

Оригинальная статья

Моделирование онтогенетических изменений поперечного сечения раковин древнейших (позднепермских) представителей рода *Otoceras* (Ammonoidea)

Р. В. Кутыгин✉, А. Н. Килясов

Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск, Российская Федерация
✉rkutygin@mail.ru

Аннотация

Впервые для древнейшего (позднепермского) представителя рода *Otoceras* сделаны поперечные сечения раковин. По этим сечениям реконструированы онтогенетические изменения формы раковины *O. concavum* Tozer на стадиях от мельчайших до очень крупных размеров. При мельчайших размерах умеренно широкая раковина, обладающая умеренно узким умбиликом, интенсивно сужается, становясь узкой. На стадии очень мелких размеров раковина расширяется, вновь превращаясь в умеренно широкую, а умбилик незначительно сужается, по-прежнему оставаясь умеренно узким. При мелких размерах изменение указанных характеристик происходит в том же направлении, но с усилившейся интенсивностью. Важные изменения наблюдаются на стадии средних размеров, когда расширение раковины прекращается, а умбилик становится узким. В конце изученного онтогенеза морфологическое развитие моллюска направлено на формирование умеренно узкой формы с очень узким умбиликом. Из ранее установленного у аммонойд многообразия форм раковины, насчитывающего 35 типов, представители вида *O. concavum* на протяжении изученного онтогенеза приобретают только три: субдискокон, тумарикон и пахикон. Построенная онтогенетическая модель наглядно демонстрирует особенности развития поперечного сечения раковин *O. concavum* в процессе их роста, подчеркивая вышерассмотренные онтогенетические тренды изменения важнейших показателей раковины. Выявленные преобразования формы раковины способствуют диагностике мелкорослых отоцерасов и может послужить основой для последующей реконструкции морфогенетического развития семейства Otoceratidae.

Ключевые слова: поздняя пермь, чансинский век, цератиты, *Otoceras*, онтогенез, форма раковины, Южное Верхоянье

Финансирование. Исследования выполнены за счет Российского научного фонда и Республики Саха (Якутия) (грант № 22-24-20112, <https://rscf.ru/project/22-24-20112/>).

Для цитирования: Кутыгин Р.В., Килясов А.Н. Моделирование онтогенетических изменений поперечного сечения раковин древнейших (позднепермских) представителей рода *Otoceras* (Ammonoidea). *Природные ресурсы Арктики и Субарктики*. 2024;29(1):48–59. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2024-29-1-48-59>

Original article

Modeling of ontogenetic changes in the shell cross section of the most ancient (Late Permian) representatives of *Otoceras* (Ammonoidea)

Ruslan V. Kutygin✉, Afanasy N. Kilyasov

Diamond and Precious Metal Geology Institute,
Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russian Federation
✉rkutygin@mail.ru

Abstract

For the first time, shell cross-sections were made for the most ancient (Late Permian) representatives of the genus *Otoceras*. From these cross-sections, ontogenetic changes in the shell shape of *O. concavum* Tozer were reconstructed at size stages ranging from tiny to very large. A moderately wide shell with a moderately narrow umbilicus narrows

intensely to its tiny size, becoming a narrow shell. At the stage of very small size, the shell expands, again becoming moderately wide, and the umbilicus narrows slightly, remaining moderately narrow. However, at small sizes, the change in these characteristics occurs in the same direction, but with increased intensity. Moreover, important changes are observed at the medium-sized stage, when the expansion of the shell stops and the umbilicus becomes narrow. At the end of the studied ontogenesis, the morphological development of the mollusk was aimed at the formation of a moderately narrow shape with a very narrow umbilicus. Of the variety of shell shapes previously established among ammonoids, numbering 35 types, representatives of the species *O. concavum* throughout the studied ontogenesis had only three: subdiscocone, tumaricone, and pachycone. Finally, the constructed ontogenetic model clearly demonstrated the features of the development of the cross-sectional shape of *O. concavum* shells during their growth, emphasizing ontogenetic trends in changes in the most important parameters of the shell. We conclude that the identified transformations of the shell shape contribute to the diagnosis of small-sized *Otoceras*, and can serve as the basis for the subsequent reconstruction of the morphogenetic development of the family Otoceratidae.

Keywords: Late Permian, Changhsingian, ceratitids, *Otoceras*, ontogeny, shell shape, Southern Verkhoyanie

Funding. This study was supported by the Russian Science Foundation and the Republic of Sakha (Yakutia) (grant No. 22-24-20112, <https://rscf.ru/en/project/22-24-20112/>).

For citation: Kutygin R.V., Kilyasov A.N. Modeling of ontogenetic changes in the shell cross section of the most ancient (Late Permian) representatives of *Otoceras* (Ammonoidea). *Arctic and Subarctic Natural Resources*. 2024;29(1):48–59. (In Russ.); <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2024-29-1-48-59>

Введение

В прошлом столетии с отоцерасами связывалось начало триасового периода, а вмещающие их отложения (*Otoceras* bed) относились к базальной части индского яруса, триасовой системы и всего мезозоя [1–6; и др.]. В настоящее время граница между пермью и триасом стала проводиться выше – внутри отоцерасовых слоев [7], что существенно усложнило обоснование нижней границы триаса по аммоноидеям и потребовало дополнительных детальных морфологических исследований на представительном и хорошо привязанном к разрезу материале.

В Арктической Канаде [8] и Верхоянье [9] отоцерасовые слои разделены на две последовательные зоны – *Otoceras concavum* и *O. boreale*. Ранее считалось, что в южной части Верхоянья зона *concavum* выделяется лишь в басс. р. Сеторым [10] Аллах-Юньской структурно-фациальной зоны (СФЗ) [11], тогда как вышележащий биостратон в указанной СФЗ распространен шире и к тому же вскрывается в верховьях р. Томпо Томпонской СФЗ. Существовало обоснованное мнение, что во всех направлениях р. Сеторым вначале выпадает зона *concavum*, а затем и зона *boreale* [12]. Однако недавнее детальное изучение разреза на р. Кобюме [13] позволило не только установить присутствие отоцерасовых слоев в Кобюминской СФЗ, но и выявить в основании некучанской свиты зону *concavum*, которая перекрывается зоной *boreale* [14]. Присутствие зоны *concavum* недавно нами было установлено

и южнее Сеторымского разреза – в верховьях р. Дыба [15, 16]. Все это свидетельствует о более широком распространении нижнего биостратона отоцерасовых слоев в Верхоянье, чем считалось ранее.

В процессе изучения мелкорослых раковин отоцерасов из разреза Тирях-Кобюме [17] мы столкнулись с серьезной проблемой их диагностики, поскольку для наиболее древних видов рода *Otoceras* какие-либо данные об онтогенезе раковины отсутствовали, а отличительные признаки ранее были приведены лишь для очень крупных экземпляров [8, 18]. В связи с необходимостью уточнения зонального деления отоцерасовых слоев в Южном Верхоянье и выявления различий между видами рода *Otoceras* на ранних и средних оборотах впервые для его древнейшего представителя (вида *Otoceras concavum* Tozer) выполнены детальные онтогенетические и морфометрические исследования, результаты которых приведены ниже.

Материал и методика исследований

В последние годы мы вели целенаправленные поиски аммоноидей в пограничных пермско-триасовых отложениях басс. р. Сеторым. Собран обширный материал [19, 20], позволяющий проводить онтогенетическое изучение видов-индексов обоих зональных стратонов. На первом этапе исследований монографически обработаны коллекции аммоноидей из зоны *concavum*, относящейся к чансинскому ярусу верхней перми [21]. Основные сборы раковин *O. concavum* сделаны

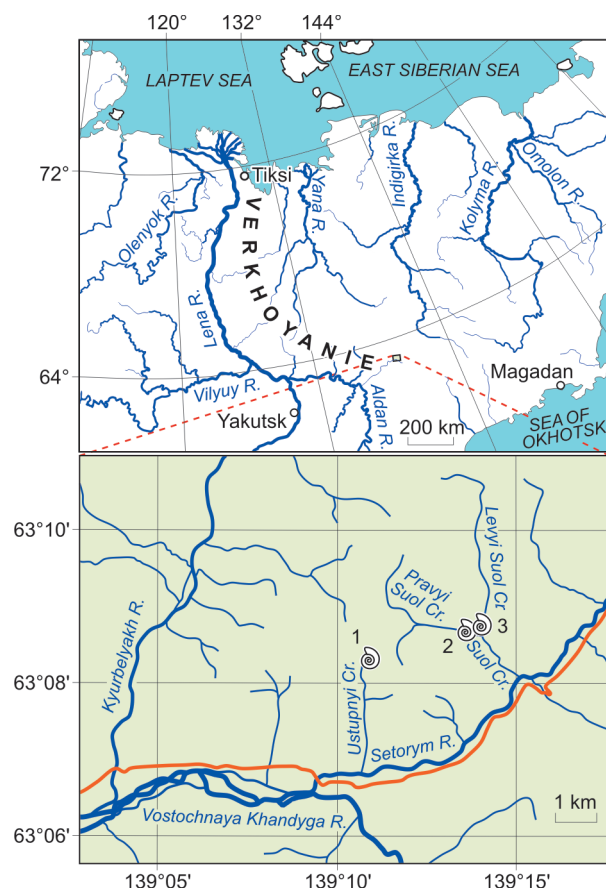


Рис. 1. Местонахождения аммоноидей *Otoceras concavum* Tozer с изученными поперечными сечениями раковин: 1 – руч. Уступный, обн. 17R1, 2 – руч. Правый Суол, обн. PS, 3 – руч. Левый Суол, обн. LS

Fig. 1. Locations of the ammonoid *Otoceras concavum* Tozer with studied shell cross-section: 1 – Ustupnyi Creek, outcrop 17R1, 2 – Pravyy Suol Creek, PS outcrop, 3 – Levyi Suol Creek, LS outcrop

на ручьях Суол и Уступный правобережья р. Сеторым (рис. 1).

Для изучения онтогенеза аммоноидей информативными являются поперечные сечения раковин [22], позволяющие проследить историю индивидуального развития внешней формы и конфигурации оборотов. Выполненные сечения шлифовались на стекле с использованием абразивных порошков. Затем они сканировались на планшетном сканере и фотографировались под микроскопом. Измерения (рис. 2) проводились на компьютере в графическом редакторе.

Чтобы выяснить закономерности индивидуального развития формы раковины аммоноидей, проведено моделирование изменения поперечных сечений в онтогенезе по ранее рассмотренной методике [23, 24].

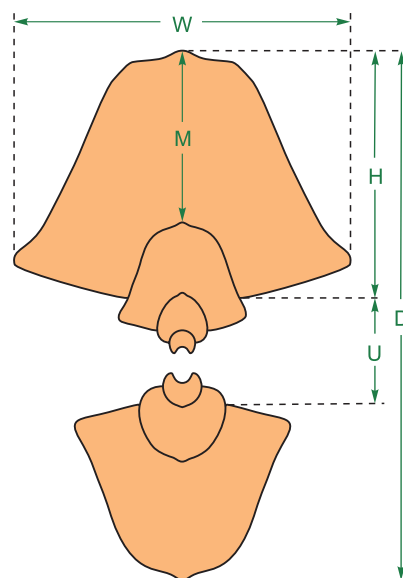


Рис. 2. Основные измерения аммоноидей: D – диаметр раковины; W, H и M – ширина, высота и медиальная высота оборота; U – диаметр умбилика

Fig. 2. Main measurements of ammonoids: D – shell diameter; W, H and M – whorl width, height and medial height; U – umbilical diameter

Изученные экземпляры хранятся в Институте геологии алмаза и благородных металлов (ИГАБМ) СО РАН.

Результаты и обсуждение

В коллекции аммоноидей из зоны *Otoceras concavum* басс. р. Сеторым преобладают умеренно широкие экземпляры, удовлетворяющие диагностическим признакам вида-индекса зоны. Реже встречаются раковины с узкой уплощенной формой и менее выраженной оттянутостью умбиликального края. Отличия экземпляров этой немногочисленной группы от *O. concavum* Tozer позволили отнести их к отдельному виду, предварительно обозначенному как *O. aff. concavum* Tozer. Однако выполненное поперечное сечение лучшего экземпляра (рис. 3), выявило серьезную деформацию внутренних оборотов и, вероятно, пластичное смятие внешнего оборота, произошедшее после жизни моллюска. В связи с этим мы не можем исключить того, что отличительные признаки *O. aff. concavum* возникли не в результате морфогенеза отоцерасов, а в процессе литогенеза вмещающей породы.

Несмотря на внешне хорошую сохранность, ряд разрезанных экземпляров *O. concavum* также оказались деформированными. Форму оборотов

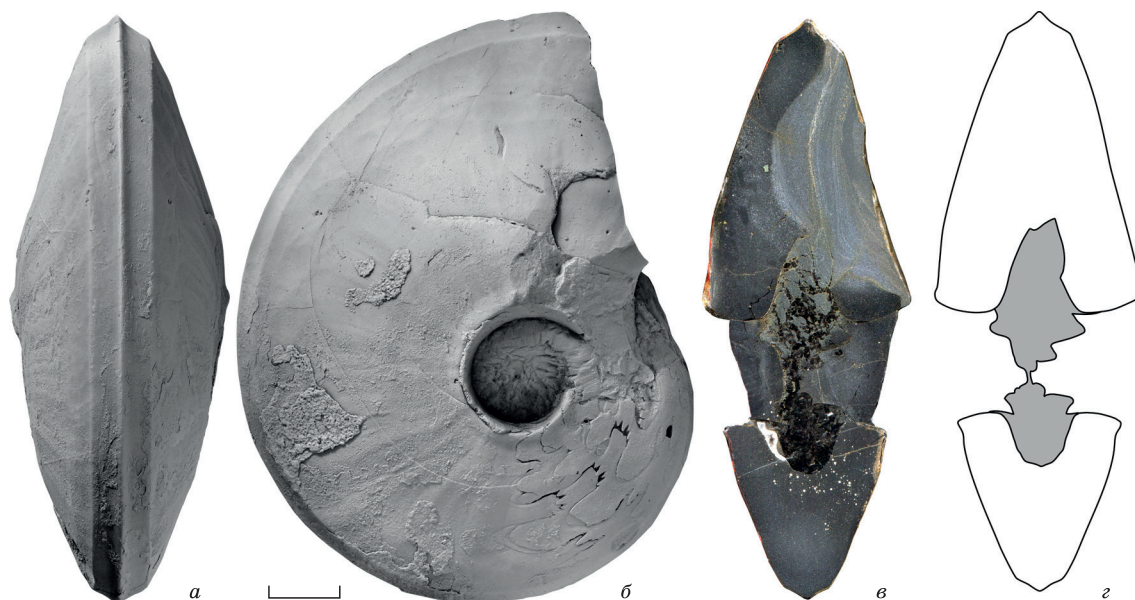


Рис. 3. *Otoceras* aff. *concavum* Tozer, экз. № 234/208: *a* – с вентральной стороны, *б* – сбоку; *в*, *г* – поперечное сечение раковины и его реконструкция. Руч. Левый Суол, обр. 16LS-3-2р, некучанская свита, в 2 м выше ее подошвы, верхнечансинский подъярус, зона *Otoceras concavum*. Длина масштабного отрезка 1 см

Fig. 3. *Otoceras* aff. *concavum* Tozer, specimen no. 234/208: *a* – ventral view, *б* – lateral view, *в*, *г* – shell cross-section and its reconstruction. Levyi Suol Creek, sample 16LS-3-2p, Nekuchan Formation, 2 m above its base, Upper Changhsingian, *Otoceras concavum* Zone. Scale bar 1 cm

сохранили лишь два изученных образца (рис. 4), для которых и была выполнена реконструкция поперечных сечений (рис. 3), позволившая выявить особенности онтогенетического развития древнейших представителей рода *Otoceras*. Наиболее ранние стадии онтогенеза можно наблюдать в экземпляре с руч. Правый Суол (см. рис. 4, *г*–*ж*, рис. 5, *б*), но и у него, к сожалению, протоконх и первые обороты не сохранились. Второй экземпляр, обнаруженный в разрезе руч. Уступный (см. 4, *а*–*в*, рис. 5, *а*), наращивает онтогенез предыдущего. По этим двум раковинам нам удалось составить общую модель поперечного сечения (рис. 5, *в*), представляющую преобразования в их форме при размерах от 3,2 до 122 мм (рис. 5, *г*).

Выполненные измерения (см. таблицу) полуоборотов в поперечных сечениях экземпляров (рис. 5, *а*, *б*) и в их модели (рис. 5, *в*) показывают отчетливые тенденции в изменении основных показателей, что является важным шагом к морфогенетической увязке с ранее установленными данными онтогенетического развития более молодого вида (*O. boreale*) [25, 26].

Для выяснения геометрии раковин аммоидей и определения экологических морфотипов

большое внимание ранее уделялось показателю Д.М. Раупа [27, 28], равному отношению квадратов большого и малого радиусов раковины за полуоборот и называемому *whorl expansion rate* (скорость возрастания оборотов). Для анализа изменения этого показателя в онтогенезе необходимо наличие в измеряемом экземпляре протоконха. Поскольку последний в поперечных сечениях раковин *O. concavum* не сохранился, мы не имеем возможности использовать этот показатель в морфометрических исследованиях.

Взамен сложно определяемого показателя Д.М. Раупа исследователями предложен одноименный показатель WER, равный $(D/(D-M))^2$ [29, 30]. Как отмечено одним из авторов настоящей статьи, существует прямая зависимость между WER и M/D , а диаграммы изменения этих показателей в онтогенезе почти идентичны [31]. Исходя из этого, для изучения формы навивания оборотов мы ограничимся анализом изменения возрастания спирали (M/D).

Преобразования формы медиальной спирали (рис. 6, *а*) на внутренних оборотах не имеют хорошо выраженного однонаправленного тренда – показатель M/D колеблется в интервале от 0,31 до 0,33. На средних оборотах у *O. concavum* про-



Рис. 4. *Otoceras concavum* Tozer. а–в – экз. № 234/241-1: а, в – сбоку, б – с вентральной стороны; руч. Уступный, обр. 17R1-71-1.1р, некучанская свита, в 1,1 м выше ее подошвы. г–ж – экз. № 234/370-1: г, ж – сбоку, д, е – с вентральной стороны; руч. Правый Суол, обр. 22PS-3-0.5р, некучанская свита, в 0,5 м выше ее подошвы. Верхняя пермь, чансинский ярус, верхний подъярус

Fig. 4. *Otoceras concavum* Tozer. а–в – specimen no. 234/241-1: а, в – lateral views, б – ventral view; Ustupnyi Creek, sample 17R1-71-1.1p; Nekuchan Formation, 1.1 m above its base. г–ж – specimen no. 234/370-1: г, ж – lateral views, д, е – ventral views; Pravyi Suol Creek, sample 22PS-3-0.5p; Nekuchan Formation, 0.5 m above its base. Upper Permian, Changhsingian Stage, Upper Changhsingian Substage

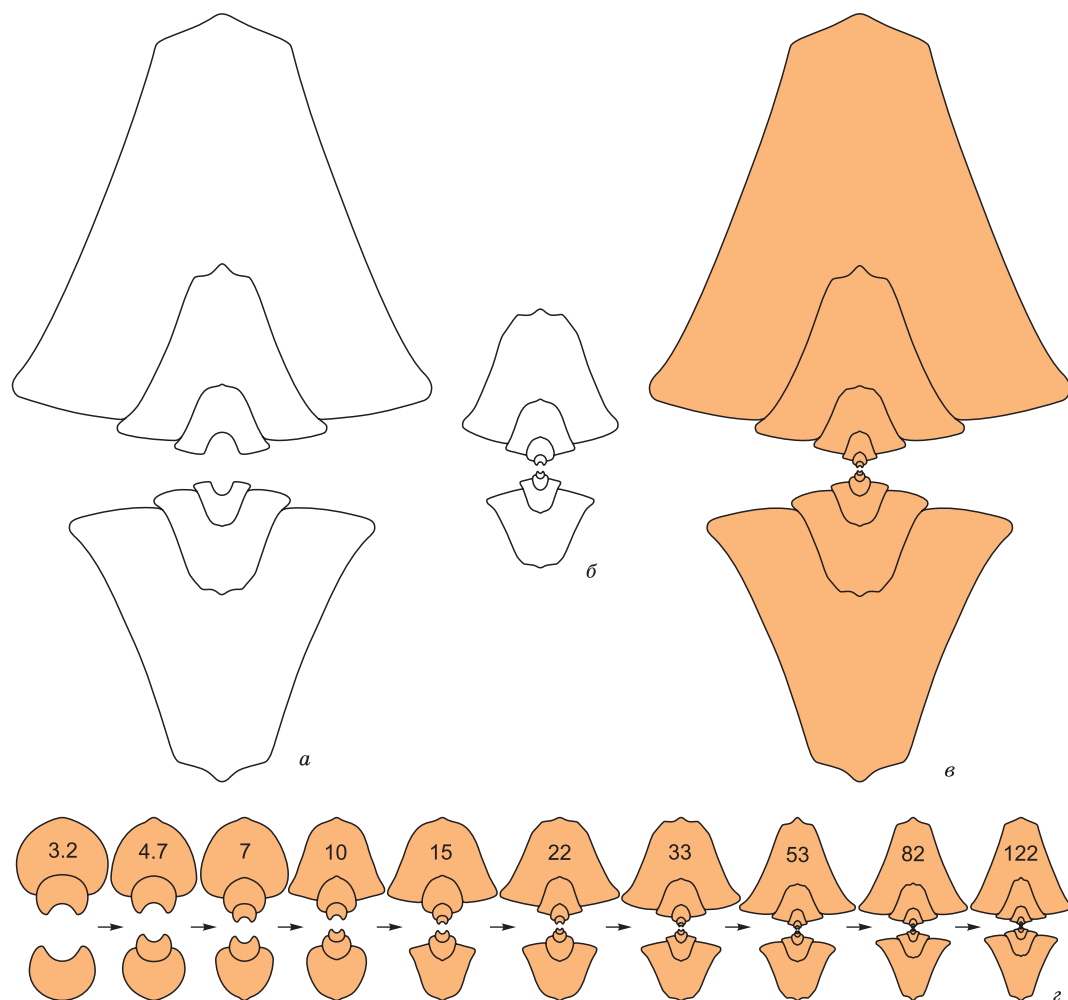


Рис. 5. Поперечные сечения раковин *Otoceras concavum*: а – экз. № 234/241-1 при D = 122 мм; б – экз. № 234/370-1 при D = 41 мм; в, з – модель при D = 122 мм (в) и последовательность ее полуоборотов (з). На сечениях указаны диаметры раковин в мм

Fig. 5. Shell cross-sections of *Otoceras concavum*: а – specimen no. 234/241-1 at D = 122 mm, Ustupnyi Creek, sample 17R1-71-1.1p; б – specimen no. 234/370-1 at D = 41 mm, Pravyi Suol Creek, sample 22PS-3-0.5p; в, з – a model at D = 122 mm and the sequence of its half-whorls. Shell diameter in millimeters is shown on the cross-section

исходит интенсивное растяжение спирали, при этом максимальные значения M/D превышают 0,36. На внешних оборотах спираль интенсивно сжимается, приобретая форму навивания, близкую к мелкоразмерным раковинам. В завершающей фазе онтогенеза показатель M/D становится меньше 0,33.

Как видно из диаграммы (рис. 6, б), при очень мелких размерах (D 5,7 мм) раковина достигает наиболее узкой формы ($W/D = 0,44$), что является фазой максимального сужения раковины. В дальнейшем происходит интенсивное расширение раковины (увеличение показателя W/D). Наиболее широкими раковины становятся при D

20–30 мм. На этом промежутке онтогенеза, обозначаемом как фаза максимального расширения, W/D достигает 0,64–0,67. В дальнейшем, до конца существования особи, вероятно, происходит непрерывное сужение раковины (уменьшение W/D). Изменения показателей H/D и U/D у нормально навивающихся аммоноидей обычно взаимосвязаны и противоположны по направлению. Для представителей *O. concavum* характерны увеличение относительной высоты оборота и уменьшение размера умбилика (рис. 6, в, з). Отношение ширины оборота к его высоте (рис. 6, д) практически повторяет направление и интенсивность изменений выше рассмотренного показателя.

Размеры (мм) раковин *O. concavum* Tozer

Dimensions (in mm) of *O. concavum* Tozer

Экз. No	П/о	D	W	H	U	M	W/D	H/D	U/D	W/H	M/D
234/241-1	1	15,2	9,10	7,10	3,40		0,599	0,467	0,224	1,282	
	*	20,0	12,93	9,69	4,05		0,646	0,485	0,202	1,333	
	2	22,6	15,00	11,10	4,40	7,4	0,664	0,491	0,195	1,351	0,327
	3	33,4	21,70	16,70	5,60	10,8	0,650	0,500	0,168	1,299	0,323
	*	50,0	31,69	26,52	7,51		0,634	0,530	0,150	1,195	
	4	52,5	33,20	28,00	7,80	19,1	0,632	0,533	0,149	1,186	0,364
	5	82	48,50	43,50	10,50	29,5	0,591	0,530	0,128	1,115	0,360
	*	100	56,74	52,95	12,08		0,567	0,530	0,121	1,071	
	6	122	66,80	64,50	14,00	40,0	0,548	0,529	0,115	1,036	0,328
234/370-1	1	2,6	1,30	1,10			0,500	0,423		1,182	
	2	3,8	1,90	1,60	1,10	1,2	0,500	0,421	0,289	1,188	0,316
	*	5,0	2,28	2,14	1,45		0,456	0,427	0,289	1,067	
	3	5,7	2,50	2,45	1,65	1,9	0,439	0,430	0,289	1,020	0,333
	4	8,4	4,30	3,75	2,20	2,7	0,512	0,446	0,262	1,147	0,321
	*	10,0	5,18	4,49	2,52		0,518	0,449	0,252	1,155	
	5	12,2	6,40	5,50	2,95	3,8	0,525	0,451	0,242	1,164	0,311
	6	18,1	11,00	8,60	4,00	5,9	0,608	0,475	0,221	1,279	0,326
	*	20,0	12,33	9,62	4,20		0,616	0,481	0,210	1,282	
Модель	7	26,7	17,00	13,20	4,90	8,6	0,637	0,494	0,184	1,288	0,322
	8	41,0	25,00	21,30	6,50	14,3	0,610	0,520	0,159	1,174	0,349
	1	2,2	1,15	0,95			0,523	0,432		1,211	
	2	3,2	1,60	1,35	0,90	1,0	0,500	0,422	0,281	1,185	0,313
	3	4,7	2,20	2,02	1,33	1,5	0,468	0,430	0,283	1,089	0,319
		5,0	2,35	2,16	1,40		0,470	0,432	0,281	1,089	
	4	7,0	3,35	3,08	1,90	2,3	0,479	0,440	0,271	1,088	0,329
	*	10,0	5,21	4,51	2,51		0,521	0,451	0,251	1,157	
	5	10,3	5,40	4,65	2,57	3,3	0,524	0,451	0,250	1,161	0,320
	6	15,1	9,00	7,05	3,40	4,8	0,596	0,467	0,225	1,277	0,318
	*	20,0	12,74	9,60	4,11		0,637	0,480	0,206	1,327	
	7	22,3	14,50	10,80	4,45	7,2	0,650	0,484	0,200	1,343	0,323
	8	33,4	21,70	16,80	5,80	11,1	0,650	0,503	0,174	1,292	0,332
	*	50,0	31,69	26,36	7,63		0,634	0,527	0,153	1,202	
	9	52,5	33,20	27,80	7,90	19,1	0,632	0,530	0,150	1,194	0,364
	10	82	48,50	43,50	10,70	29,5	0,591	0,530	0,130	1,115	0,360
	*	100	56,74	52,95	12,19		0,567	0,530	0,122	1,071	
	11	122	66,80	64,50	14,00	40,0	0,548	0,529	0,115	1,036	0,328

Примечание. П/о – полуоборот, * линейная интерполяция показателей.

Note. П/о – half-turn, * linear interpolation of indicators.

теля W/D. В фазу максимального сужения раковины (D 5,7 мм) значения высоты и ширины оборота становятся близкими, тогда как в осталь-

ные периоды индивидуального развития, исключая внешние обороты, ширина существенно превосходит высоту, причем в фазу максимального

расширения раковины (D 20–30 мм) W/H может превышать 1,3. На внешних оборотах значения W и H вновь уравниваются.

При изучении морфологии нормально навивающихся аммоноидей ранее было показано, что взаимоотношение размера умбилика (U/D) и относительной ширины оборота (W/D) во многом отражает внешнюю форму их раковины [23, 32]. Но куда важнее выяснить не само взаимоотношение отношение U/D и W/D , а их изменение в процессе роста раковины, которое у отдельных видов являются неповторимым [23], что делает этот признак крайне важным для разграничения и диагностики таксонов.

Для рассмотрения этапности изменения формы раковины онтогенез разбит на ряд размерных стадий [23, 24] (рис. 7). Учитывая сублогарифмический характер навивания раковины (медальной спирали), выделенные размерные стадии являются соразмерными по длине оборотов.

На фоне выдержанных значений U/D мельчайшая раковина (рис. 7, а) в онтогенезе сужается, превращаясь из умеренно широкой в узкую. При очень мелких размерах (рис. 7, б) раковина расширяется, вновь становясь умеренно широкой. На этой стадии незначительно сужается умбилик, оставаясь по-прежнему умеренно узким. Изменение обсуждаемых показателей (W/D и U/D) на стадии мелких размеров (рис. 7, в) продолжается в том же направлении, но его интенсивность усиливается. Важные преобразования в онтогенезе наблюдаются при средних размерах раковины (рис. 7, з), когда расширение (увеличение W/D) прекращается, а умбилик становится узким. На завершающих стадиях изученного онтогенеза (рис. 7, д, е), при медленном сокращении размера умбилика, раковина сужается. Здесь мы наблюдаем онтогенетический тренд, направленный на формирование умеренно узкой формы с очень узким умбиликом (субоппеликон по классификации [23]).

Построенная модель (рис. 8) наглядно демонстрирует особенности развития формы поперечного сечения раковин *Otoceras concavum* в процессе их роста, подчеркивая рассмотренные выше онтогенетические тренды изменения размера умбилика и относительной ширины раковины.

При этом из установленного ранее многообразия U/D – W/D форм, насчитывающих 35 типов [23], изученные представители вида *O. con-*

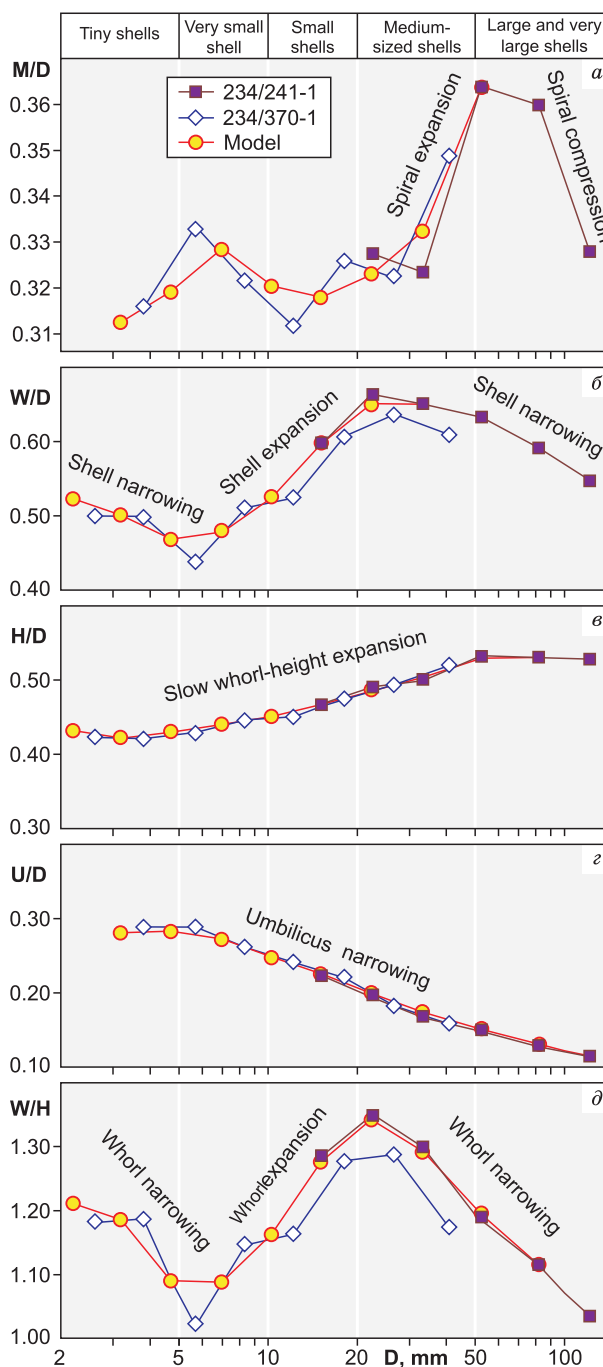


Рис. 6. Диаграммы изменения M/D (а), W/D (б), H/D (в), U/D (г) и W/H (д) в онтогенезе *Otoceras concavum*. Tiny shells – мельчайшие раковины, Very small shell – очень мелкие раковины, Small shells – мелкие раковины, Medium-sized shells – среднеразмерные раковины, Large and very large shells – крупные и очень крупные раковины, Spiral expansion – растяжение спирали, Spiral compression – сжатие спирали, Shell narrowing – сужение раковины, Shell expansion – расширение раковины, Slow whorl-height expansion – слабое расширение сечения оборота, Umbilicus narrowing – сужение умбилика, Whorl narrowing – сужение оборота, Whorl expansion – расширение оборота

Fig. 6. Diagrams of changes of M/D (a), W/D (б), H/D (в), U/D (г) and W/H (д) in the ontogeny of *Otoceras concavum*

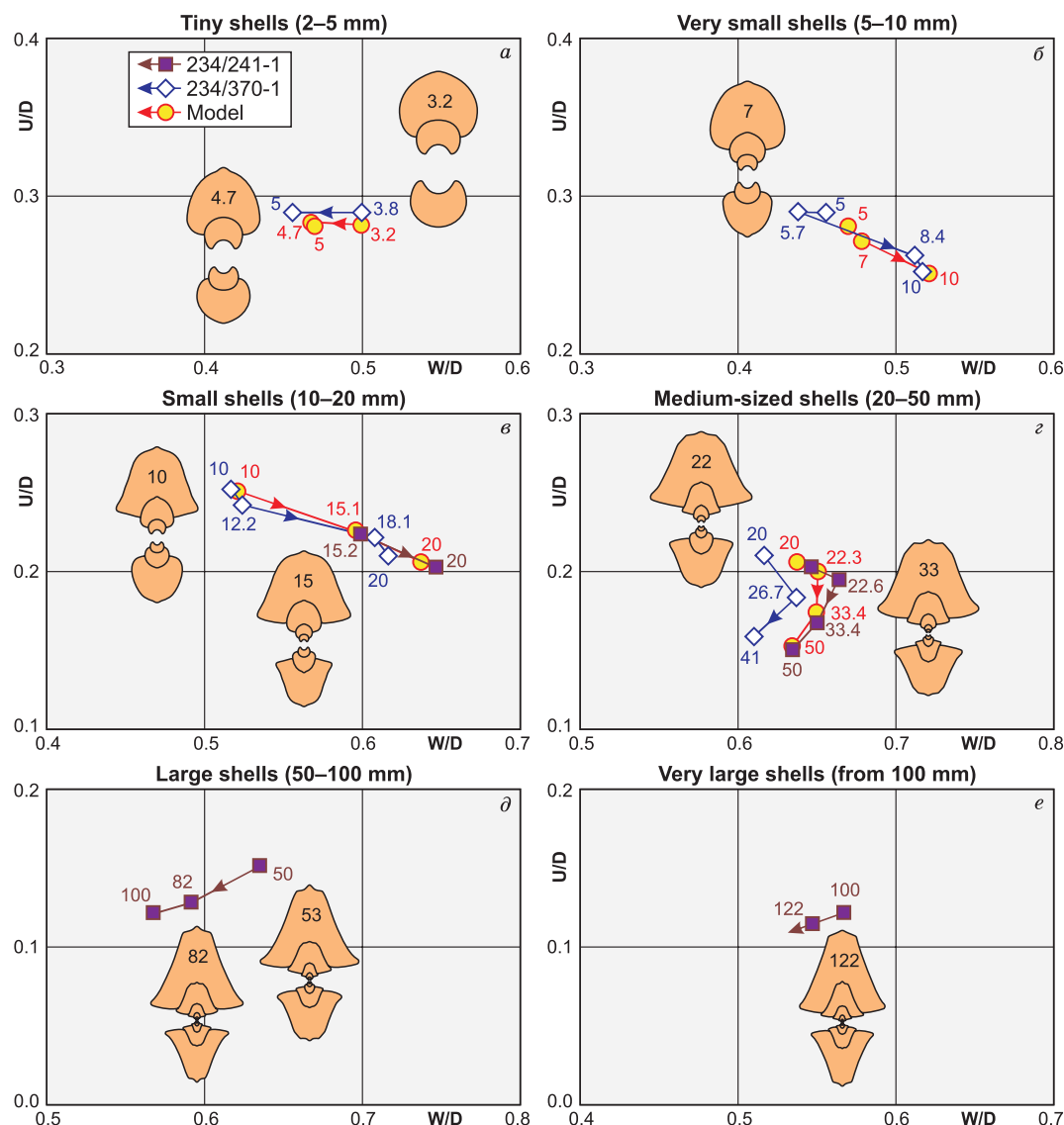


Рис. 7. Изменение формы раковин *Otoceras concavum* на отдельных размерных стадиях онтогенеза (а–е). На сечениях и возле маркеров показаны диаметры раковин в мм. Ост. пояснения см. рис. 6.

Fig. 7. Ontogenetic changes in the shell shape of *Otoceras concavum* at different size stages (a–e). Shell diameter in millimeters is shown on the cross-section and near the markers. For other explanations, see Fig. 6

savum приобретают только три, в следующей последовательности: тумарикон → субдискокон → тумарикон → пахикон.

Закключение

По изученным поперечным сечениям построены модели онтогенетического изменения формы раковин вида *Otoceras concavum* Tozer на стадиях от мельчайших до очень крупных размеров. Выявлено однонаправленное уменьшение размера умбилика и увеличение относительной высоты оборота в процессе роста раковины. Изменение

общей формы сечения оборота и его относительной ширины носит циклический характер. На стадии мельчайших размеров происходит сужение раковины, которое при очень мелких и мелких размерах сменяется интенсивным расширением. После периода стабилизации W/H и W/D, наблюдаемой при средних размерах, до окончания жизни моллюска происходит уменьшение этих показателей – сужение раковины и сечения оборота. Отсутствие подобных детальных исследований изменения формы раковины в онтогенезе других представителей рода *Otoceras* существенно

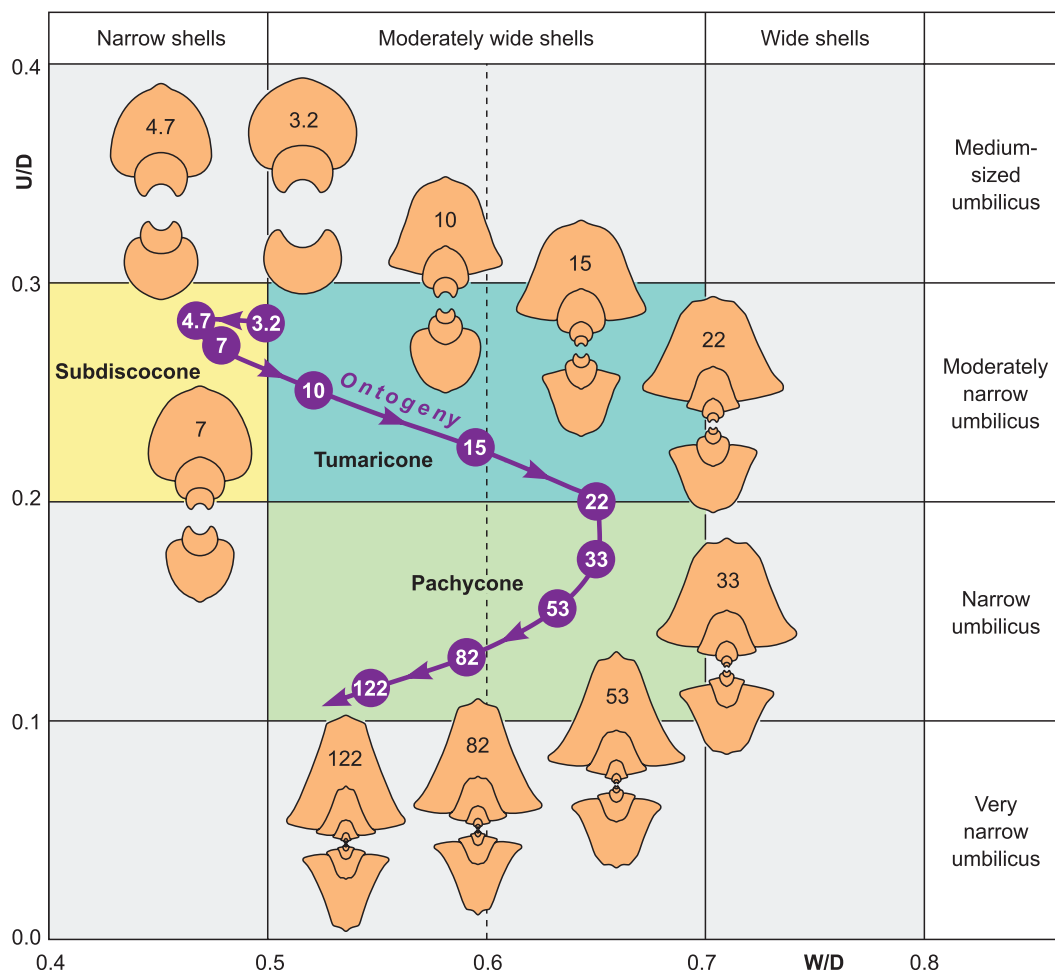


Рис. 8. Модель развития формы раковин *Otoceras concavum* в онтогенезе. На сечениях и маркерах показаны диаметры раковин в мм. Narrow shells – узкие раковины, Moderately wide shells – умеренно широкие раковины, Wide shells – широкие раковины, Medium-sized umbilicus – умбилик среднего размера, Moderately narrow umbilicus – умеренно узкий умбилик, Narrow umbilicus – узкий умбилик, Very narrow umbilicus – очень узкий умбилик, Subdiscocone – субдискоконе, Tumaricone – тумариконе, Pachycone – пахиконе, Ontogeny – онтогенез

Рис. 8. Model depicting the ontogeny of the shell shape of *Otoceras concavum*. Shell diameter in mm is shown on the cross-section and near the markers

усложняет решение сложной проблемы происхождения и морфогенетического развития семейства Otoceratidae.

Список литературы / References

1. Diener C. Ueber das Alter der *Otoceras* beds des Himalaya. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie*. 1901;(16):513–518.
2. Кипарисова Л.Д., Попов Ю.Н. Расчленение нижнего отдела триасовой системы на ярусы. *Докл. АН СССР*. 1956;109(4):842–845.
3. Kiparisova L.D., Popov Yu.N. Division of the Lower Triassic System into Stages. *Doklady AN SSSR*. 1956; 109(4):842–845. (In Russ.)
4. Tozer E.T. Triassic stratigraphy and faunas, Queen Elizabeth Island Arctic Archipelago. *Memoirs of the Geological Survey of Canada*. 1961;(316):1–116.
5. Шевырев А.А. Аммоноидеи и хроностратиграфия триаса. М.: Наука; 1990. 178 с.
6. Ермакова С.П. Нижняя граница триаса. *Отечественная геология*. 1999;(4):33–34.
7. Ermakova S.P. Lower boundary of the Triassic. *Otechestvennaya geologiya*. 1999;(4):33–34. (In Russ.)
8. Shevyrev A.A. Triassic Biochronology: State of the Art and Main Problems. *Stratigraphy and Geological Correlation*. 2006;14(6):629–641. <https://doi.org/10.1134/S0869593806060037>
9. Tozer E.T. A standard for Triassic time. *Bulletin of the Geological Survey of Canada*. 1967;(156):1–103.

9. Дагис А.С., Дагис А.А., Казаков А.М. и др. Биостратиграфия нижнего инда Восточного Верхоянья. *Биостратиграфия мезозоя Сибири и Дальнего Востока*. Новосибирск: Наука; 1986:21–31.
- Dagys A.S., Dagys A.A., Kazakov A.M., et al. Biostratigraphy of the Lower Induan in Eastern Verkhoyanie. *Biostratigrafiya mezozoya Sibiri i Dal'nego Vostoka [Mesozoic biostratigraphy of Siberia and the Far East]*. Novosibirsk: Nauka; 1986:21–31. (In Russ.)
10. Ермакова С.П. Зональный стандарт бореального нижнего триаса. М.: Наука; 2002. 109 с.
- Ermakova S.P. *Zone Standard of the Boreal Lower Triassic*. Moscow: Nauka, 2002. 109 p. (In Russ.)
11. Решения Третьего межведомственного регионального стратиграфического совещания по докембрию, палеозою и мезозою Северо-Востока России. Ред. Т.Н. Корень, Г.В. Котляр. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ; 2009. 268 с.
- Resolutions of the Third Interdepartmental Regional Conference on the Stratigraphy of the Precambrian, Paleozoic, and Mesozoic of Northeastern Russia*. T.N. Koren' and G.V. Kotlyar (eds.) St. Petersburg: Vseross. Nauchno-Issled. Geol. Inst.; 2009. 268 p. (In Russ.)
12. Ermakova S.P., Kutygin R.V. The Induan Stage in the Eastern upper Yana region. *Russian Geology and Geophysics*. 2000;41(5):649–656.
13. Davydov V.I., Budnikov I.V., Kutygin R.V., et al. Possible bipolar global expression of the P3 and P4 glacial events of eastern Australia in the Northern Hemisphere: Marine diamictites and glendonites from the middle to upper Permian in southern Verkhoyanie, Siberia. *Geology*. 2022;50(8):874–879. <https://doi.org/10.1130/G50165.1>
14. Biakov A.S., Kutygin R.V. First record of the genus *Unionites* Wissmann (Bivalvia) in the boreal Permian of Northeast Russia. *Paleontological Journal*. 2021;55(4):372–377. <https://doi.org/10.1134/S0031030121040055>
15. Кутыгин Р.В., Килиасов А.Н. Стратиграфическое положение аммоноидей рода *Paramexioceras* Попов в пермско-триасовых отложениях Южного Верхоянья, Северо-Восток России. *Природные ресурсы Арктики и Субарктики*. 2022;27(4):475–485. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2022-27-4-475-485>
- Kutygin R.V., Kilyasov A.N. Stratigraphic position of the ammonoid *Paramexioceras* Popov in the Permian-Triassic deposits of the Southern Verkhoyanie, Northeast Russia. *Arctic and Subarctic Natural Resources*. 2022;27(4):475–485. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2022-27-4-475-485> (In Russ.)
16. Kutygin R.V., Kilyasov A.N., Biakov A.S. The first record of the goniatite genus *Paramexioceras* in the Changhsingian deposits of the Upper Permian in Northeastern Asia. *Doklady Earth Sciences*. 2023;509(1):144–147. <https://doi.org/10.1134/S1028334X22601936>
17. Кутыгин Р.В., Будников И.В., Бяков А.С. и др. Первые находки цератитов рода *Otoceras* в Кобьюминской зоне Южного Верхоянья, Северо-Восток России. *Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки*. 2019;161(4):550–570. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2019.4.550-570>
- Kutygin R.V., Budnikov I.V., Biakov A.S., et al. First findings of *Otoceras* (Ceratitida) in the Kobyuma Zone of the Southern Verkhoyansk Region, Northeastern Russia. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*. 2019;161(4):550–570. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2019.4.550-570> (In Russ.)
18. Dagys A., Ermakova S. Induan (Triassic) Ammonoids from North-Eastern Asia. *Revue de Paléobiologie*. 1996;15(2):401–447.
19. Biakov A.S., Kutygin R.V., Goryachev N.A., et al. Discovery of the Late Changhsingian Bivalve complex and two fauna extinction episodes in Northeastern Asia at the end of the Permian. *Doklady Biological Sciences*. 2018;480(1):78–81. <https://doi.org/10.1134/S0012496618030018>
20. Zakharov Y.D., Biakov A.S., Horacek M., et al. Environmental control on biotic development in Siberia (Verkhoyansk Region) and neighbouring areas during Permian–Triassic large igneous province activity. *Morphogenesis, Environmental Stress and Reverse Evolution*. Cham, Switzerland: Springer Nature Switzerland AG; 2020:197–231. https://doi.org/10.1007/978-3-030-47279-5_10
21. Ogg J.G., Chen Z.-Q. The Triassic Period. *Geologic Time Scale 2020*. Elsevier; 2020:903–953.
22. Руженцев В.Е. О методике исследования и описания аммоноидей. *Палеонтологический журнал*. 1964;(1):120–130.
- Ruzhencev V.E. On the methodology for studying and describing ammonoids. *Paleontologicheskij zhurnal*. 1964;(1):120–130. (In Russ.)
23. Kutygin R.V. Shell shapes of Permian ammonoids from Northeastern Russia. *Paleontological Journal*. 1998;32(1):19–29.
24. Кутыгин Р.В., Князев В.Г. Особенности онтогенетического развития формы раковин ранних представителей позднеюрского рода *Amoeboceras* (Ammonoidea). *Наука и образование*. 2017;85(1):20–28.
- Kutygin R.V., Knyazev V.G. Shell shape ontogenetic development features of ancient representatives of the Late Jurassic genus *Amoeboceras* (Ammonoidea). *Nauka i Obrazovanie*. 2017;85(1):20–28. (In Russ.)
25. Захаров Ю.Д. *Otoceras* Бореальной провинции. *Палеонтологический журнал*. 1971;(3):50–59.
- Zaharov Yu.D. *Otoceras* of the Boreal Province. *Paleontologicheskij zhurnal*. 1971;(3):50–59. (In Russ.)
26. Zakharov Yu.D. Ammonoid succession of Setorym River (Verkhoyansk Area) and problem of Permian-Triassic Boundary in Boreal Realm. *Journal of China University of Geosciences*. 2002;13(2):107–123.
27. Raup D.M. Geometric analysis of shell coiling: Coiling in ammonoids. *Journal of Paleontology*. 1967;41(1):43–65.
28. Barskov I.S., Boiko M.S., Kononova V.A., et al. Cephalopods in the Marine Ecosystems of the Paleozoic. *Paleontological Journal*. 2008;42(11):1167–1284. <https://doi.org/10.1134/S0031030108110014>

29. Klug C. Life-cycles of some Devonian ammonoids. *Lethaia*. 2001;34(3):215–233.
30. Korn D. Morphospace occupation of ammonoids over the Devonian-Carboniferous boundary. *Paläontologische Zeitschrift*. 2000;74(3):247–257.
31. Kutygin R.V. Shell ontogeny of the type species of the genus *Neouddenites* (Ammonoidea, Medlicottiidae) from the Kungurian of Western Verkhoyanie. *Paleontological Journal*. 2023;57(5):507–515. <https://doi.org/10.1134/S0031030123050039>
32. Korn D. A key for the description of Palaeozoic ammonoids. *Fossil Record*. 2010;13(1):5–12. <https://doi.org/10.1002/mmng.200900008>

Об авторах

КУТЫГИН Руслан Владимирович, кандидат геолого-минералогических наук, заведующий лабораторией, <https://orcid.org/0000-0003-4115-5976>, ResearcherID: J-3318-2018, Scopus Author ID: 9277169500, SPIN: 2547-9417, e-mail: rkutygin@mail.ru

КИЛАСОВ Афанасий Николаевич, младший научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0001-7469-2132>, ResearcherID: AАН-6016-2021, SPIN: 7741-4120, e-mail: kilyasov1993@mail.ru

About the authors

KUTYGIN, Ruslan Vladimirovich, Cand. Sci. (Geol. and Mineral.), Head of Laboratory, <https://orcid.org/0000-0003-4115-5976>, ResearcherID: J-3318-2018, Scopus Author ID: 9277169500, SPIN: 2547-9417, e-mail: rkutygin@mail.ru

KILYASOV, Afanasy Nikolaevich, Junior Researcher, <https://orcid.org/0000-0001-7469-2132>, ResearcherID: AАН-6016-2021, SPIN: 7741-4120, e-mail: kilyasov1993@mail.ru

Поступила в редакцию / Submitted 27.11.2023

Поступила после рецензирования / Revised 21.12.2023

Принята к публикации / Accepted 17.01.2024