

УДК 564.53:551.762.23

МОРФОГЕНЕЗ И СИСТЕМАТИКА РОДА PSEUDOCADOCERAS (AMMONOIDEA)

© 1996 г. Д. Н. Киселев

Ярославский государственный педагогический университет

Поступила в редакцию 20.04.95 г.

Рассмотрена систематика келловейских аммонитов рода *Pseudocadoceras* Buckman, 1918. При этом использованы графические методы морфофункционального анализа, по данным которого внутри рода выделены три морфогруппы подродового ранга: *Costacadoceras* Raw – son, 1982, *Pseudocadoceras* s. str. и *Percosticeras* subgen. nov. С учетом этих и биостратиграфических данных предлагается модель эволюции рода. Для центральных районов Русской равнины дано описание четырех новых видов: *Ps. (C) bellator*, *Ps. (Ps.) agitabile*, *Ps. (Ps.) sasonovi* и *Ps. (Ps.) homoeomorphum*.

Представители рода *Pseudocadoceras* Buckman, 1918 обладают сравнительным однообразием морфологических признаков на внутренних оборотах, но резко различаются по форме и скульптуре конечной жилой камеры. Как указано еще автором рода Бакмэном (Buckman, 1909–1930, с. 14), конечная жилая камера у *Pseudocadoceras* появляется сравнительно рано, в том возрасте, когда современные ему кардиоцератиды не вступили во взрослую стадию. При этом главным признаком конечной жилой камеры Бакмэн считает разворот спирали. А.Н. Иванов (1960) добавляет один характерный признак — сохранение скульптуры до конечного устьевого края и ее усиление. Другие признаки конечного оборота (форма поперечного сечения, диаметр умбо, число ребер и т.д.) в пределах *Pseudocadoceras* широко варьируют. Видовые различия на внутренних оборотах незначительны. Поэтому выделение видов внутри рода проводится исключительно по различиям в морфологии конечной жилой камеры (Buckman, 1909–1930; Imlay, 1953; Сазонов, 1965; Меледина, 1973, 1977; Callomon, Wright, 1989).

Методика, используемая здесь, основана на принципе, предложенном Бакмэном (Buckman, 1909–1930). Это графическая система, позволяющая изучать четыре признака одновременно, используя большое количество экземпляров. При этом строятся четыре системы координат в виде прямоугольника, т.е. две абсциссы и две ординаты. Это дает возможность нанести в поле графика две пары коррелирующих признаков, причем для каждой пары образуется по точке при пересечении абсциссы и ординаты соответствующих углов. Затем обе точки соединяются линией. Таким образом получается графическая линия одного экземпляра. Для рода *Pseudocadoceras* мы выбрали признаки конечной жилой камеры, широко варьирующие внутри рода: 1 — относительная высота

та оборота вблизи конечного устьевого края (отношение высоты оборота к его ширине), 2 — диаметр конечного пупка (в процентах к конечному диаметру раковины); вместе с первым признаком он образует первую точку линии графика (точку формы раковины), 3 — густота скульптуры на конечный полуоборот, вычисляемая как количество первичных ребер, 4 — реберное отношение (коэффициент ветвления) для конечного полуоборота (отношение числа вторичных ребер к первичным); вместе с предыдущим признаком он образует вторую точку графика (точку скульптуры).

Материал. В процессе исследования рода *Pseudocadoceras* было изучено графически около 150 экземпляров, из которых более 110 собраны нами в разных концах Центральной России. Остальные экземпляры представляют собой голотипы, лектотипы и параптипы всех видов этого рода, измеренные непосредственно в монографических коллекциях или по литературным данным (табл. 1).

Для центра Русской платформы было выделено 4 новых вида. В конечном итоге было изучено 17 видов рода *Pseudocadoceras*.

Результаты. Данные графического анализа позволяют объединить все виды в три четкие морфологические группы (рис. 1, 2). При этом каждой группе соответствует свой стратиграфический горизонт, почти не перекрывающийся с соседними.

Группа 1 объединяет самых древних представителей рода (рис. 2в, А). Она включает наиболее эволюционные виды (пупок 25–39%) с наиболее широким поперечным сечением конечного оборота (относительная высота 0.87–1.28), причем эволюционность и ширина оборотов в разных линиях группы могут как увеличиваться от более древних к более молодым видам, так и уменьшаться. Так, предельные значения ширины пупка видны

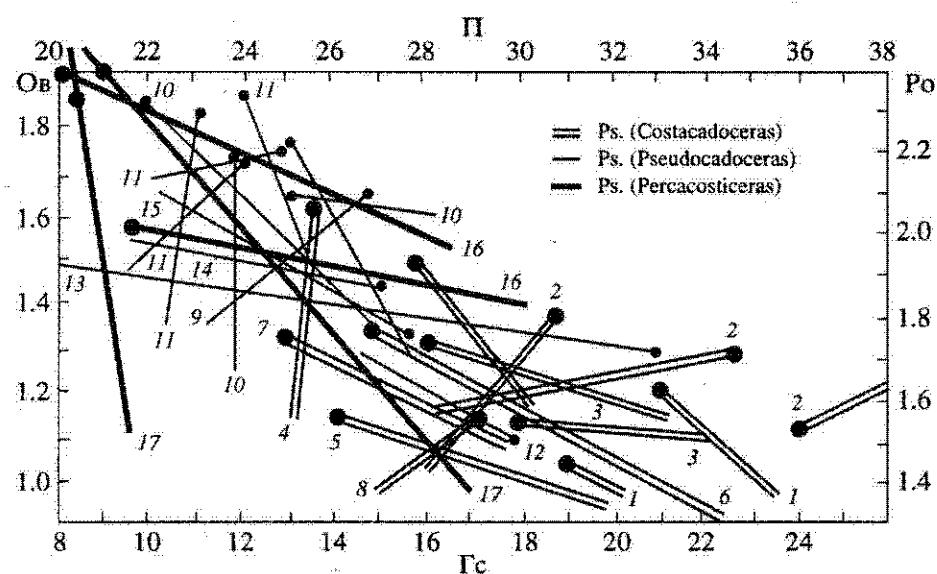


Рис. 1. Распределение видов рода *Pseudocadoceras* по четырем признакам конечной жилой камеры: П – пупок в %, Ов – относительная высота оборота, Гс – густота скульптуры на 0,5 конечного полуоборота, Ро – реберное отношение. Каждая линия несет информацию одного экземпляра. Черный кружок на одном конце линии обозначает точку скульптуры. Для каждого вида даны линии нескольких экземпляров с полярными значениями признаков. Названия и нумерация видов приведены в табл. 1.

у ранних эволюционных *Ps. bluethgeni* и поздних более инволютных *Ps. grawingki*. Скульптура также несет критические характеристики для всего рода. Группа объединяет виды с наиболее густой ребристостью (до 24) и наименьшим реберным отношением (1.46–2), причем эти параметры также изменяются от наименьших значений к макси-

мальным от древних форм к молодым. Эти признаки интересно коррелируют друг с другом и закономерно изменяются во времени, т.е. наблюдается определенная эволюционная тенденция. Характер скульптуры является более или менее однообразным, причем согласно низкому реберному отношению доминируют простые ребра.

Таблица 1. Число измеренных экземпляров для изученных видов рода *Pseudocadoceras*

№№	Виды	Число измеренных экз.	
		по табл.	непосредственно
1	<i>Ps. bluethgeni</i> (Rawson, 1982)	3	—
2	<i>Ps. mundum</i> (Sasonov, 1957)	2	18
3	<i>Ps. whithami</i> Callomon et Wright, 1989	6	4
4	<i>Ps. grawingki</i> (Pompeckj, 1900)	2	14
5	<i>Ps. bellator</i> sp. nov.	—	5
6	<i>Ps. insolitum</i> Meledina, 1977	3	—
7	<i>Ps. crassicostatum</i> Imlay, 1953	2	6
8	<i>Ps. schmidii</i> (Pompeckj, 1900)	2	8
9	<i>Ps. sasonovi</i> sp. nov.	1	9
10	<i>Ps. homoeomorphum</i> sp. nov.	1	20
11	<i>Ps. dorbignyi</i> Maire, 1932	4	19
12	<i>Ps. agitabile</i> sp. nov.	—	9
13	<i>Ps. tsytovitcheae</i> (Paryshev, 1968)	2	6
14	<i>Ps. petelini</i> (Pompeckj, 1900)	3	2?
15	<i>Ps. boreale</i> Buckman, 1918	5	13
16	<i>Ps. polonicum</i> (Callomon et Wirth, 1989)	1	6
17	<i>Ps. novosemelicum</i> (Bodylevsky, 1960)	8	—

Несмотря на высокую густоту, скульптура у многих представителей может быть очень грубой. Форма поперечного сечения также своеобразна. Вентральная сторона всегда плавно округлая и никогда не носит резкого килеватого излома, который свойствен более молодым группам. Конечный диаметр раковины может варьировать, но наиболее крупными видами являются и наиболее древние, достигающие 60 мм. Для этой группы мы используем название *Costacadoceras*, предложенное Раусоном (Rawson, 1982) для рода, в который он поместил единственный вид из верхнего бата Шпицбергена (*C. bluethgeni* Rawson). Для этого вида характерны крайние черты рода *Pseudocadoceras*, но тем не менее нет никакой необходимости выделять его в отдельный род, поскольку диагностические признаки *Pseudocadoceras* здесь присутствуют четко.

Группа 2 объединяет наиболее инволютные виды (пупок 20–28%) с самыми высокими оборотами (до 1.75) в роде (рис. 2в, Б). При этом в скульптуре наблюдается уменьшение густоты ребристости (до 11) и увеличение реберного отношения (до 2.35) по сравнению с предыдущей группой. Вентральные ребра являются наиболее грубым элементом скульптуры, особенно у поздних представителей. Предельного развития такой тип ребристости достигает в следующей, самой молодой группе *Pseudocadoceras*. Вторая группа включает самых мелких представителей рода, которых мы обозначаем как *Pseudocadoceras* s. str. Она сменяет предыдущую группу начиная с зоны *Sigloceras calloviense* нижнего келловея и в середине среднего келловея сменяется, в свою очередь, следующей группой.

Группа 3 включает самых крупных представителей рода (40–60 мм в диаметре) с более широкой конечной жилой камерой, чем у *Pseudocadoceras* s. str. (рис. 2в, В). Характерная особенность группы – сильное разрежение скульптуры с одновременным ее огрублением и увеличением реберного отношения до 3.7, причем поздние представители группы наиболее ярко выражают эту тенденцию. Сюда нами впервые отнесены виды, которые кочевали из рода в род и никогда не находили своего постоянного места, потому что относятся к уникальному морфологическому типу, в полном виде не проявляющемуся в других родах кардиоцератид. Весьма крупные размеры для "классических" *Pseudocadoceras* не позволяли отнести их к этому роду ряду авторов, поэтому эту группу помещали в другие: *Cadoceras* (Makowski, 1952), *Vertumniceras* (Меледина, 1973), *Longaeviceras* (Бодылевский, 1960; Callomon, Wright, 1989). Между тем для указанных родов морфологический тип этой группы мало свойствен, как, впрочем, и для других позднекелловейских и раннеоксфордских кардиоцератид. Также этой группе присущ типично микроконховый тип

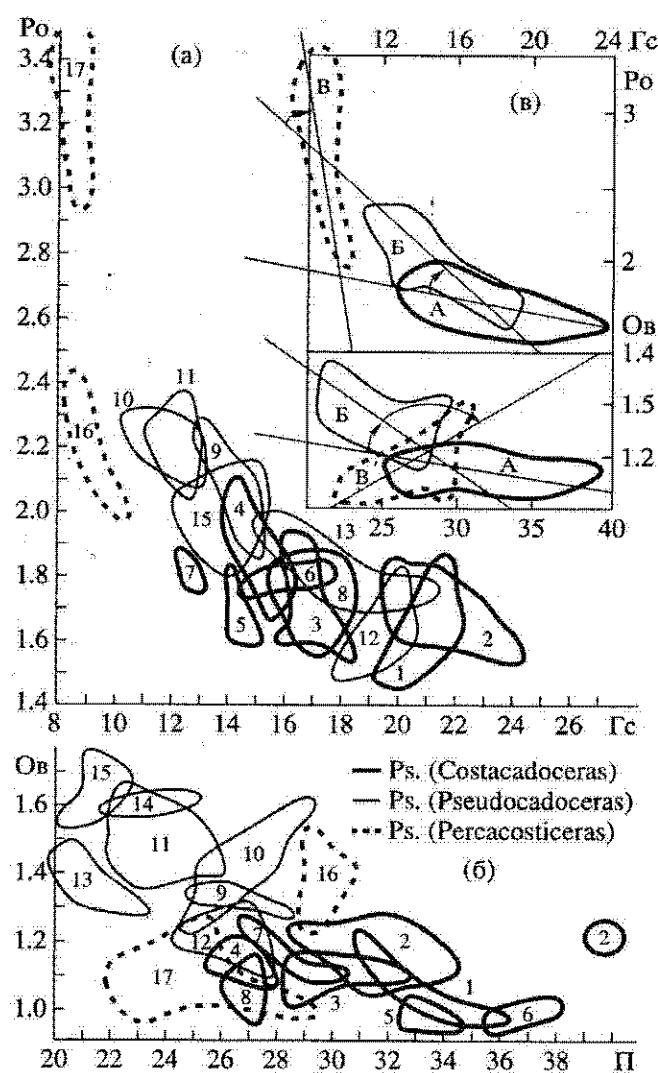


Рис. 2. Раздельное распределение видов *Pseudocadoceras* по точкам формы раковины и точкам скульптуры: а – график скульптуры; б – график формы раковины. Каждый вид представлен двумя вариационными полями, охватывающими распределение точек многих экземпляров. Названия и номера видов приведены в табл. 1; в – раздельное распределение подродов *Pseudocadoceras* по форме раковины внизу и скульптуры вверху: А – *Costacadoceras*, Б – *Pseudocadoceras*, В – *Percacosticeras*. Вариационное поле каждого подрода составлено из вариационных полей соответствующих видов. Прямыми линиями отображены линии регрессии, формулы которых приведены в табл. 2.

конечной жилой камеры, тогда как у родов *Sadoceras* и *Longaeviceras* она несет все признаки микроконховой организации. Ближе всего к этой группе стоят роды *Vertumniceras* и *Pavloviceras*, имеющие сходство в типе ребристости, но существенно отличающиеся по другим параметрам, а также по типу онтогенеза и стратиграфическому распространению. Гораздо большим сходством с рассматриваемой группой обладают некоторые

среднекелловейские *Pseudocadoceras*, например *Ps. homoeomorphum* и *Ps. dorbignyi*, которые хорошо смотрятся в роли предшественников, в особенности по типу скульптуры, более позднего *Ps. polonicum*. Нами сюда же отнесен " *Cadoceras nikitianum*" из работы Маковского (Makowski, 1952). Этот вид напоминает лектотип *Cardioceras nikitianum* (Lahusen) только реберным отношением, но совершенно не несет того киля, который формирует сердцевидное сечение оборота. Правда, позднее Маковский (Makowski, 1962) отнес эти экземпляры к мужским особям рода *Cadoceras*, принимая их как микроконхи. Диагноз этого вида соответствует *Ps. novosemelicum*. Поэтому их следует рассматривать как синонимичные. Мы видим все основания отнести эту группу видов к роду *Pseudocadoceras*, при этом выделив ее в качестве нового подрода *Percacosticeras*. Стратиграфически он сменяет подрод *Pseudocadoceras* в зоне согопатии среднего келловея и, по-видимому, является его потомком.

Обсуждение. Графический анализ жилой камеры рода *Pseudocadoceras* позволил выявить определенные коррелятивные взаимоотношения четырех признаков конечного полуоборота. Эти корреляции градуально изменяются от древних форм к молодым и могут рассматриваться как эволюционные тенденции. Качественное обособление признаков определяет таксономическую дискретность подродовых группировок. Раздельный анализ формы раковины (рис. 2б) и скульптуры (рис. 2а) позволяет выяснить корреляции признаков формы и скульптуры отдельно.

Для большинства изученных форм в процессе исторического развития характерно уменьшение эволюционной конечной жилой камеры, сопровождаемое увеличением боковой высоты оборота и заострением вентральной стороны. Эта тенденция плавно изменяется от древнейших *Ps. (Costacadoceras)* с максимально эволюционной раковиной и низким сечением оборота к поздним *Ps. (Pseudocadoceras)* с наиболее инволютной раковиной и высоким сечением оборота. Коррелятивные отношения между обоими признаками выражаются через линейную зависимость типа $y = a + bx$ отдельно для каждой группы. Для *Ps. (Costacadoceras)* зависимость между степенью эволюционности (\mathcal{E}) и относительной высотой оборота (B) выглядит как $B = 1.546 - 0.016\mathcal{E}$, а для *Ps. (Pseudocadoceras)* как $B = 2.847 - 0.0605\mathcal{E}$. Хорошо видно, что у обеих групп степень эволюционности обратно пропорциональна высоте поперечного сечения оборотов. У подрода *Percacosticeras* это правило изменяется в связи с качественной трансформацией типа скульптуры и оборот вновь понижается до легкой вздутии у самых последних представителей рода. Это выражается зависимостью $B = 0.0563 - 0.3024$. В этой группе оба параметра прямо пропорциональны друг другу, т.е. способны либо одновре-

менно увеличиваться, либо уменьшаться. Каждый тип корреляционных отношений сменяет друг друга во времени в той же последовательности, как сменяют друг друга три подрода. На рис. 2 в эти зависимости выражены графически в виде прямых линий. Видно, что линия *Ps. (Costacadoceras)* и *Ps. (Pseudocadoceras)* расходятся незначительно и выражают собой единую морфофункциональную стратегию. Линия *Ps. (Percacosticeras)* представляет собой как бы резкий поворот в том же направлении по часовой стрелке линии предыдущей группы. Очевидно, что это уже другая, возможно альтернативная, стратегия, хотя, если продолжить вращение линии третьей группы в том же направлении, то она совпадет с линией *Ps. (Costacadoceras)*, т.е. первой группы. Линия третьей группы располагается наиболее резко по отношению к предыдущей и более полого к первой. Это можно рассматривать как начало тенденции возврата корреляционных отношений признаков формы раковины на исходную позицию. Линию *Ps. (Pseudocadoceras)* в таком случае следует понимать как конечную стадию эволюции первой стратегии. Развитие раковины по форме проходило одновременно с развитием скульптуры, поэтому анализ корреляций последней позволяет составить реальную картину эволюции формы.

Взаимоотношения скульптурных параметров, как и в случае признаков формы, можно выявить методом регрессионного анализа. Эти отношения в каждой группе также ведут себя как линейные зависимости типа $Y = a + bX$. Для *Ps. (Costacadoceras)* это $Gc = 66.449 - 28.61Po$, для *Ps. (Pseudocadoceras)* — $Gc = 35.909 - 10.76Po$ и для *Ps. (Percacosticeras)* — $Gc = 15.698 - 2.63Po$, где Gc — густота скульптуры внутри рода, показывает основную зависимость: реберное отношение обратно пропорционально густоте скульптуры, причем от древних к молодым видам реберное отношение плавно увеличивается. Все три формулы качественно однотипны и характеризуют количественные изменения скульптурных признаков во времени. На рис. 2в показан их графический эквивалент в виде прямых линий, которые поворачиваются по часовой стрелке относительно друг друга. Однако в деталях картина гораздо сложнее. Несмотря на однотипную зависимость, в первой группе развитие идет в сторону изменения густоты скульптуры, а в третьей — реберного отношения. Одновременно с изменением густоты скульптуры в первой группе согласованно изменяются параметры формы, в основном степени эволюционности. Это значит, что они жестко коррелированы, о чем говорит однотипность формул $B = a - b\mathcal{E}$ и $Gc = a - bPo$ и параллельность хода линий формы и скульптуры на рис. 2в. В третьей группе такой жесткой корреляции не наблюдается, что видно по разнотипности формул

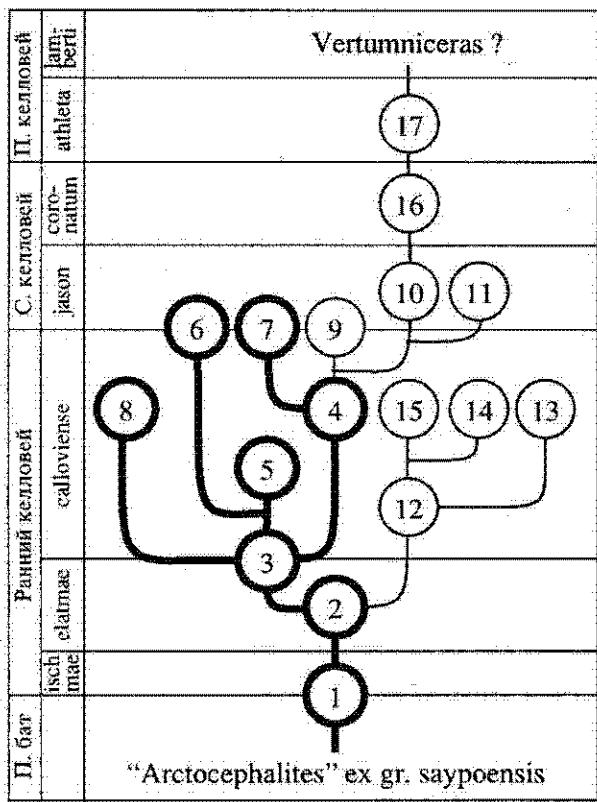


Рис. 3. Филогенетическая модель рода *Pseudocadoceras*, представленная в виде кладограммы. Жирной линией обозначены формодоминантные линии, тонкой – скульптуродоминантные. Названия и нумерация видов приведены в табл. 1.

где-то в самом конце бата и первые его представители появляются одновременно с исчезновением последних *Arctocephalitinae*, от которых он, по-видимому, и происходит (рис. 3), о чем также можно судить по работе Мелединой (1973, с. 87). Уже у некоторых арктоцефалитин, описанных Имлеем (Imlay, 1953), в частности у *Xenocerphalus hebetus*, наблюдаются резкие геронтические изменения формы оборота и скульптуры в молодом возрасте, тогда как у большинства остальных родов данного подсемейства кардиоцератид в это время только начинается переход к взрослой стадии, сопровождающийся исчезновением скульптуры. Еще ближе к *Pseudocadoceras* стоит *Chonetes parviformis* (Imlay) из нижнекелловейских отложений Аляски (Imlay, 1953, табл. 33, фиг. 8–9). Разворот спирали при малом диаметре раковины и типично “костакадоцерасовая” скульптура приближают его к сравниваемому роду, от которого он отличается вздутыми оборотами и очень узким пупком. Однако наибольшее сходство с первыми *Pseudocadoceras* обнаруживает “*Arctocephalites*” *saypoensis* Imlay из пограничных бат-келловейских слоев (Imlay, 1962). В сущности, его с почти полным основанием можно отнести к *Pseudocadoceras*, от которых его отличает мене эволютная раковина, что, впрочем, не мешает присвоить этому виду предко-

вый статус. Первыми достоверными *Pseudocadoceras* можно считать эволютные груборебристые формы из группы *Ps. (C.) bluethgeni*, с которых начинается формодоминантный этап эволюции рода (см. рис. 3). С этого времени род развивается на протяжении всего келловея и заканчивает свое существование в фазе *athleta* позднего келловея. Эволюция рода здесь реконструируется в виде кладограммы, построенной на основе сопоставлений генетических расстояний со стратиграфическими данными. Генетическое расстояние между двумя видами (Γ) вычисляется по формуле: $\Gamma = \sum ((100(a - a_1)/(A - A_1))/n)$, где $a - a_1$ – вариация между видами по признаку “*a*”, $A - A_1$ – вариация рода по тому же признаку, n – количество признаков. Для *Pseudocadoceras* она имеет вид $\Gamma = 25((P_{01} - P_0)/1.38 + (G_{c1} - G_c)/11.4 + (\mathcal{E}_1 - \mathcal{E})/14.62 + (B_1 - B)/0.715)$. В табл. 3 представлены генетические расстояния для видов, близких друг другу морфологически и стратиграфически. Кладограмма рода *Pseudocadoceras* отражает представление о монофилетическом происхождении этой группы от *Ps. (C.) bluethgeni* (см. рис. 3). В процессе эволюции род дает несколько ответвлений, которые можно объединить в четыре линии.

Линия 1 является главной, поскольку она проходит через все этапы развития и подроды от *Ps. bluethgeni* до *Ps. novosemelicum*, попутно давая ветви в другие линии (рис. 4а). Скульптура здесь довольно плавно изменяется от одного вариационного поля к другому по ломанной гиперболе, в то время как признаки формы изменяются как бы по форме петли. При этом формодоминантный этап заканчивается у начала петли в поле *Ps. sasonovi*, после чего эволюция принимает скульптуродоминантный характер. В отличие от остальных линий эта не обрывается и дает начало другим родам.

Линия 2 заканчивается группой видов, близких к *Ps. boreale*. Их эволюционное развитие отличается большим своеобразием (рис. 4б). Они гораздо раньше, чем другие *Ps. (Pseudocadoceras)*, достигают стадии инволютного оксикона, благоприятной для собственно скульптуродоминантной эволюции, но при этом несут ряд противоречивых особенностей, которые заключаются в совмещении прогрессивно развитой формы раковины и густой скульптуры с низким реберным отношением. Фигурально выражаясь, скульптуродоминантная форма здесь совмещается с формодоминантной скульптурой. Очевидно, ориентация линии на быстрое развитие скульптуродоминантной морфологии выразилась в отставании развития скульптуры от формы. Поэтому, несмотря на определенные предпосылки, в собственно скульптуродоминантную fazu эта линия не вошла, график формы уже начал заворачиваться в петлю, как и в первой линии, но вскоре оборвался. Развитие группы несет все признаки инадаптивной эволюции.

Таблица 3. Генетические расстояния между видами *Pseudocadoceras*

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1. <i>Ps. bluethgeni</i>	...	10.2	15.8	27.2	17.5	19.6	38	19.6
2. <i>Ps. mundum</i>	10.2	...	16.5	29.1	27.7	29.8	27.7	21.5	11.2	33	45.2
3. <i>Ps. whitmani</i>	15.8	16.5	...	17.7	15.9	13.9	15.5	13.8	24.5
4. <i>Ps. grewingki</i>	27.2	29.1	17.7	...	18.8	24.6	9.3	7.6	13	25.4	...	20.4	...	34.7
5. <i>Ps. bellator</i>	17.5	27.7	15.9	18.8	...	12.2	29.6	21.3
6. <i>Ps. insolitum</i>	19.6	28.8	13.9	24.6	12.2	...	35.3	21.6
7. <i>Ps. crassicostatum</i>	38	27.7	15.5	9.3	29.6	35.3	...	16.2	15.5	22.4	22.4
8. <i>Ps. schmidti</i>	...	21.5	13.8	7.64	21.3	21.6	16.2	...	20.7	34.2	...	13.5	...	42.3
9. <i>Ps. sasonovi</i>	19.5	24.5	13	15.5	20.7	...	13.5	17.2	25.4	28.8	22.8
10. <i>Ps. homoeomorphum</i>	25.4	22.4	34.2	13.5	...	6	38.9	27.8	21.4	20.1	17.1	...
11. <i>Ps. dorbignyi</i>	17.6	6	...	42.7	29.4	16.3	15.9	22.1	...
12. <i>Ps. agitabile</i>	...	11.2	...	20.4	13.5	25.4	38.9	42.7	...	21.8	34	47
13. <i>Ps. tsytovitchae</i>	28.8	27.8	29.4	21.8	...	20.5	26.4
14. <i>Ps. petelini</i>	22.4	21.4	16.3	34	20.5	...	13.1
15. <i>Ps. boreale</i>	34.7	42.3	28.8	20.1	15.9	47	26.4	13.1	...	36.7
16. <i>Ps. polonicum</i>	22.4	17.1	22.1	36.7	32
17. <i>Ps. novosemelicum</i>	32	...

$B = b\mathcal{E} - a$ и $Gc = a - bPo$ и различности хода линий графиков. Таким образом, здесь наблюдаются два варианта.

В первом случае указанная корреляция видна в чистом виде при одном условии: каждое ребро от пупка до вентрального перегиба не меняется по толщине и высоте. В этом случае функция вторичной скульптуры – сохранение на вентральной стороне той же густоты ребер на единице площади, что и в припупковой части. Поскольку вентральная спираль раковины длиннее, чем пупковая, то ребра неизбежно вынуждены раздваиваться, так как по этой причине площадь вентральной стороны больше площади боковой. Причем чем больше эта разница, тем чаще раздваиваются ребра и соответственно увеличивается реберное отношение. Увеличиваться же эта разница может или за счет повышения инволютности, при которой площадь вентральной стороны увеличивается за счет уменьшения площади пупка, например у *Ps. boreale*, или за счет расширения вентральной стороны, например у инволютных разновидностей *Ps. gwingki*, т.е. тут возможны комбинации. Но главное то, что реберное отношение изменяется в зависимости от формы раковины, т.е. изменения скульптуры подчиняются изменениям формы, как бы приспосабливаясь к ним. Здесь изменения формы являются первичными, а скульптуры – вторичными. Почти в чистом виде это наблюдается в подроде *Costacadoceras*, где идет в основном эволюция формы раковины в сторону большей инволютности, а скульптура подстраивается под эти изменения. Такую эволюцию мы для удобства называем формодоминантной.

В группе *Ps. (Pseudocadoceras)* коррелятивные отношения начинают меняться. При этом наблюдается увеличение высоты и толщины ребер от пупка к вентральному перегибу, причем увеличение это может быть довольно значительным. При этом реберное отношение гораздо выше, чем нужно для сохранения на вентральной стороне необходимой густоты скульптуры. Более того, от более древних *Ps. boreale* к молодым *Ps. polonicum* относительная площадь вентральной стороны уменьшается, а реберное отношение увеличивается на общем фоне разрежения ребристости, т.е. картина совсем противоположная той, что у *Ps. (Costacadoceras)*. Здесь уже эволюционирует скульптура, а форма раковины под нее подстраи-

вается. Этот этап эволюции *Pseudocadoceras* мы называем скульптуродоминантным, и скульптура в данном случае уже играет совсем другую функцию, чем в первом. Этим следует объяснить смену коррелятивных отношений по форме раковины в изучаемых группах.

Таким образом, эволюцию конечной жилой камеры у *Pseudocadoceras* можно представить в виде трех этапов, связанных со сменой трех подродов: развитие типа *Ps. (Costacadoceras)* – формодоминантный этап (конец бата–начало среднего келловея), развитие типа *Ps. (Pseudocadoceras)* – промежуточный этап (конец нижнего келловея–средний келловей) и развитие типа *Ps. (Percacosticeras)* – скульптуродоминантный этап (конец среднего келловея – начало позднего). Вершиной эволюции рода являются высокодоминантные по скульптуре формы типа *Ps. (Percacosticeras) novosemelicum*, и несмотря на то, что долгий путь до этого разделился на этапы, нам представляется, что это стадии одного процесса, причем первая стадия (формодоминантная) подготавливает появление второй. Действительно, скульптуродоминантная эволюция начинается на базе инволютных раковин с высокими оборотами, близкими к оксиону, в то время как самые древние *Pseudocadoceras* – эволютные со вздутыми оборотами. Естественно, что путь от них к инволютным оксионам (у которых площадь вентральной стороны больше площади припупковой части в несколько раз, что благоприятно для собственно скульптуродоминантной эволюции) должен пройти предварительно стадию изменения формы раковины. Поэтому формодоминантную эволюцию можно рассматривать как подготовительный этап скульптуродоминантной. Об этом говорит также то, что скульптурный график образует правильную гиперболу из вариационных полей видов, тогда как график параметров формы раковины имеет другую, более сложную направленность в виде петли от древних форм к молодым, что может трактоваться как второстепенность этих параметров для эволюции группы.

Итак, общее филогенетическое развитие рода *Pseudocadoceras* можно представить как смену трех подродов, трех типов конечных жилых камер и выразить в качестве трех типов корреляционных взаимоотношений (табл. 2).

Относительно происхождения рода *Pseudocadoceras* есть основания полагать, что зародился он

Таблица 2. Типы корреляционных отношений в роде *Pseudocadoceras*

Подрод	<i>Costacadoceras</i>	<i>Pseudocadoceras</i>	<i>Percacosticeras</i>
Тип конечной жилой камеры	формодоминантный	промежуточный	скульптуродоминантный
Формула формы	$B = 1.546 - 0.16 \mathcal{E}$	$B = 2.85 - 0.06 \mathcal{E}$	$B = 0.056 \mathcal{E} - 0.3024$
Формула скульптуры	$Gc = 66.44 - 28.61 Po$	$Gc = 35.9 - 11 Po$	$Gc = 15.698 - 2.63 Po$

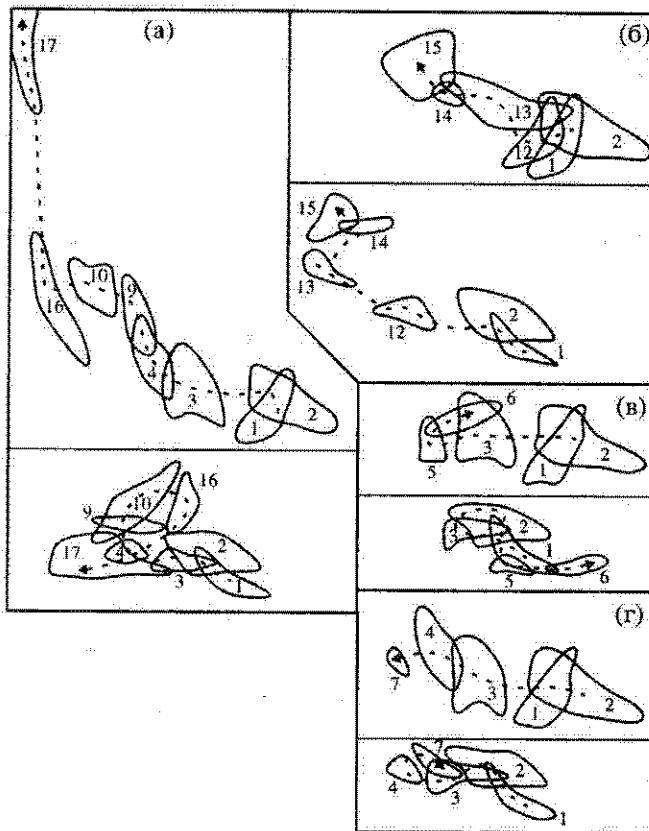


Рис. 4. Морфогенез и эволюционное развитие четырех линий *Pseudocadoceras*. Каждой линии соответствует графическое изображение морфологических изменений по форме и скульптуре раковины, которое представляет уменьшенный и генерализованный вариант рис. 2. В каждом изображении показаны только вариационные поля видов, принадлежащих данной линии. Пунктиром показано направление изменений. Обозначения: а – линия 1 (главная), б – линия 2, в – линия 3, г – линия 4.

Большинство фактических данных говорит о независимом происхождении этой линии от остальных *Ps. (Pseudocadoceras)*, сходство между которыми, видимо, конвергентное. В связи с этим подрод *Pseudocadoceras* принимает статус полифилетического таксона, и, по правилу монофилии, его следует разделить на два, но из-за ряда соображений мы этого здесь не делаем.

Линия 3 целиком принадлежит подроду *Costacadoceras* и заканчивается очень эволютивным видом *Ps. insolitum*. Вершина эволюции этой линии по форме раковины почти идентична с первыми представителями *Pseudocadoceras*, но путь к этому шел не персистентно, а через изменения (рис. 4в). Первоначально эти изменения проходили в сторону уменьшения эволютивности и повышения высоты оборотов, как и в главной линии. Но затем ход изменений поворачивает вспять. Графически эти изменения опять продевают ход петли, только гораздо раньше, чем в главной линии.

Скульптура здесь также своеобразна. С одной стороны, она несет формодоминантную особенность – низкое реберное отношение, чуть более высокое, чем у предков. С другой стороны, она типично скульптуродоминантная: ребра редкие и грубые, как у конечных членов главной линии. В этой линии также отразилась попытка создать скульптуродоминантную раковину, но в отличие от второй линии здесь уже форма отстает от скульптуры, что также способствует инадаптивному развитию, но на другой основе. Иными словами, новое, очевидно адаптивное, скульптуродоминантное развитие происходит на старой формодоминантной базе.

Линия 4 представляет другую ветвь *Ps. (Costacadoceras)*, последним известным членом которой является *Ps. crassicostatum*. Здесь развитие происходит по типу, который можно поместить посередине между развитием главной и предыдущей групп (рис. 4г). Эволюция формы графически также проходит стадию петли, которая начинается раньше, чем в главной линии, и позже, чем в третьей. Промежуточный характер носит и развитие скульптуры. В целом скульптуродоминантное развитие здесьшло дальше, чем в предыдущей линии, но избавиться от инадаптивного характера ей не удалось.

Как вытекает из предыдущего материала, все линии рода *Pseudocadoceras* так или иначе развивались в направлении создания скульптуродоминантной раковины. В этом направлении реберное отношение растет прямо пропорционально высоте оборота и обратно пропорционально густоте скульптуры и ширине пупка, что можно выразить через отношение $K_s = (PoB)/(GcE)$, где K_s – коэффициент скульптуродоминантности, который показывает степень скульптуродоминантной продвинутости вида относительно предка. Рис. 5 показывает увеличение K_s в каждой линии от предка к потомку в соответствии с кладограммой рис. 3. Хорошо видно, что развитие линий 1 и 2 существенно отличается от линий 3 и 4 в основном положительными и высокими темпами роста K_s , что соответствует специфике скульптуро- и формодоминантных линий. Рисунок также подтверждает мысль о независимом происхождении линий 1 и 2, которые идут отчетливо параллельно-конвергентным путем, причем линия 2 развивается более высокими темпами до высоких значений K_s . Видно, что *Ps. boreale* никак не мог быть предком ни *Ps. homoeomorphum*, ни *Ps. polonicum*, так как это потребовало бы понижения K_s , что противоречит принципу скульптуродоминантного развития. Значит, линия 2 обрывается на *Ps. boreale*, а перед этим она развивалась инадаптивным путем по отношению к главной линии. Изменение K_s во всех линиях рода происходит в соответствии

с принципом последовательности, что указывает на принципиальную правильность путей развития рода, выраженных в кладограмме.

Обобщая картину эволюции рода *Pseudocadoceras*, следует добавить, что тенденциозность развития линий в одном направлении и присутствие здесь конвергенций совпадает с общей направленностью изменений палеогеографической обстановки в сторону обмеления бореальных морей от раннего до позднего келловея. По нашим наблюдениям, последние представители рода встречаются исключительно в мелководных фациях (оолитовые мергели и железистые песчаники). Подобное совпадение дает некоторые основания трактовать развитие скульптуродоминантности как усиление таких особенностей раковины, которые делали бы ее более приспособленной в мелководных биотопах. Известно, что усиление скульптурированности конструкции делает ее прочнее в локальных местах к точечным ударам. Поэтому, с одной стороны, грубая скульптура повышает способность раковины сопротивляться воздействиям гидродинамически активных сред, а с другой – уменьшает вероятность ее излома от нападений хищников. Доля этих воздействий в мелководных средах особенно велика, где также характерно изобилие или разнообразие скульптурированных форм разных таксонов, среди которых *Pseudocadoceras*, вероятно, не был исключением.

СЕМЕЙСТВО CARDIOCERATIDAE SIEMIRADZKI, 1981

ПОДСЕМЕЙСТВО CADOCERATINAE HYATT, 1900

Род *Pseudocadoceras* Buckman, 1918

Pseudocadoceras: Buckman, 1918, с. 121; Imray, 1953, с. 93; Arkell et al., 1957, с. 302; Сазонов, 1965, с. 26; Медведина, 1973, с. 85; 1977, с. 93; Ломинадзе, 1982, с. 140.

Costacadoceras: Rawson, 1982, с. 96.

Типовой вид – *Ps. boreale* Buckman, 1918; келловей; Англия.

Диагноз. Раковина мелких, реже средних размеров (конечный диаметр до 60 мм). Появление конечной жилой камеры сопровождается разворотом спирали. Жилая камера занимает около половины оборота. Скульптура сохраняется до конечного устьевого края и на последнем полуобороте состоит из видоизмененных ребер. Устье снабжено клювовидным выростом.

Состав. Три подрода: *Costacadoceras* Rawson, 1982; *Pseudocadoceras* Buckman, 1918; *Percacosticeras* subgen. nov.

Сравнение. От одновозрастных молодых *Cadoceras* отличается разворотом спирали и расширенным пупком, разреженной и огрубленной скульптурой.

Распространение. Конец верхнего бата Шпицбергена, Гренландии и Канады; келловей

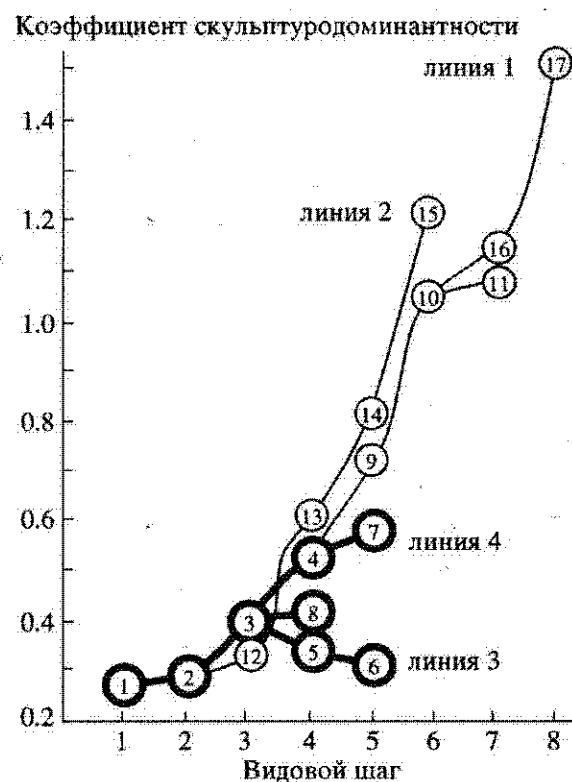


Рис. 5. Изменение коэффициента скульптуродоминантности в разных филетических линиях рода *Pseudocadoceras*. По оси абсцисс отложен видовой шаг, характеризующий очередь следования видов и их количество в данной группе. Жирной линией обозначены формодоминантные филумы, тонкой – скульптуродоминантные. Названия и номера видов приведены в табл. 1.

до зоны *Iamberti* Европы, Русской равнины, Северной Сибири, Канады, Аляски, Земли Франца-Иосифа.

Подрод *Costacadoceras* Rawson, 1982

Costacadoceras: Rawson, 1982, с. 96.

Типовой вид – *C. bluethgeni* Rawson, 1982; верхний бат Шпицбергена.

Диагноз. Раковина средних или крупных размеров (до 55 мм в диаметре). Конечная жилая камера формодоминантного типа, полуэволютная (пупок 25–39%), с низким поперечным сечением (0.87–1.28), густой скульптурой (14–24) и низким реберным отношением (1.46–2). Каждое ребро не меняется в толщине и высоте от пупка кентральному перегибу. Вентральная сторона округлая, без приострения.

Видовой состав. 10 видов: *Ps. (C.) bluethgeni* (Rawson, 1982) из верхнего бата Шпицбергена; *Ps. (C.) mundum* (Sazonov, 1957) из зоны *elasmae* Русской равнины и Северной Сибири; *Ps. (C.) nansenii* (Pompeckj, 1900) из нижнего келловея до зоны *calloviense*; *Ps. (C.) whitami* Callomon et

Wright, 1989, Ps. (C.) catostoma (Pompeckj, 1900), Ps. (C.) grewingki (Pompeckj, 1900), Ps. (C.) schmidti (Pompeckj, 1900), Ps. (C.) bellator sp. nov. из зоны calloviense Русской равнины, Аляски, Северной Сибири; Ps. (C.) crassicostatum Imlay, 1953; Ps. (C.) insolitum Meledina, 1977 из среднего-нижнего келловей Аляски и Северной Сибири.

Сравнение. От близкого подрода *Pseudocadoceras* отличается формодоминантным типом конечной жилой камеры, что проявляется в более высокой эволютивности, менее высоких оборотах, частой скульптуре и низком реберном отношении, а также отсутствием центрального заострения, характерного для других групп.

Pseudocadoceras (Costacadoceras) whithami Callomon et Wright, 1989

Табл. III, фиг. 1, 2 (см. вклейку)

Pseudocadoceras grewingki: Imlay, 1953, с. 93, табл. 49, фиг. 3–7.

Pseudocadoceras grewingki subsp. *whithami*: Callomon, Wright, 1989, табл. 94, фиг. 7, 8.

Голотип – ИНС-203 в колл. Ф. Уитхема; изображен Калломоном (1989, табл. 94, фиг. 8); Англия, Хамберсайд; нижний келловей, зона *Sigaloceras calloviense*.

Описание (рис. 1, 2, фиг. 3). Конечный диаметр средний (29–35 мм). Поперечное сечение оборота вблизи конечного устья варьирует от низкого (1.07) до умеренно высокого (1.26). Пупок широкий (30–33%). Скульптура разреженная (16–18) с высоким реберным отношением (1.5–2). Ребра грубые, рельефные, слегка наклонены вперед и имеют тенденцию изгибаться к устью на вентральной стороне.

Сравнение. Отличается от близкого вида *Ps. (C.) insolitum* гораздо более инволютной раковиной. Вариационные поля признаков формы раковины обоих видов разделены значительным промежутком (см. рис. 2б, 4в). Обладает более высоким поперечным сечением оборотов и более частой скульптурой. Сходным спектром отличий разделен данный вид с *Ps. (C.) bellator*, но для последнего также характерна более редкая скульптура. От *Ps. (C.) mundum* отличается грубой редкой ребристостью и более эволютивными оборотами.

Замечания. Калломон отождествлял данную форму с *Ps. (C.) grewingki*. Однако последний отличается от нее гораздо сильнее, чем от других близких видов. Согласно табл. 3, *Ps. grewingki* стоит на седьмом месте по степени близости к описываемому виду. Последний значительно эволютивный и несет более частую скульптуру с менее высоким реберным отношением. Путаница в идентификации *Ps. grewingki* возникла, видимо, из-за сходной выраженности скульптуры и близкого стратиграфического распространения. Но

по нашим и литературным данным неизвестно ни одного случая, чтобы эти два вида встречались вместе в одном слое и на одной территории.

В пределах своего стратиграфического и географического распространения вид подвержен широкой изменчивости. Более древние формы, отмеченные Калломоном из нижних горизонтов зоны *calloviense*, характерны в основном для высокобореальных районов и характеризуются более эволютивными оборотами с низким поперечным сечением (табл. III, фиг. 1). К этой же разновидности относится и экземпляр из Аляски, изображенный в работе Имлея (Imlay, 1953, табл. 49, фиг. 5–7). Более молодые формы встречаются в более высоких горизонтах зоны *calloviense* и характерны для районов Европы и Центральной России. Они имеют более высокие обороты и менее широкий пупок (табл. III, фиг. 2).

Распространение. Нижний келловей, зона *calloviense* арктических и суббореальных районов Англии, Аляски, островов Арктического бассейна, Сибири и Русской платформы.

Материал. 3 жилых камеры из разрезов на р. Унжа, 1 – из коллекционных фондов Геол. музея им. Вернадского (экз. № 2.107/200).

Pseudocadoceras (Costacadoceras) bellator Kiselev, sp. nov.

Табл. III, фиг. 3, 4

Название вида от *bellator* лат. – воин, вооруженный.

Голотип – ЯПУ, № 4/5; р. Волга, с. Исады; нижний келловей, зона *calloviense*.

Описание (рис. 1, 2, фиг. 5). Раковины с варьирующим конечным диаметром (25–33 мм). Поперечное сечение оборота очень низкое (0.9–1). Пупок широкий (31.6–34%). Скульптура редкая (14–15) с низким коэффициентом ветвления (1.57–1.85). Ребра резкие, гребневидные, с радиальным направлением. У крупных экземпляров вторичные ребра слегка отгибаются назад, а около вентрального перегиба наклон меняется на противоположный, образуя легкий изгиб в сторону устья. Это создает впечатление приостренности вентральной стороны, хотя на самом деле она плавно округлая, без каких-либо тенденций к заострению.

Сравнение. Отличается от самого близкого вида *Ps. (C.) insolitum* меньшими размерами раковины и более узким пупком, а также более редкой скульптурой с низким реберным отношением и радиальными ребрами с характерными изгибами, от *Ps. (C.) whithami* более эволютивной раковиной, низкими оборотами, более редкой скульптурой, а также радиально направленными и изогнутыми ребрами. По степени выраженности ребер данный вид можно спутать с *Ps. (C.) crassicostatum*, от которого он отличается эволютивными и низкими

оборотами, частой скульптурой и характером изгиба ребер. Генетическое расстояние между этими видами особенно высокое (29, см. табл. 3).

Распространение. Нижний келловей, средняя часть зоны calloviense Поволжья.

Материал. 5 полных экз. хорошей сохранности из с. Исады.

Подрод *Pseudocadoceras* Buckman, 1918

Pseudocadoceras: Buckman 1918, с. 121; Imlay, 1953, с. 93 (pars); Arkell et al., 1957, с. 302; Сазонов, 1965, с. 26 (pars); Меледина, 1973, с. 85 (pars); 1977, с. 93 (pars); Ломинадзе, 1982, с. 140 (pars).

Типовой вид — *Ps. boreale* Buckman, 1918; келловей Англии.

Диагноз. Раковина мелких, реже средних размеров. Конечная жилая камера переходного типа между формо- и скульптуродоминантной, от инволютной до полуэволютной (пупок 20–28%), с высоким поперечным сечением (до 1.75). Вентральный перегиб приостренный, до килеватого. Скульптура от густой до редкой (11–21). Ребра от вентрального перегиба к пупку могут сильно изменяться в толщине и высоте. Реберное отношение высокое (до 2.35, чаще 2).

Видовой состав. 8 видов: *Ps. (Ps.) (boreale)* Buckman, 1918, *Ps. (Ps.) agitabile* sp. nov., *Ps. (Ps.) tsytovitchae* (Paryshev, 1968), *Ps. (Ps.) petelini* (Pompeckj, 1900) из зоны calloviense Аляски, Северной Европы, Русской равнины и прилежащих островов Арктики; *Ps. (Ps.) sasonovi* sp. nov., *Ps. (Ps.) homoemorphum* sp. nov., *Ps. (Ps.) dorbignyi* Maire, 1932 из среднего келловея (зона jason) Русской равнины; *Ps. (Ps.) chinitnense* Imlay, 1953 из нижнего–среднего келловея Аляски.

Сравнение. От *Costacadoceras* отличается переходным типом конечной жилой камеры до скульптуродоминантной: инволюцией раковины с повышением поперечного сечения оборотов, качественным изменением скульптуры до редкой и “колючей”, благодаря чему вентральный перегиб заостряется и становится пиловидным, чего никогда не бывает у предыдущего подрода.

Pseudocadoceras (Pseudocadoceras) sasonovi Kiselev, sp. nov.

Табл. III, фиг. 7, 9

Pseudocadoceras boreale: Сазонов, 1965, табл. 6, фиг. 7

Название вида в честь Николая Тихоновича Сазонова.

Голотип — Геол. музей им. Вернадского, № VI-146/32; изображен в работе Сазонова (1965, табл. 6, фиг. 7); р. Ока, г. Елатыма; средний келловей, зона jason.

Описание (рис. 1, 2, фиг. 9). Раковина средних размеров (конечный диаметр 30–34 мм) с уме-

ренно широким пупком. Поперечное сечение относительно невысокое (1.26–1.38), высоко-овальное. Густота скульптуры средняя (13–15) и совмещается с высоким реберным отношением (1.82–2.22). Ребра на своем протяжении изменяются в точке ветвления в виде слабого возвышения. При переходе через вентральный перегиб они слабо изгибаются в сторону устья, часто образуя легкое заострение.

Сравнение. Отличается от наиболее близкого *Ps. (Ps.) homoemorphum* (генетическое расстояние 13.5) частой изящной ребристостью.

Замечания. Описываемый вид стратиграфически располагается выше относительно *Ps. (C.) grewingki* и, вероятно, является его потомком. Часто встречающиеся переходные формы в пограничных слоях бывает очень трудно разделить на виды. Однако для *Ps. (Pseudocadoceras)* характерен признак, постоянно присутствующий у поздних *Pseudocadoceras*: скульптура изменяется и огрубляется только на половине последнего оборота, а его первая половина покрыта тонкой изящной ребристостью, причем превращение тонких ребер в грубые происходит резко, скачком.

Распространение. Пограничные горизонты между нижним и средним келловеем — средний келловей, зона jason Центральной России.

Материал. 9 экз. разной сохранности из разрезов на р. Унжа, 1 экз. из обнажения у с. Исады.

Pseudocadoceras (Pseudocadoceras) homoemorphum Kiselev, sp. nov.

Табл. III, фиг. 8, 10–12

Pseudocadoceras dorbignyi: Иванов, 1960, табл. 1, фиг. 4.

Pseudocadoceras novosemelicum: Сазонов, 1965, табл. 17, фиг. 7.

Pseudocadoceras crassicostatum: Меледина, 1987, табл. 19, фиг. 4, 5.

Название вида от *homoios* греч. — похожий и *morphe* греч. — форма.

Голотип — Геол. музей им. Вернадского, № VI-146/31; изображен в работе Н.Т. Сазонова (1964, табл. 17, фиг. 7); р. Ока, г. Елатыма; средний келловей, зона jason.

Описание (рис. 1, 2, фиг. 10). Раковина от мелкой до весьма крупной с конечным диаметром от 27 до 37 мм. Поперечное сечение конечного оборота умеренно высокое (1.24–1.63). Пупок средний (24–28.6%). Скульптура редкая (10–13), грубая, гребневидная. Каждое ребро имеет два максимума высоты: на вентральном перегибе и перед бифуркацией, при этом в первом случае оно тупое, а во втором острое. Реберное отношение высокое (2.05–2.3). Вентральные ребра слегка изгибаются в сторону устья и образуют заостренность вентрального перегиба, но без пиловидной килеватости.

Изменчивость. Наиболее широко в пределах вида изменяются диаметр пупка, густота и выраженность скульптуры. Слаборебристые разновидности (табл. III, фиг. 11) напоминают грубо-ребристые вариации *Ps. (Ps.) dorbignyi*. Противоположный полюс объединяет формы с редкими грубыми ребрами, напоминающими *Ps. (P.) polonicum*. Не исключено, что указанные виды являются ближайшими родственниками описываемому.

Сравнение. Наиболее близким к данному виду является *Ps. (Ps.) dorbignyi* (генетическое расстояние 6), от которого он отличается более широким пупком, низким поперечным сечением и грубыми ребрами.

Замечания. Грубо-ребристые разновидности данного вида на первый взгляд можно спутать с *Ps. (C.) crassicostatum*, что и было допущено в некоторых работах (Меледина, 1987). Между тем эти виды имеют сходство только в степени выраженности скульптуры. В остальном они несут большие отличия (генетическое расстояние 22.4), так как относятся к разным подродам. Описываемый вид имеет более инволютную раковину с высокими оборотами и заостренным вентральным перегибом. Геронтическая скульптура начинается в конце последнего оборота или посередине, а у сравниваемого вида вначале или до него. Эти виды имеют, вероятно, только конвергентное сходство, что и отражено в названии нового вида.

Распространение. Верх зоны *calloviense* нижнего келловейя – зона *jason* среднего келловейя центра Русской равнины.

Материал. 20 экз. разной сохранности из разрезов на р. Унжа, 2 экз. из Елатымы.

Pseudocadoceras (Pseudocadoceras) agitabile Kiselev, sp. nov.

Табл. III, фиг. 5, 6

Название вида от *agitabilis* лат. – легкий, подвижный.

Голотип – ЯПУ, № 4/9; р. Волга, с. Исады; нижний келловей, зоны *calloviense*.

Описание (рис. 1, 2, фиг. 12). Раковина среднего размера (диаметр 30–34 мм), умеренно инволютная (пупок 26.7–27.6%), с невысокими (относительная высота 1.07–1.13) приостренно-ovalными оборотами. Ребристость частая (18–20 ребер на полуоборот) с очень низким коэффициентом ветвления (1.5–1.6). Вентральный перегиб снабжен серповидно изогнутыми ребрами, образующими килеватое заострение.

Сравнение. Для вида характерны критические величины ряда параметров для всего подрода *Pseudocadoceras*. Он обладает самыми низкими оборотами и самым низким реберным отношением. Близок к описываемому виду *Ps. (Ps.) tsytovitiae* (генетическое расстояние 21.8), от которого он отличается низкими и эволютными оборота-

ми, а также низким реберным отношением. От *Ps. (Ps.) petelinii* данный вид отличается таким же образом, только еще в большей степени (генетическое расстояние 34).

Распространение. Нижний келловей, основание зоны *calloviense* центральных областей Русской равнины.

Материал. 5 экз. из разреза на р. Волге, у с. Исады, 4 – на р. Унжа, у д. Колохта.

Подрод *Percacosticeras* Kiselev, subgen. nov.

Название подрода от греч. *lam.* – окунь, колючий, *costae* лат. – ребро и *keras* греч. – рог.

Типовой вид – *Longaeviceras polonicum* Callomon et Wright, 1989; верхний келловей Англии.

Диагноз. Раковины крупных размеров с конечным диаметром до 65 мм. Конечная жилая камера скульптуродоминантного типа, с невысоким поперечным сечением (1–1.25). Пупок средний, иногда широкий (24.5–30%). Ребра редкие (8–11), острые, гребневидные, сильно дифференцированные от пупка к вентральному перегибу по высоте и толщине. За четверть или половину оборота до устьевого края вторичные ребра теряют контакт с первичными и ведут себя как вставные. Реберное отношение очень высокое (2–3, 5).

Видовой состав 2 вида: *Ps. (P.) polonicum* (Callomon et Wright, 1989) из верхов зоны *coronatum* – низов зоны *athleta* Англии и Русской равнины; *Ps. (P.) novosemelicum* (Bodylevsky, 1960) из зоны *athleta* Западной Европы, верхней части зоны *keyserlingi* – зоны *subordinarium* Северной Сибири.

Сравнение. От других подродов отличается крупными размерами и дальнейшим развитием скульптуродоминантных особенностей: разрежением и усилением ребристости и высоким реберным отношением.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бодылевский В.И. Келловейские аммониты Северной Сибири // Зап. Ленингр. горн. ин-та. 1960. Т. 37. С. 49–82.

Иванов А.Н. О неоточеском происхождении келловейских аммонитов рода *Pseudocadoceras* // Сб. тр. по геол. и палеонтол. Коми филиала АН СССР. Сыктывкар, 1960. С. 378–392.

Ломинадзе Т.А. Келловейские аммониты Кавказа. Тбилиси: Мецниреба, 1982. 140 с.

Меледина С.В. Аммониты и зональная стратиграфия байоса-бата Сибири // Тр. ИГиГ СО АН СССР, 1973. Вып. 153. 145 с.

Меледина С.В. Аммониты и зональная стратиграфия келловейя Сибири. М.: Наука, 1977. 290 с.

Меледина С.В. Аммониты и зональная стратиграфия келловей суб boreальных районов СССР. М.: Наука, 1987. 290 с.

Парышев А.В. Про новый вид представника рода *Quenstedticeras* из келловею района Каниських дислокаций // Геол. журн. 1968, № 1. С. 22–25.

Сазонов Н.Т. Новые данные о келловейских, оксфордских и кимериджских аммонитах // Фауна мезозоя европейской части СССР и Средней Азии. М.: Недра, 1965. С. 3–49.

Arkell W.J., Kummel B., Wright C.W. Mesozoic Ammonoidea // Treatise on invertebrate paleontology. Pt. L. N.Y.: Lawrence: Geol. Soc. Amer.: Univ. Kansas Press, 1957. P. 80–471.

Buckman S.S. Yorkshire type ammonites. L.: Wesley, 1909–1930 V. 1–7. 790 p.

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

Imlay R.W. Callovian (Jurassic) ammonites from the United States and Alaska. Pt. 2. Alaska Peninsula and Cook Inlet regions // US Geol. Surv. Prof. Pap. 1953. № 249-B. P. 41–108.

Imlay R.W. Jurassic ammonites from Alaska and Montana // US Geol. Surv. Prof. Pap. 1962. № 374-C. P. 1–223.

Makowski H. La faune Callovienne de Lukov en Pologne // Palaeontol. pol. 1952. № 4. P. 1–60.

Makowski H. Problem of sexual dimorphism in ammonites // Ibid. 1962. № 12. P. 1–92.

Rawson P.F. New Arctocephalitinae (Ammonoidea) from the Middle Jurassic of Kong Karls Land. Swabard // Geol. Mag. 1982. V. 119. № 1. P. 1–96.

Morphogenesis and Taxonomy of the Genus *Pseudocadoceras* (Ammonoidea)

D. N. Kiselev

After morphofunctional graphical analysis of the traits of the last body chambers of the genus *Pseudocadoceras* it been divided into three distinct morphological groups of the subgenus range: *Costacadoceras* Rawson, *Pseudocadoceras* Buckman, *Percosticeras* subgen. nov. Each group has characteristic sets of correlations of last body chambers signs. The analysis, along with stratigraphic datas, permitted completion of a new model for the origin and evolution of this genus. Four new species *Ps. (Costacadoceras) bellator*, *Ps. (Pseudocadoceras) agitabile*, *Ps. (Ps.) sasonovi*, *Ps. (Ps.) homoeomorphum* are described.

Key words. Ammonoidea, *Pseudocadoceras*, Bathoniah, Callovian, morphofunctional analysis, phylogeny, classification.

Объяснение к таблице III

Все изображения даны в натуральную величину.

Фиг. 1, 2. *Pseudocadoceras (Costacadoceras) whithami* Callomon et Wright; 1 – экз. № 2.107/200, сбоку; р. Сура; нижний келловей; 2 – экз. № 0/181; 2а – сбоку, 2б – с вентральной стороны; р. Унжа; нижний келловей, зона calloviense.

Фиг. 3, 4. *Pseudocadoceras (Costacadoceras) bellator* sp. nov.; 3 – голотип № 4/5; 3а – сбоку, 3б – с устья, 3в – с вентральной стороны; р. Волга, с. Исады; нижний келловей, зона calloviense; 4 – экз. № 4/14; 4а – сбоку, 4б – с устья, 4в – с вентральной стороны; местонахождение и возраст те же.

Фиг. 5, 6. *Pseudocadoceras (Pseudocadoceras) agitabile* sp. nov.; 5 – голотип № 4/9; 5а – сбоку, 5б – с вентральной стороны, 5в – с устья; р. Волга, с. Исады; нижний келловей, зона calloviense; 6 – экз. № 4/10; 6а – сбоку, 6б – с вентральной стороны; возраст и местонахождение те же.

Фиг. 7, 9. *Pseudocadoceras (Pseudocadoceras) sasonovi* sp. nov.; 7 – голотип № VI-146/32; 7а – сбоку, 7б – с вентральной стороны; р. Ока, г. Елатыма; средний келловей, зона jason; 9 – экз. № 4/12; 9а – сбоку, 9б – с вентральной стороны; р. Волга, с. Исады; нижний келловей, зона calloviense.

Фиг. 8, 10–12. *Pseudocadoceras (Pseudocadoceras) homoeomorphum* sp. nov.; 8 – голотип № VI-146/31; 8а – сбоку, 8б – с устья, 8в – с вентральной стороны; р. Ока, г. Елатыма; средний келловей, зона jason; 10 – экз. № 0/186; 10а – сбоку, 10б – с устья; р. Унжа, средний келловей, зона jason; 11 – экз. № 0/36; 11а – сбоку, 11б – с вентральной стороны; р. Ока, г. Елатыма; возраст тот же; 12 – экз. № 0/179; 12а – сбоку, 12б – с вентральной стороны; р. Унжа, с. Колохта; нижний келловей, верхняя часть зоны calloviense.

