROTEUTHIDIDAE (BELEMNITIDA)

О. С. Дзюба

Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН,
630090, Новосибирск, просп. Акад. Коптюга, 3, Россия; e-mail: DzyubaOS@ipgg.nsc.ru

Семейство *Cylindroteuthididae* белемнитов разделено на пять подсемейств: *Cylindroteuthidinae* Stolley, 1919; *Pachyteuthidinae* Stolley, 1919; *Lagonibelinae* Gustomesov, 1977; *Simobelinae* subfam. nov. и *Spanioteuthidinae* subfam. nov. В основу выделения подсемейств положено внутреннее строение ростров и особенности онтогенеза. Приведено описание двух новых подсемейств.

Белемниты, Cylindroteuthididae, систематика, юра, мел.

SUBFAMILY CLASSIFICATION WITHIN THE CYLINDROTEUTHIDIDAE (BELEMNITIDA)

O. S. Dzyuba

Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics, Siberian Branch of the RAS,
prospekt Akademika Koptyuga, 3, Novosibirsk, 630090, Russia; e-mail: DzyubaOS@ipgg.nsc.ru

Belemnite family *Cylindroteuthididae* is divided into five subfamilies: *Cylindroteuthidinae* Stolley, 1919; *Pachyteuthidinae* Stolley, 1919; *Lagonibelinae* Gustomesov, 1977; *Simobelinae* subfam. nov. and *Spanioteuthidinae* subfam. nov. These subfamilies are recognized based on the internal structure of the rostrum and the type of ontogenesis. Two new subfamilies are described.

Belemnites, Cylindroteuthididae, systematics, Jurassic, Cretaceous.

ВВЕДЕНИЕ

Cylindroteuthididae – одно из семейств вымершего надотряда *Belemnoidea* (*Coleoidea*, *Cephalopoda*), развивавшееся в среднеюрскую, позднеюрскую и раннемеловую эпохи в бореальных морях. Название семейству дано Э. Штоллеем [Stolley, 1919], который предложил общепринятое к началу XX в. семейство *Belemnitidae* рассматривать в ранге подотряда и в его составе среди прочих семейств обособил *Cylindroteuthidae** (с родом *Cylindroteuthis* Bayle, 1878) и *Pachyteuthidae* (с родами *Pachyteuthis* Bayle, 1878 и *Acroteuthis* Stolley, 1911). В настоящее время оба семейства рассматриваются как единое – *Cylindroteuthididae*. В современной иерархической классификации белемнойидей оно выделяется в составе подотряда *Belemnitina* отряда *Belemnitida* [Doyle et al., 1994; Riegraf et al., 1998]. Описано свыше 200 видов цилиндротейтид. Внешне они узнаваемы по суб-

конической или субцилиндрической форме ростров и брюшной борозде, протягивающейся от вершины. Поскольку среди белемнитов известны случаи гомеоморфии, для диагностики *Cylindroteuthididae* имеет значение также внутреннее строение ростра. Среди внутренних отличительных признаков следует отметить смещенную к брюшной стороне осевую линию, субцилиндрическую или веретенovidную форму начальных ростров. В настоящей работе на основе анализа различий во внутреннем строении ростров и в особенностях онтогенеза обосновывается необходимость разделения семейства *Cylindroteuthididae* на пять подсемейств.

ОБЗОР СОВРЕМЕННЫХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О СИСТЕМАТИКЕ СЕМЕЙСТВА

Ростры *Cylindroteuthididae* широко распространены в байос-готеривских отложениях на севере России. Обилие материала и его великолепная со-

*Вслед за Э. Штоллеем [Stolley, 1919] в названии ряда семейств и подсемейств белемнитов долгое время использовался корень “teuth” вместо лингвистически корректного “teuthid”.

хранность создают благоприятные условия для проведения исследований систематики этого семейства. Возможно, именно поэтому развитием системы цилиндroteутид занимались главным образом отечественные исследователи [Густомесов, 1958, 1962, 1964, 1977а,б, 1989; Сакс, Нальняева, 1964, 1966, 1967а,б, 1975; Дзюба, 2004]. Между этими специалистами нет расхождений в понимании объема семейства, но представления о его системе различаются.

Несколько лет назад автором были пересмотрены филогенез цилиндroteутид и таксономический вес присущих им признаков, на основе чего внесены изменения в иерархическую структуру таксонов родовой группы [Дзюба, 2004]. Система семейства была принята в следующем виде: подсемейство *Cylindroteuthidinae* Stolley, 1919 – род *Cylindroteuthis* Bayle, 1878 (подроды *Cylindroteuthis* s.str. и *Acrototeuthis* Sachs et Nalnjaeva, 1964), род *Spanioteuthis* Gustomesov, 1958; подсемейство *Pachyteuthidinae* Stolley, 1919 – род *Pachyteuthis* Bayle, 1878 (подроды *Pachyteuthis* s.str., *Microbelus* Gustomesov, 1958, *Boreioteuthis* Sachs et Nalnjaeva, 1966 и *Acroteuthis* Stolley, 1911), род *Simobelus* Gustomesov, 1958 (подроды *Simobelus* s.str. и *Liobelus* Dzyuba, 2004), род *Lagonibelus* Gustomesov, 1958 (подроды *Lagonibelus* s.str., *Communicobelus* Gustomesov, 1964, *Holcobeloides* Gustomesov, 1958 и *Eulagonibelus* Gustomesov, 1989). Из таксонов родовой группы, выделенных отечественными исследователями, не был признан только *Boreiolagonibelus* Gustomesov, 1989, так как, по мнению автора, под этим названием В.А. Густомесовым искусственно объединены позднеюрские и раннемеловые представители *Lagonibelus* s.str. с наиболее длинной на поздних стадиях онтогенеза брюшной бороздой.

В научной литературе в составе *Cylindroteuthididae* можно увидеть также аален-байосский род *Eocylindroteuthis* Riegraf, 1980 [Riegraf, 1980; Doyle, Kelly, 1988; Riegraf et al., 1998; Schlegelmilch, 1998; Weis, Mariotti, 2007; и др.], среднеюрский род *Holcobelus* Stolley, 1927 [Roger, 1952; Schlegelmilch, 1998; и др.], титонский род *Rhaphibelus* Naef, 1922 [Крымгольц, 1929; Naef, 1922], нижнемеловые роды *Aulacoteuthis* Stolley, 1911 и *Oxyteuthis* Stolley, 1911 [Крымгольц, 1929, 1958; Naef, 1922; Riegraf, 1980; и др.]. Род *Eocylindroteuthis*, характеризующийся едва заметной срединной брюшной бороздой, по мнению автора [Дзюба, 2004], родствен или тождествен роду *Homaloteuthis* Stolley, 1919 из семейства *Megateuthididae*. Вывод о большем родстве *Eocylindroteuthis* с представителями *Megateuthididae* подтверждают зарисовка и фотографии продольного сечения ростров *E. corneliaschmittae* Riegraf [Weis, Mariotti, 2007, fig. 6; pl. 1, fig. 2c; pl. 2, fig. 1c, 2], на которых видно, что ростры начальных стадий развития имеют характерную для мегатеутид коническую форму. Автор разделяет существующую точку зрения о самостоя-

тельности семейства *Holcobelidae* Gustomesov, 1977 с типовым родом *Holcobelus* Stolley, 1927, которое авторы каталога двужаберных головоногих [Riegraf et al., 1998] помещают в подотряд *Pachybelemnopseina*. Роды *Aulacoteuthis* и *Oxyteuthis* отличаются от цилиндroteутид рисунком внешних боковых борозд [Густомесов, 1962, Gustomesov, 1963], а также неизогнутой и слабо смещенной к брюшной стороне (или центральной) внутренней осевой линией [Mutterlose, Baraboshkin, 2003]. Это представители семейства *Oxyteuthididae*, возникновение брюшной борозды которых произошло независимо от *Cylindroteuthididae* [Густомесов, 1977б; Baraboshkin, Mutterlose, 2004; и др.]. Род *Rhaphibelus* с тонкими игловидными рострами в современных системах белемнитов помещен рядом с такими родами, как *Hibolithes*, *Subulibelus* и др. [Riegraf et al., 1998; Schlegelmilch, 1998; и др.]. В частности, в каталоге двужаберных головоногих [Riegraf et al., 1998] он включен в состав семейства *Mesohibolitidae* (подотряд *Pachybelemnopseina*).

ОБСУЖДЕНИЕ ПОДСЕМЕЙСТВ

Исследования последних лет убеждают в том, что все различаемые автором роды и подроды [Дзюба, 2004] могут быть повышены в ранге: подроды при этом приобретают родовой статус, а роды – подсемейственный. Прежде чем перейти к доказательству данного утверждения, необходимо рассмотреть имеющиеся представления о разделении *Cylindroteuthididae* на подсемейства.

В.Н. Сакс и Т.И. Нальняева [1967а,б, 1975] выделяли два подсемейства: с рострами, сильно удлиненными на начальных стадиях развития, по мере роста относительно утолщающимися – подсемейство *Cylindroteuthinae* Stolley, 1919; с рострами, относительно короткими на начальных стадиях развития – подсемейство *Pachyteuthinae* Stolley, 1919. В.А. Густомесов [1977а] обособил еще одно самостоятельное подсемейство – *Lagonibelinae* Gustomesov, 1977, отличающееся от *Pachyteuthinae* удлиненными рострами взрослых стадий онтогенеза, а от *Cylindroteuthinae* – относительно короткими рострами начальных стадий и большим эксцентриситетом осевой линии. В обеих системах в основу выделения подсемейств положены особенности внутреннего строения ростров, отражающие онтогенез, а следовательно, в какой-то мере и филогенетическое развитие таксонов.

Рассмотрев имеющиеся в литературе схемы подразделения цилиндroteутид на подсемейства, автор в прежних своих работах остановила выбор на системе В.Н. Сакса и Т.И. Нальняевой [Дзюба, 2004; Dzyuba, 2005]. Во многом это обусловлено тем, что на тот момент имелись серьезные основания для сомнений о происхождении самых древних родов цилиндroteутид (*Cylindroteuthis* и *Pachyteuthis*) от общего

предка. Причиной сомнений стала находка ростра из верхов нижнего байоса Дальнего Востока, отнесенного к виду *Cylindroteuthis (Cylindroteuthis) confessa* Nalnjaeva [Challinor et al., 1992, pl. 132, fig. 1] и считавшегося древнейшим представителем рода. Этот ростр резко отличался от *Pachyteuthis (Pachyteuthis) sp. nov. inden.*, определенного из одновозрастных отложений Западной Канады [Сакс, Нальняева, 1966, с. 17, табл. 1, фиг. 1]. Последний таксон – самый древний среди известных представителей рода *Pachyteuthis*, с которых, по всей видимости, и начинается развитие *Cylindroteuthididae*. Таким образом, генетическая близость таксонов, установленных в основании ветвей *Cylindroteuthis* и *Pachyteuthis*, находилась под вопросом. Следовательно, требовалось обособление двух подсемейств белемнитов. Недавно было установлено, что упомянутый дальневосточный ростр относится к семейству *Megateuthididae* [Дзюба, Нальняева, 2011], в связи с чем аргументы против монофилетического развития *Cylindroteuthididae* теряют свою силу.

В данной ситуации представляется наиболее естественным для выделения крупных таксономических групп внутри семейства использовать специфику онтогенеза и внутренние признаки в комплексе, а именно: длину послеальвеолярной части начальных ростров, закономерность нарастания ростров в онтогенезе, особенности альвеолы и осевой линии. Все эти признаки тесно взаимосвязаны, поскольку положение и облик альвеолы и осевой линии непосредственно отражают процесс наращивания ростра в длину и ширину. С их помощью возможны реконструкции непрерывных филогенетических линий в пределах больших групп цилиндротеутид. Ранее это было доказано на примере родов [Дзюба, 2004], которые в настоящей работе предлагается возвести в ранг подсемейств.

Подсемейства *Cylindroteuthidinae* и *Spanioteuthidinae* характеризуются сильно удлинёнными на начальных стадиях развития рострами (рисунок). У *Pachyteuthidinae*, *Lagonibelinae* и *Simobelinae* они менее удлинены. Все подсемейства, за исключением *Lagonibelinae*, по мере роста относительно утолщаются*, хотя и в разной степени: слабо или умеренно – *Cylindroteuthidinae*, умеренно – *Pachyteuthidinae*, сильно – *Simobelinae*, наиболее сильно – *Spanioteuthidinae*. В онтогенезе *Lagonibelinae* относительная удлинённость сохраняется или же увеличивается, реже – очень слабо сокращается. Ростры *Spanioteuthidinae* характеризуются глубокой (более 1/2 длины ростра), смещённой к спинной стороне альвеолой со слабоэксцентричной вершиной и почти прямой осевой линией. Альвеола *Cylindroteuthidinae*

занимает от 2/5 длины ростра и меньше, вершина ее расположена центрально или немного смещена к брюшной стороне, а осевая линия прямая или слегка изогнутая. Ростры *Pachyteuthidinae*, *Lagonibelinae* и *Simobelinae* обладают более изогнутой осевой линией и сильнее смещённой к брюшной стороне альвеолой. При этом по глубине альвеолы *Simobelinae* ближе к *Spanioteuthidinae*, а *Lagonibelinae* – к *Cylindroteuthidinae*. Альвеола *Pachyteuthidinae* составляет от 1/2 длины ростра и меньше.

Соответственно, внешние признаки – общая форма ростра, высота и форма поперечного сечения, характер развития брюшной борозды, используемые ранее автором для разграничения подродов в семействе *Cylindroteuthididae*, в рамках обновленной системы приобретают более высокий – родовой ранг в иерархии признаков.

Система семейства принимается в следующем виде:

- Семейство *Cylindroteuthididae* Stolley, 1919
- Подсемейство *Cylindroteuthidinae* Stolley, 1919
 - Род *Cylindroteuthis* Bayle, 1878
 - Род *Arctoteuthis* Sachs et Nalnjaeva, 1964
- Подсемейство *Pachyteuthidinae* Stolley, 1919
 - Род *Pachyteuthis* Bayle, 1878
 - Род *Microbelus* Gustomesov, 1958
 - Род *Boreioteuthis* Sachs et Nalnjaeva, 1966
 - Род *Acroteuthis* Stolley, 1911
- Подсемейство *Lagonibelinae* Gustomesov, 1977
 - Род *Lagonibelus* Gustomesov, 1958
 - Род *Communicobelus* Gustomesov, 1964
 - Род *Holcobeloides* Gustomesov, 1958
 - Род *Eulagonibelus* Gustomesov, 1989
- Подсемейство *Simobelinae* subfam. nov.
 - Род *Simobelus* Gustomesov, 1958
 - Род *Liobelus* Dzyuba, 2004
- Подсемейство *Spanioteuthidinae* subfam. nov.
 - Род *Spanioteuthis* Gustomesov, 1958

Ниже приведено описание двух впервые обособляемых подсемейств семейства *Cylindroteuthididae*.

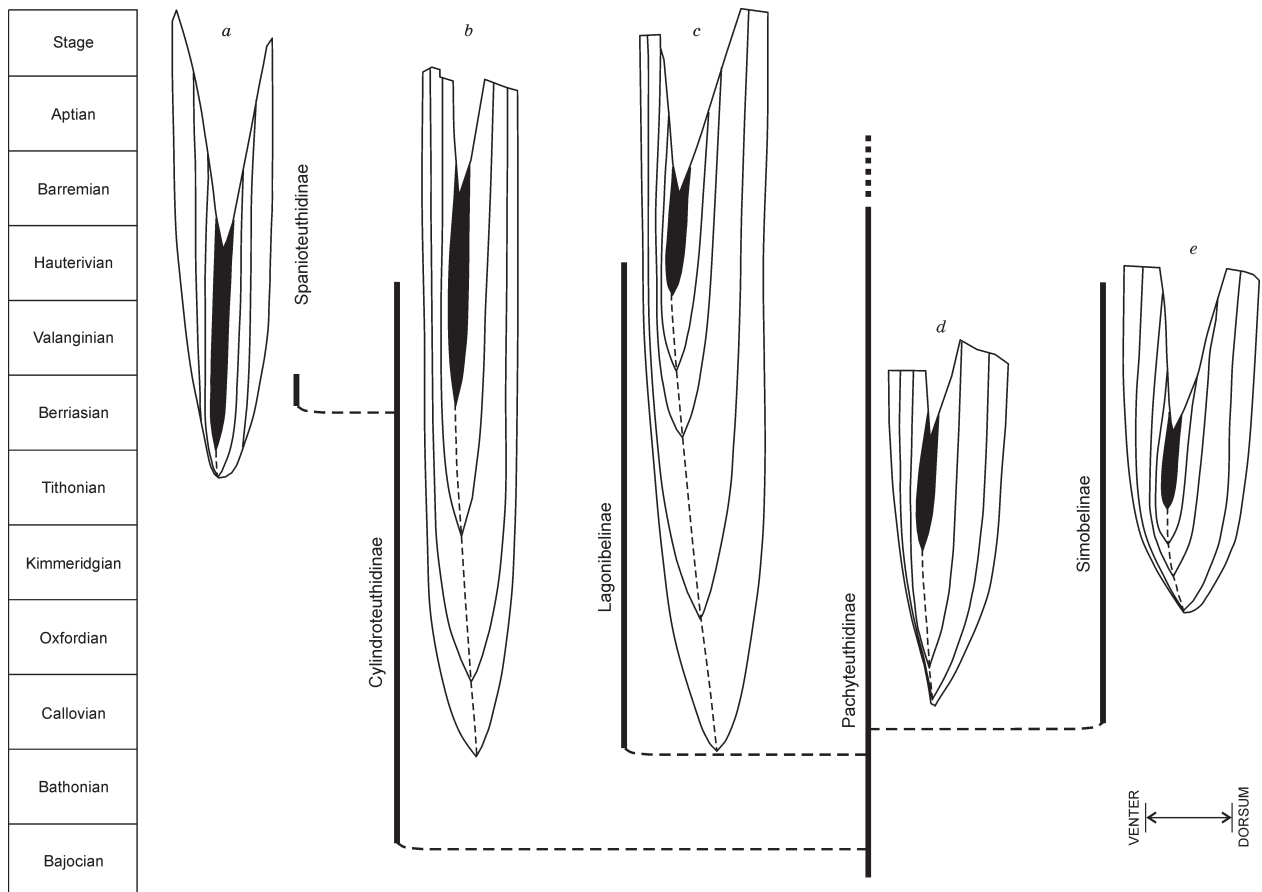
СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

Используемые в разделе терминология и обозначения элементов морфологии ростров предложены В.А. Густомесовым [1964], В.Н. Саксом и Т.И. Нальняевой [1964].

Семейство CYLINDROTEUTHIDIDAE Stolley, 1919 Подсемейство SIMOBELINAE SUBFAM. NOV.

Диагноз. Ростры субцилиндрические и субконические, короткие и очень короткие, достигают крупных размеров. Брюшная сторона обычно уплощена, несет в разной степени выраженную борозду. Ростр ранней стадии онтогенеза относительно короткий. По мере роста происходит сильное сокраще-

*Здесь и далее под относительным утолщением (удлинением) ростра имеется в виду изменение соотношений длины послеальвеолярной части и спинно-брюшного диаметра у вершины альвеолы.



Внутреннее строение ростров и схема филогенеза подсемейств Cylandroteuthididae.

Продольные сечения в спинно-брюшной плоскости: *a* – *Spanioteuthis okschevensis* Gustomesov; *b* – *Cylindroteuthis puzosiana* (d’Orbigny); *c* – *Lagonibelus magnificus* (d’Orbigny); *d* – *Pachyteuthis excentralis* (Young et Bird); *e* – *Simobelus breviaxis* (Pavlov). Черная заливка – ростры ранних стадий онтогенеза.

Internal structure of the rostrum and schematic phylogenetic lineages for subfamilies of Cylandroteuthididae.

Dorsoventral longitudinal sections: *a* – *Spanioteuthis okschevensis* Gustomesov; *b* – *Cylindroteuthis puzosiana* (d’Orbigny); *c* – *Lagonibelus magnificus* (d’Orbigny); *d* – *Pachyteuthis excentralis* (Young et Bird); *e* – *Simobelus breviaxis* (Pavlov). Black areas correspond to early ontogenetic stages of the rostra.

ние первоначальных соотношений длины и толщины ростра. Альвеола глубокая, вершина ее смещена к брюшной стороне. Осевая линия приближена к брюшной стороне и изогнута.

Сравнение. От *Cylindroteuthidinae* и *Spanioteuthidinae* отличается более коротким ростром на ранней стадии развития и сильнее изогнутой осевой линией. По сравнению с *Pachyteuthidinae* и *Lagonibelinae* существенно короче на взрослых стадиях развития и характеризуется более тупым вершинным углом. От *Lagonibelinae* и *Cylindroteuthidinae* дополнительно отличается намного более глубокой альвеолой.

Родовой состав. *Simobelus* Gustomesov, 1958 и *Liobelus* Dzyuba, 2004.

Распространение. Средняя юра–нижний мел (от среднего келловя до нижнего готерива) Се-

верной Америки и Северной Евразии, включая арктические острова, в пределах Бореального пояса.

Подсемейство SPANIOTEUTHIDINAE SUBFAM. NOV.

Диагноз. Ростры субцилиндрические в большей части, короткие, достигают крупных размеров. Брюшная борозда короткая, но глубокая. Ростр ранней стадии онтогенеза сильно удлинённый. По мере роста он интенсивно наращивается в толщину и в передней части, при этом резко замедляется или останавливается рост в длину. Альвеола глубокая, со слабоекцентричной вершиной, приближена к спинной стороне или занимает центральное положение. Осевая линия почти прямая.

Сравнение. По сравнению с *Pachyteuthidinae*, *Lagonibelinae* и *Simobelinae* характеризуется сильно

удлиненным ростром на ранней стадии развития и почти прямой осевой линией. От *Cylindroteuthidinae* и *Lagonibelinae* отличается более коротким ростром на взрослой стадии развития и более глубокой альвеолой. Ни в одном другом подсемействе альвеола не смещена к спинной стороне, как это наблюдается у *Spanioteuthidinae*.

Родовой состав. *Spanioteuthis* Gustomesov, 1958.

Распространение. Нижний мел (берриас). Достоверно известен только из европейской части России.

Автор считает приятным долгом поблагодарить А.П. Ипполитова и Б.Н. Шурыгина за ценные замечания, способствовавшие улучшению работы. Помощь в поиске необходимой литературы оказали А.П. Ипполитов, Н.М.М. Janssen и М.А. Рогов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 09-05-00136) и в рамках программ Президиума РАН “Фундаментальные проблемы океанологии: физика, геология, биология, экология” и “Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем”.

ЛИТЕРАТУРА

- Густомесов В.А. (1958). Новые верхнеюрские белемниты Русской платформы // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 33, вып. 4. С. 158–159.
- Густомесов В.А. (1962). О значении боковых борозд ростра для разработки систематики белемнитов // Палеонтол. журн. № 2. С. 31–40.
- Густомесов В.А. (1964). Позднеюрские бореальные белемниты (*Cylindroteuthinae*) Русской платформы // Тр. ГИН АН СССР. Вып. 107. М.: Наука. С. 89–216.
- Густомесов В.А. (1977а). К ревизии юрских белемнитов // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 52, вып. 2. С. 103–117.
- Густомесов В.А. (1977б). Основные направления развития и систематика юрских и меловых белемнитов // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 52, вып. 5. С. 138–153.
- Густомесов В.А. (1989). Филогенетические связи и стратиграфическое значение вентральнобороздчатых *Cylindroteuthidae* (*Belemnitida*). Ревизия рода *Lagonibelus* // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 64, вып. 3. С. 65–75.
- Дзюба О.С. (2004). Белемниты (*Cylindroteuthidae*) и биостратиграфия средней и верхней юры Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал “Гео”. 203 с.
- Дзюба О.С., Нальняева Т.И. (2011). Новый вид раннебайосских *Megateuthididae* (*Belemnitida*) с тихоокеанского побережья России // Палеонтол. журн. № 3. С. 25–30. Перевод на англ.: Dzyuba O.S., Nalnyaeva T.I. (2011). New Species of Early Bajocian *Megateuthididae* (*Belemnitida*) from the Pacific Coast of Russia // *Paleontol. J.* V. 45, No. 3. P. 260–265.
- Крымгольц Г.Я. (1929). Верхнеюрские *Cylindroteuthinae* Тимана, басс. р. Сысолы и Оренбургской губ. // Изв. Геол. ком. Т. 48, № 7. С. 103–142.
- Крымгольц Г.Я. (1958). Подкласс *Endocochlia*. Внутренне-раковинные // Основы палеонтологии. Моллюски – головоногие. Ч. II. М.: Госгеолтехиздат. С. 145–178.
- Сакс В.Н., Нальняева Т.И. (1964). Верхнеюрские и нижне-меловые белемниты Севера СССР. Роды *Cylindroteuthis* и *Lagonibelus*. М.: Наука. 166 с.
- Сакс В.Н., Нальняева Т.И. (1966). Верхнеюрские и нижне-меловые белемниты Севера СССР. Роды *Pachyteuthis* и *Acroteuthis*. М.: Наука. 216 с.
- Сакс В.Н., Нальняева Т.И. (1967а). К систематике юрских и меловых белемнитов // Проблемы палеонтологического обоснования детальной стратиграфии мезозоя Сибири и Дальнего Востока. Л.: Наука. С. 6–26.
- Сакс В.Н., Нальняева Т.И. (1967б). О выделении надсемейства *Passaloteuthaceae* в подотряде *Belemnoidea* (*Cephalopoda*, *Dibranchia*, *Decapoda*) // Докл. АН СССР. Т. 173, № 2. С. 438–441.
- Сакс В.Н., Нальняева Т.И. (1975). Ранне- и среднеюрские белемниты Севера СССР. *Megateuthinae* и *Pseudodicoelitinae*. М.: Наука. 123 с.
- Baraboshkin E.J., Mutterlose J. (2004). Correlation of the Barremian belemnite successions of northwest Europe and the Ulyanovsk–Saratov area (Russian Platform) // *Acta Geol. Polon.* V. 54, No. 4. P. 499–510.
- Challinor A.B., Doyle P., Howlett P.J., Nalnyaeva T.I. (1992). Belemnites of the circum-Pacific region // Westermann G.E.G. (ed.). *The Jurassic of the Circum-Pacific*. Cambridge Univ. Press. P. 334–341.
- Doyle P., Kelly S.R.A. (1988). The Jurassic and Cretaceous belemnites of Kong Karls Land, Svalbard. *Norsk Polarinstittut, Oslo*. 77 p.
- Doyle P., Donovan D.T., Nixon M. (1994). Phylogeny and systematics of the coleoidea // *Univ. Kansas Paleontol. Contrib., New Series*. No. 5. P. 1–15.
- Dzyuba O.S. (2005). Systematics and phylogeny of the boreal family *Cylindroteuthidae*: Problems solved and unresolved // M. Kostak, J. Marek (eds). *2nd International Symposium Coleoid Cephalopods through time, Prague 2005: Short Papers/Abstracts Volume*. Prague. P. 64–67.
- Gustomesov V.A. (1963). Significance of the lateral furrows on the rostrum for the development of belemnite taxonomy // *Int. Geol. Rev.* V. 5, No. 11. P. 1487–1495.
- Mutterlose J., Baraboshkin E.J. (2003). Taxonomy of the Early Cretaceous belemnite species *Aulacoteuthis absolutiformis* (Sinzow, 1877) and its type status // *Berlin. Palaeobiol. Abh.* Bd. 3. S. 179–187.
- Naef A. (1922). *Die fossilen Tintenfische: eine paläozoologische monographie*. Fischer, Jena. 322 p.
- Riegraf W. (1980). Revision der Belemniten des Schwabischen Jura. Teil 7 // *Palaeontographica*. A 169. S. 128–208.
- Riegraf W., Janssen N.M.M., Schmitt-Riegraf C. (1998). *Cephalopoda dibranchiata fossiles (Coleoidea) II* // F. Westphal (ed.). *Fossilium Catalogus. I: Animalia*. Backhuys, Leiden. Pt 135. 512 p.
- Roger J. (1952). *Sous-classe des Dibranchiata* // J. Piveteau (ed.). *Traité de Paléontologie II*. Paris. P. 689–755.
- Schlegelmilch R. (1998). *Die Belemniten des süddeutschen Jura: ein Bestimmungsbuch für Geowissenschaftler und Sammler*. G. Fischer, Stuttgart, Jena. 151 p.
- Stolley E. (1919). *Die Systematik der Belemniten* // *Jahresber. Niedersächs. Geol. Ver.* Bd. 11. S. 1–59.
- Weis R., Mariotti N. (2007). A belemnite fauna from the Aalenian-Bajocian boundary beds of the Grand Duchy of Luxembourg (NE Paris Basin) // *Boll. Soc. Paleontol. Ital.* V. 46, No. 2–3. P. 149–174.

SUMMARY

Ontogenic features in combination with details of internal structure, specifically the length of post-alveolar part of juvenile rostra, patterns of ontogenetic growth, characteristics of alveolus and apical line are used for subdivision of the family Cylindroteuthidae into subfamilies. Since position and shape of the alveolus and the apical line directly reflect growth pattern of belemnite rostrum, all these characters appear to be interdependent and allow reconstruction of continuous phylogenetic lineages within the large groups of cylindroteuthids. This has been demonstrated in a sample of genera [Дзюба, 2004; Dzyuba, 2005] which in the present work are elevated to rank of subfamilies.

The subfamilies Cylindroteuthinae and Spanioteuthinae subfam. nov. are characterized by the rostra more elongate at the juvenile stage compared to Pachyteuthinae, Lagonibelinae and Simobelinae subfam. nov. In all these subfamilies, except for Lagonibelinae, the rostra become relatively thicker with age, albeit to a different degrees: in the direction Cylindroteuthinae → Pachyteuthinae → Simobelinae subfam. nov. → Spanioteuthinae subfam. nov. the minimal relative thickening is observed in Cylindroteuthinae, the maximum occurs in Spanioteuthinae subfam. nov. The rostra of Lagonibelinae become relatively more elongate, remain same, or occasionally get slightly thicker with age. The terms “relative thickening” or “relative elongation” of the rostrum are used here for distinguishing ontogenetic variation of the ratio between the length of post-alveolar part and the dorso-ventral diameter measured at the tip of the alveolus. In the adult specimens of Spanioteuthinae subfam. nov., the phragmocone penetrates more than one half of the rostrum, alveolus is dorsally displaced, and the apical line is almost ortholineate. In the adult specimens of Cylindroteuthinae, the phragmocone penetrates approximately two fifth or less of the rostrum, alveolus is centrally located or slightly ventrally displaced, the apical line is weakly cyrtolineate. In the adult specimens of Pachyteuthinae, Lagonibelinae and Simobelinae subfam. nov., the rostra possess a more cyrtolineate apical line. Depth of penetration of the phragmocone in Simobelinae is similar to that in Spanioteuthinae, whereas the phragmocone of adult Lagonibelinae occupies approximately one third to one fifth of the total rostrum length, as in Cylindroteuthinae. The phragmocone of adult Pachyteuthinae penetrates approximately one half or less of the rostrum.

Such features of the rostrum as shape and transverse section as well as characteristics of the ventral apical groove, previously used by the author [Дзюба, 2004; Dzyuba, 2005] for subgeneric differentiation within Cylindroteuthidae, are now elevated to genus rank in the hierarchy of features.

In the present paper the following system of family Cylindroteuthidae is accepted:

- Family Cylindroteuthidae Stolley, 1919
- Subfamily Cylindroteuthinae Stolley, 1919
 - Genus *Cylindroteuthis* Bayle, 1878
 - Genus *Arctoteuthis* Sachs et Nalnjaeva, 1964
- Subfamily Pachyteuthinae Stolley, 1919
 - Genus *Pachyteuthis* Bayle, 1878
 - Genus *Microbelus* Gustomesov, 1958
 - Genus *Boreioteuthis* Sachs et Nalnjaeva, 1966
 - Genus *Acroteuthis* Stolley, 1911
- Subfamily Lagonibelinae Gustomesov, 1977
 - Genus *Lagonibelus* Gustomesov, 1958
 - Genus *Communicobelus* Gustomesov, 1964
 - Genus *Holcobeloides* Gustomesov, 1958
 - Genus *Eulagonibelus* Gustomesov, 1989
- Subfamily Simobelinae subfam. nov.
 - Genus *Simobelus* Gustomesov, 1958
 - Genus *Liobelus* Dzyuba, 2004
- Subfamily Spanioteuthinae subfam. nov.
 - Genus *Spanioteuthis* Gustomesov, 1958

The genus *Boreiolagonibelus* Gustomesov, 1989, allocated in the system of subfamily Lagonibelinae, is now thought to be artificial comprising Late Jurassic and Early Cretaceous representatives of *Lagonibelus* with the longest ventral groove at the adult stages of ontogeny [Дзюба, 2004; Dzyuba, 2005]. It is also noted that the Aalenian–Bajocian genus *Eocylindroteuthis* Riegraf, 1980 placed by many researchers in the system of family Cylindroteuthidae [e.g., Riegraf, 1980; Doyle, Kelly, 1988; Riegraf et al., 1998; Schlegelmilch, 1998; Weis, Mariotti, 2007], in the opinion of the author, is identical or closely related to the genus *Homaloteuthis* Stolley, 1919 from family Megateuthidae. The genus *Eocylindroteuthis* is characterized by intermediate ventral depression or groove, whereas its juveniles are conical which is typical for megateuthids (see *E. corneliaschmittae* Riegraf, in: [Weis, Mariotti, 2007, fig. 6; pl. 1, fig. 2c; pl. 2, fig. 1c, 2]). True cylindroteuthids have apical ventral groove, their juveniles are subcylindrical to slightly spindle-like.