



О нижних челюстях аммонитов семейства *Kosmoceratidae* (*Stephanoceratoidea*) из средней юры Центральной России

Мироненко А.А.¹, Митта В.В.²

¹ Геологический институт РАН, г. Москва; paleometro@yandex.ru

² Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; mitta@paleo.ru

Состоящие из двух зеркально-симметричных створок нижние челюсти юрских и меловых аммонитов (аптихи) различаются по своему строению в разных эволюционных линиях этих головоногих. Отличия заключаются в форме аптихов, строении их наружного кальцитового слоя и скульптуре поверхности. Аптихи чаще всего встречаются отдельно от раковин аммонитов и для них разработана специальная классификация — аптихи сходного строения объединяются в паратаксоны (*Praestriptychus*, *Lamellaptychus*, *Granulaptychus* и т.п.). Некоторые типы аптихов, такие как *Praestriptychus*, были присущи различным эволюционным линиям аммонитов; распространение других ограничивалось тем или иным семейством или даже подсемейством — к примеру, аптихи *Laevaptychus* были характерны только для макроконхов подсем. *Aspidoceratinae* (Mironenko, 2018). Некоторые исследователи предлагали использовать аптихи для установления родственных связей аммонитов (Engeser, Keupp, 2002), однако это затруднено возможной конвергенцией в строении аптихов и их недостаточной изученностью в целом.

Одной из эволюционных линий аммонитов, о строении аптихов которых до последнего времени было известно очень мало, является среднеюрское семейство *Kosmoceratidae*, представленное филогенетически последовательными подсемействами *Keupleritinae* и *Kosmoceratinae*. Различные исследователи относили аптихи космоцератид к трем разным паратаксонам. Так, Ф. Траут (Trauth, 1930) отнес аптих, ранее найденный в жилой камере раннекелловейского *Sigaloceras* (Nikitin, 1884, pl. I, figs 5, 6) к роду *Praestriptychus*. Однако М.А. Рогов (2004) установил, что эта находка является не аптихом, а створкой раковины двустворчатого моллюска из семейства *Astartidae*. Г. Швайгер

(Schweigert, 2000) впервые описал аптих в жилой камере позднекелловейского *Kosmoceras* и отнес его к роду *Granulaptychus*, так как поверхность его кальцитового слоя была покрыта бугорками, характерными для гранулаптихов. Рогов (2004) выделил новый паратаксон *Kosmogranulaptychus*, для аптихов космоцератид. В.В. Митта и Г. Койп (Mitta, Keupp, 2004) изобразили аптих, найденный еще в начале XX века М.И. Соколовым в нижнем келловее Костромской области, и отнесли его к *Granulaptychus*. Позднее те же авторы (Keupp, Mitta, 2013) описали многочисленные аптихи раннекелловейских космоцератид *Keuplerites* и *Sigaloceras* из Костромской области, на поверхности кальцитового слоя которых не было никаких бугорков, и отнесли эти аптихи к *Praestriptychus*. Койп и Митта высказали предположение, что бугристые гранулаптихи у космоцератид возникли позже, не ранее среднего келловья, что было поддержано и другими исследователями (Rogov, Mironenko, 2016).

Таким образом, на сегодняшний день аптихи космоцератид оказались отнесены к трем разным паратаксонам: *Praestriptychus* (Trauth, 1930; Keupp, Mitta, 2013), *Granulaptychus* (Schweigert, 2000; Mitta, Keupp, 2004) и *Kosmogranulaptychus* (Рогов, 2004). Гранулаптихи также описаны (Trauth, 1930) у представителей *Garantianinae* (сем. *Stephanoceratidae*). К стефаноцератидам относятся и предки космоцератид (подсем. *Cadomitinae*), но у них аптихи до сих пор не известны.

Нами изучены аптихи позднебабских и раннекелловейских космоцератид из трех местонахождений Центральной России. Разрезы верхнего бата, из которых происходит изученный материал, расположены в Ичалковском районе Республики Мордовия, в 40 км к северу от Саранска, у дер. Репьевка и Большая Пестровка. Эти разрезы были опи-

саны ранее под названиями Алатырь-I и Алатырь-II соответственно (Mitta, 2005; Митта, 2008). Аптихи обнаружены в сцементированных фосфатными минералами стяжениях песчаника зоны Кеурри совместно с многочисленными *Keplerites* spp. [M, m]. Форма аптихов однозначно свидетельствуют об их принадлежности микро- и макроконхам аммонитов рода *Keplerites*.

Разрез нижнего келловея расположен в Починковском районе Нижегородской области. Его строение сходно с хорошо изученным разрезом нижнего–среднего келловея у д. Ужовка, расположенного в 10 км севернее (Mitta, 1999; Митта, 2000; Гуляев, 2001). Аптихи были обнаружены в черных тонкослоистых глинах, относящихся к подзоне *Subpatruus* зоны *Elatmae*. Кроме макроконхов вида-индекса подзоны *Chamoussetia subpatruus* (Nikitin) и соответствующих ему микроконхов, в слое с аптихами были найдены раковины *Keplerites* (*Keplerites*) *russiensis* Mitta [M], *K. (Toricellites) unzhensis* Mitta [m], и очень редкие перисфинктиды *Proplanulites* sp. Судя по форме и размерам, аптихи принадлежали микроконхам или молодым макроконхам кепплеритов.

Из новых скелов нами изучены семь батских и три келловейских аптиха *Keplerites* (подсем. *Kepleritinae*) различной сохранности, как парных, так и представленных изолированными створками. Кроме того, был переизучен упомянутый выше аптих и его отпечаток из коллекции Соколова. Строение кальцитового слоя аптихов изучалось под сканирующим электронным микроскопом (Рис. 1). Все изученные аптихи имеют сходную форму – они широкие, округленно-

треугольные, с низкими пологими ребрами и заметными линиями нарастания.

У большинства позднебатских аптихов сохранилась только органическая часть, но у трех из них присутствуют остатки кальцитового слоя. Сохранность этого слоя очень сходна с сохранностью аптихов нижнекелловейских космоцератид (Keurr, Mitta, 2013) – кальцит довольно сильно растворен и частично стерт, хорошо видно его слоистое строение. Раннекелловейские аптихи, найденные в глинах, имеют совершенно другую сохранность – хотя их кальцитовый слой разбит трещинами, его наружная поверхность почти не повреждена и хорошо видны покрывающие ее бугорки. Бугорки имеют концентрическое строение и располагаются неровными рядами, они довольно хрупкие и часть из них, при послойном раскалывании блоков глины, остается на противоположной стороне. На противоположной стороне аптиха из коллекции Соколова в фосфоритовой конкреции также были найдены следы бугорков, хотя на поверхности самих аптихов они не сохранились. Наличие бугорков позволяет однозначно отнести аптихи аммонитов рода *Keplerites* к *Granulaptychus*.

Видимо, именно с хрупкостью наружного слоя гранулаптихов связано отсутствие бугорков у образцов из верхнего бата, так же как и у аптихов *Keplerites* и *Sigaloceras* из нижнего келловея Унжи. Все эти аптихи захоронены в песчаных стяжениях, формировавшихся в мелководных условиях, и, скорее всего, до захоронения они подвергались абразивному воздействию песчинок, разрушавших хрупкие бугорки. Важно отметить, что лишённые бугорков гранулаптихи становятся

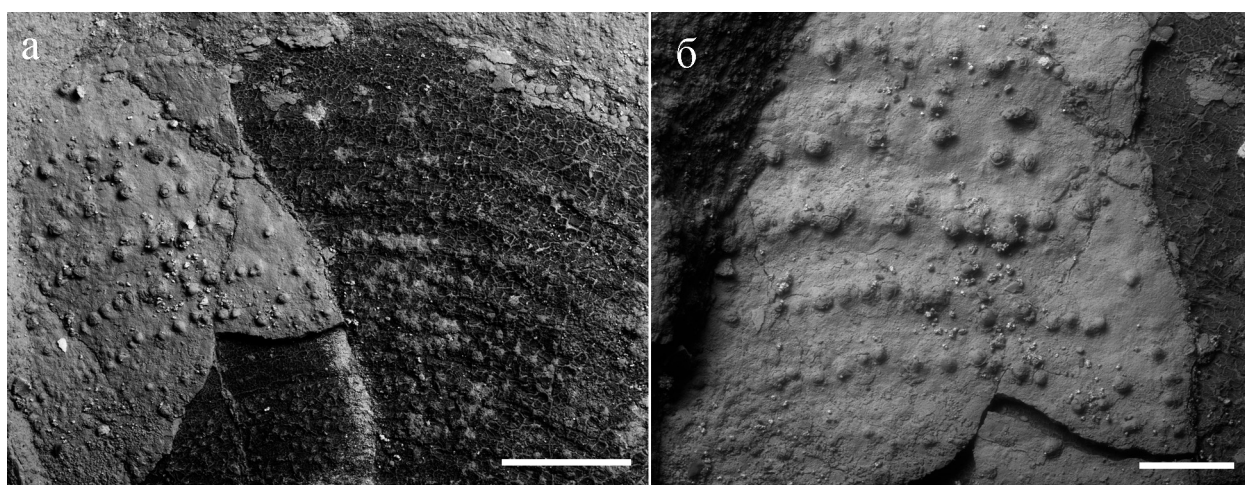


Рис. 1. Микроструктура *Granulaptychus* из нижнего келловея местонахождения в Починковском районе Нижегородской обл.: а – частично сохранившийся кальцитовый слой (слева) и углефицированная органическая часть аптиха (справа), масштабный отрезок 1 мм; б – поверхность кальцитового слоя аптиха с рядами бугорков; масштабный отрезок 0,5 мм.

неотличимы от престриаптихов. В глинах, формировавшихся в значительно более глубоководных и спокойных условиях, либо в быстро растущих фосфоритовых конкрециях, бугорки сохранялись. Исходя из этого, вполне вероятно, что часть аптихов, описанных в настоящее время как *Praestriaptychus* (особенно в тех случаях, когда сохранился только внутренний органический слой), в действительности может относиться к другим типам аптихов, в том числе и к гранулаптихам.

Обнаружение гранулаптихов в древнейшем подсемействе космоцератид позволяет считать, что этот тип аптихов был свойственен космоцератидам с момента их возникновения, а не появился лишь у рода *Kosmoceras* (подсем. *Kosmoceratinae*), как можно было предполагать исходя из ранее известных находок. Конечно, аптихи с шипиками и бугорками на внешней поверхности неоднократно возникали в разных эволюционных линиях аммонитов. Так, аптихи с рядами бугорков найдены у некоторых верхнеюрских представителей *Perisphinctidae*, таких как *Subplanites* и *Euvirgalithacoceras* (Trauth, 1937). Ранее их тоже относили к гранулаптихам, но Швайгерт (Schweigert, 2000) выделил их в отдельный род *Strigogranulaptychus*. В позднем мелу аптихи с крупными бугорками-шипиками (*Spinaptychus*) появились у аммонитов рода *Texanites* (Trauth, 1927). Поэтому нельзя исключать, что у *Kepleritinae* и *Gauntianinae* гранулаптихи могли возникнуть независимо друг от друга. Однако более вероятным представляется появление гранулаптихов в байосе у общих предков этих двух подсемейств — аммонитов подсемейства *Stephanoceratinae*. Таким образом, можно ожидать обнаружения гранулаптихов в байосе и бате. Но необходимо учитывать, что внешний кальцитовый слой и особенно бугорки на нем сохраняются далеко не всегда. В случае неполной сохранности такие аптихи легко могут быть приняты за *praestriaptychi*.

Исследования поддержаны грантами РФФИ №№ 18-05-01070 (ААМ) и 19-05-00130 (ВВМ).

Литература

Гуляев Д.Б. Инфразональная аммонитовая шкала

- верхнего бата—нижнего келловея Центральной России // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2001. Т. 9. № 1. С. 68–96.
- Митта В.В. Аммониты и биостратиграфия нижнего келловея Русской платформы // Бюллетень КФ ВНИГНИ. 2000. № 3. 144 с.
- Митта В.В. Род *Keplerites* Neumayr et Uhlig (*Kosmoceratidae*, *Ammonoidea*) в пограничных отложениях бата и келловея (средняя юра) Русской платформы // Палеонтологический журнал. 2008. № 1. С. 7–14.
- Рогов М.А. Средне- и позднекелловейские аптихи (*Ammonoidea*) Русской плиты // Палеонтологический журнал. 2004. №1. С. 26–33.
- Engeser T., Keupp H. Phylogeny of the aptychi-possessing Neoammonoidea (*Aptychophora* nov., *Cephalopoda*). // *Lethaia*. 2002. V. 34. P. 79–96.
- Keupp H., Mitta V. Cephalopod jaws from the Middle Jurassic of central Russia. // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen*. 2013. V. 270. P. 23–54.
- Mironenko A.A. Microstructure of aptychi of Upper Jurassic (Upper Oxfordian) ammonites from Central Russia. *Lethaia*. 2018. V. 51. P. 75–85.
- 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., Keupp H. Ammoniten-Kiefer aus dem Callovium Russlands // *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*. 2004. V. 88. P. 125–134.
- Mitta V.V. Late Bathonian *Cardioceratidae* (*Ammonoidea*) from the Middle Reaches of the Volga River // *Paleont. Journal*. 2005. V. 39. Suppl. 5. P. S629–S644.
- Nikitin S. Die Cephalopodenfauna der Jurabildungen des Gouvernements Kostroma // *Verhandlungen der Russische Keiser Mineralogische Gesellschaft zu St. Petersburg (Ser. 2)*. 1884. V. 20. P. 13–88.
- Rogov M.A., Mironenko A.A. Patterns of the evolution of aptychi of Middle Jurassic to Early Cretaceous Boreal ammonites // *Swiss Journal of Palaeontology*. 2016. V. 135(1). P. 139–151.
- Schweigert G. On the Aptychus belonging to the Middle Jurassic ammonite genus *Kosmoceras* // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*. 2000. V. 11. P. 698–704.
- Trauth F. Aptychenstudien. I. Über die Aptychen im Allgemeinen. // *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. 1927. V. 41. P. 171–259.
- Trauth F. Aptychenstudien. V. Die Aptychen des Dogger. // *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. 1930. V. 44. P. 329–411.
- Trauth F. Die *Praestriaptychi* und *Granulaptychi* des Oberjura und der Unterkreide // *Paläontologische Zeitschrift*. 1937. V. 19. P. 134–162.

On the lower jaws of Kosmoceratidae (Ammonoidea: Stephanoceratoidea) from the Middle Jurassic of Central Russia

Mironenko A.A.¹, Mitta V.V.²

¹ Geological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow; paleometro@yandex.ru

² Borissiak Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow; mitta@paleo.ru

Aptychi are the lower jaws of Jurassic and Cretaceous ammonites, which consist of a pair of mirror-symmetrical valves. In various evolutionary lineages of ammonites, aptychi differ in shape as well as the structure of the outer calcitic layer and the sculpture of its surface. These differences are the basis of the parataxonomic classification of aptychi. Different types of aptychi are typical of different evolutionary lineages of ammonites, however, these types are very unevenly studied. The aptychi of the family Kosmoceratidae are among the poorest studied aptychi. Previous authors previously attributed these aptychi to three different parataxa: *Praestriaptychus*, *Granulaptychus*, and *Kosmogranulaptychus*. We are describing herein the findings of the Upper Bathonian and Lower Callovian aptychi from three localities of Central Russia, which belong to sexual dimorphs of the genus *Keplerites*. *Keplerites* aptychi have a rounded sub-triangular shape, they are wide, with gentle and non-prominent ribs. The surface of their calcitic layer bears rows of tubercles, which indicates their belonging to the formal genus *Granulaptychus*. The presence of *Granulaptychus*-type aptychi in the oldest subfamily of Kosmoceratidae gave ground for the assumption, that the *Granulaptychi* had likely appeared in the Bajocian in Stephanoceratidae and later were independently inherited by both the Kepleritinae and Garantianinae. It is important to note that tubercles are present only on specimens from clay, but not from sandy nodules. The *granulaptychi* from sandy nodules, devoid of tubercles, are indistinguishable from *praestriaptychi*. This taphonomic difference suggests that some of the aptychi, which originated from sandy sediments and had been described as *praestriaptychi*, could likely belong to other types of aptychi.