

---

## НАУКИ О ЗЕМЛЕ

---

### *Стратиграфия и палеонтология*

УДК 564.53:551.736 (571.5)

#### **Реконструкция онтогенеза формы раковин раннепермских аммоноидей *Uraloceras omolonense***

Р.В. Кутыгин

*Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, 677000, Якутск, пр. Ленина, 39, Россия  
e-mail: rkutygin@mail.ru*

**Аннотация.** Рассмотрены особенности моделирования формы фрагментарно сохранившихся раковин гониатитов вида *Uraloceras omolonense Bogoslovskaya et Boiko, 2002* из нижней перми Омолонского массива. Выявлены основные тенденции онтогенетического развития формы раковины вида, которые обосновываются соответствующими диаграммами. По серии поперечных пришлифовок и измерениям фрагментарно сохранившихся оборотов построены модели поперечного сечения и онтогенеза формы раковины *U. omolonense*. В развитии спирали установлена отчетливая цикличность: вначале медиальная спираль интенсивно растягивается, на средних оборотах стабилизируется, а в конечном онтогенезе сжимается. Навивание раковины в период стабилизации происходило по спирали, максимально приближенной к логарифмической форме. В отношении внешней формы раковины установлена следующая онтогенетическая последовательность: на внутренних оборотах происходит интенсивное сужение раковины и уменьшение умбо; на средних оборотах процесс сужения раковины усиливается, уменьшение умбо ослабевает; в терминальной стадии форма раковины стабилизируется. По морфогенетическим особенностям вид *U. omolonense* отнесен к подгруппе умеренно инволютных форм группы *U. simense*, доминировавшей в сообществе сакмарских уралоцерасов.

Ключевые слова: аммоноидеи, гониатиты, *Uraloceras*, морфометрия, пермская система, Омолонский массив, мунгуджакский надгоризонт.

#### **Reconstruction of the Shell Shape Ontogeny of the Early Permian Ammonoids *Uraloceras Omolonense***

R.V. Kutugin

*Diamond and Precious Metal Geology Institute SB RAS, 39, Lenina Ave., Yakutsk, 677000, Russia  
e-mail: rkutygin@mail.ru*

**Abstract.** The shell shape modeling features of fragmentarily preserved goniatites of the species *Uraloceras omolonense Bogoslovskaya et Boiko, 2002* from the Lower Permian of the Omolon massif are considered. The basic trends of the ontogenetic development of the shell shape of this species by the respective charts are revealed. The cross shell shape and ontogeny of *U. omolonense* models are created on the basis of a series of the shell cross-sections and measurements of fragmentarily preserved spirals. A cyclical development of the spiral is revealed: initially a medial spiral intensely stretches, at medium speed it stabilizes, and in the final ontogenesis it shrinks. During the stabilization period the shell wound spirally as close as possible to the logarithmic form. With respect to the external shell shape the following ontogenetic sequence is established: on the internal whorls the intense contraction of the shell and reducing of the umbo take place; at the medium

*whorls the shell narrowing increases but umbo narrowing weakens; in the terminal phase the shell shape stabilizes. According to the morphogenetic features the species U. omolonense is classified as the moderately involute subgroup of the U. simense group which dominated in the community of Sakmarian Uraloceras.*

Key words: ammonoids, goniatite, *Uraloceras*, morphometry, Permian, Omolonsk massif, Munugudzhakian Superhorizon.

### Введение

Исследования внешней формы раковин являются важной частью монографического изучения аммоноидей, а выяснение особенностей онтогенетического развития этого признака важны для реконструкции морфогенеза и филогении этой группы ископаемых беспозвоночных. Необходимым условием таких исследований являются представительность и хорошая сохранность материала. Если для выяснения онтогенеза раковины в выборке имеются подходящие экземпляры, то наиболее целесообразным будет выполнение онтогенетической развертки раковины с последовательной зарисовкой поперечных сечений оборотов [1]. Достоинством этой методики является возможность прослеживания изменений всех основных признаков (форма раковины, скульптура, лопастная линия) в ходе роста индивидуума. Однако для максимально точных измерений необходимо выполнение пришлифовок раковин поперек медиальной плоскости вдоль оси навивания. В этом случае мы получим отображение поперечных сечений всех оборотов, измерения и последовательные зарисовки которых позволяют реконструировать онтогенез формы раковины [2–4] и спирали [5]. Механические деформации раковин существенно усложняют использование любой из известных методик изучения онтогенеза формы раковины. Тем не менее, выяснить особенности индивидуального развития раковин возможно и на фрагментарном материале. В этом случае требуется анализ изменения формы раковины на сохранившихся (недеформированных) оборотах.

В процессе изучения обширной коллекции аммоноидей огонёрского комплекса из верхней части мунугуджакской свиты Омолонского массива [6, 7] выявился ряд морфологических признаков, противоречащих представлениям об артинском возрасте изученных аммоноидей и вмещающих отложений. В частности, сравнительный анализ раковин омолонских представителей рода *Neoshumardites* с типовым видом из нижнего артина Южного Урала и Западного Верхоянья показал, что у первых лопастная линия близка к предковым формам – сакмарскому роду *Andrianovia*. На основании этого возраст омолонских неошумардитов был определен как дотрицепсовый.

Основным элементом огонёрского комплекса является вид *Uraloceras omolonense* Во-

goslovskaya et Voiko, который ранее нигде за пределами омолонского местонахождения (р. Мунугуджак) не встречался [8]. Но недавняя находка *U. omolonense* в разрезе эчийской свиты Западного Верхоянья ниже уровня с раннеартинским *Neoshumardites triceps hyperboreus* Ruzhencev [9, 10] позволила провести прямую корреляцию эчийских и верхнемунугуджакских слоев по общему аммоноидному таксону. Также предполагается присутствие этого вида в нижней перми Охотского региона [11]. Важное стратиграфическое значение вида *U. omolonense*, обладавшего существенно более широким ареалом, чем считалось ранее, потребовало более глубокого изучения внутривидовой изменчивости и онтогенетического развития раковин этого таксона.

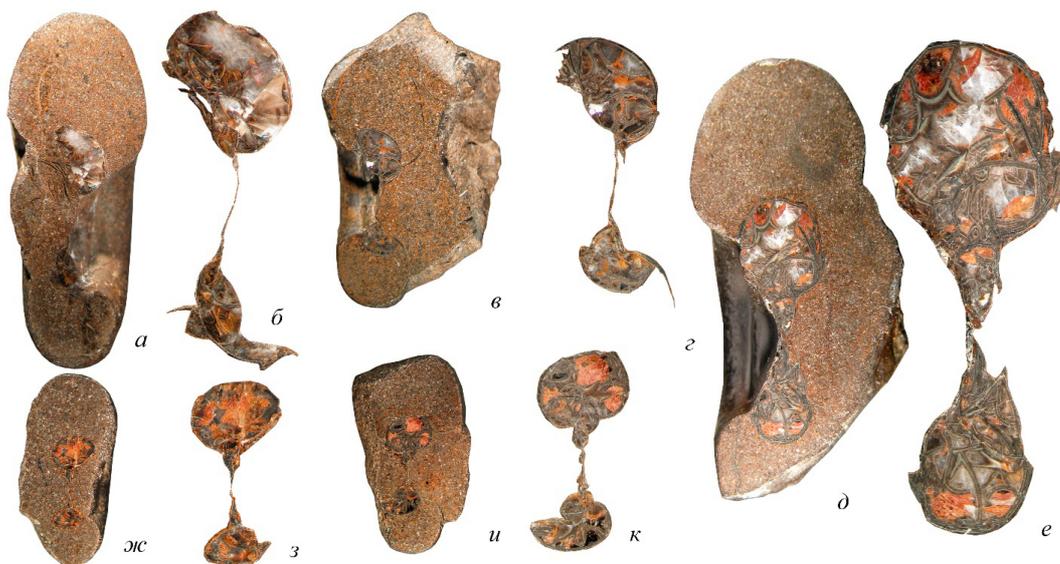
Согласно исследованиям В.Е. Руженцева [12], в период становления рода *Uraloceras* (сакмарский век) доминирующей была группа *U. simense*, имевшая устойчивые скульптурные особенности и форму лопастной линии. Основным отличительным признаком видовых таксонов этой группы сакмарских уралоцерасов, к которой мы относим и *U. omolonense*, являлась форма раковины. Для уточнения систематики сакмарских уралоцерасов необходимо выявить основные направления в морфогенетическом развитии, для чего важно установить особенности онтогенеза формы раковины всех основных видов группы *U. simense*.

В связи с вышеизложенным основной задачей настоящего исследования является реконструкция онтогенетического развития формы раковины *Uraloceras omolonense*, являющегося руководящим таксоном позднесакмарской биоты Северо-Востока Азии.

### Материалы

Для реконструкции онтогенеза формы раковины были проведены измерения 15 экземпляров *Uraloceras omolonense*: 14 экз. (том числе и голотип) были собраны В.Г. Ганелиным в верхней части мунугуджакской свиты р. Мунугуджак Омолонского массива (кол. ПИН РАН № 1802) [7]; 1 экз. обнаружен Р.В. Кутыгиным и С.К. Горяевым в эчийской свите низовья р. Дьеленджи Западного Верхоянья (кол. ИГАМ СО РАН № 175) [9]. У всех экземпляров внутренние обороты сильно деформированы или разрушены. Фрагменты омолонских гониатитов, за-

## РЕКОНСТРУКЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА ФОРМЫ РАКОВИН РАННЕПЕРМСКИХ АММОНОИДЕЙ



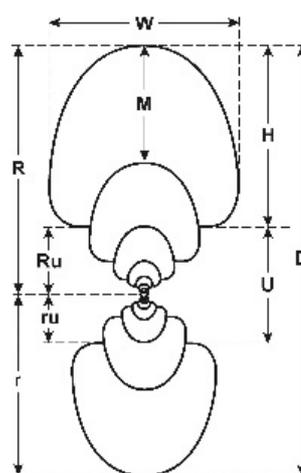
**Рис. 1.** Поперечные сечения раковин (x2) и фрагментов раковин (x4) *Uraloceras omolonense* в аншлифах: а, б – экз. № 1802/240; в, г – экз. № 1802/208; д, е – экз. № 1802/209; ж, з – экз. № 1802/244; и, к – экз. № 1802/248; все – р. Мунугуджак, верхняя часть мунугуджакской свиты, нижняя пермь, предположительно верхнесакмарский подъярус

мешенные кальцитом, в процессе литификации вмещающей породы были подвержены интенсивному сжатию с боков и превратились в тонкие пластины (рис. 1). Однако жилые камеры, заполненные карбонатно-глинисто-песчаным материалом, хорошо сохранились, что позволило выяснить общие тенденции онтогенетического развития таксона и реконструировать особенности изменения формы раковины вида *U. omolonense* на средних и конечных стадиях онтогенеза. У экземпляров с незначительно деформированными оборотами, если представлялось возможным точно определить исходную форму раковины, проводились соответствующие реконструкции.

### Методика

Обороты нормально навивающихся раковин аммоноидей обычно ограничены вентральной, двумя боковыми и дорсальной сторонами, а также двумя умбональными стенками [13, рис. 1]. Каждая умбональная стенка обособливается от дорсальной стороны умбональным швом, а от боковой стороны – умбональным краем. Последний обычно очерчивает внешний контур умбо (умбональной воронки). В литературе существует множество вариантов индексации измерений, в том числе кириллическими и греческими символами. На взгляд автора, для правильного восприятия диаграмм и таблиц с замерами необходимо использовать латинскую индексацию, понятную за рубежом (рис. 2). Измерения нешлифованных раковин проводились с помощью электронного штангенциркуля, а в

случае с мельчайшими экземплярами – под микроскопом. Поперечные шлифовки раковин фотографировались зеркальной цифровой камерой с макрообъективом. Затем недеформированные обороты в фотоизображениях измерялись на компьютере с помощью программ графического редактора, что позволяло делать более точные замеры, чем штангенциркулем и микрометром микроскопа. При измерениях поперечных сечений эффективным стало также сканирование шлифовок на планшетном сканере с последующими измерениями на компьютере. Зарисовки поперечных сечений проводились на компьютере поверх фотографий или



**Рис. 2.** Основные измерения раковины аммоноидей: D – диаметр раковины, W – ширина оборота, H – высота оборота, M – медиальная высота оборота, U – диаметр умбо, R и r – большой и малый радиусы раковины (полуоборота), Ru и ru – большой и малый радиусы умбо

отсканированных изображений шлифовок. Замеры целых раковин выполнялись по возможности для наиболее отдаленных доступных стадий онтогенеза раковины (парные измерения экземпляра), что позволяло выявить направление изменения формы раковины у конкретного экземпляра.

Общая форма плоскоспиральной раковины определяется относительной медиальной высотой оборота ( $M/D$ ), относительной шириной оборота ( $W/D$ ), размером умбо ( $U/D$ ) и отношением большого и малого радиусов ( $R/r$ ). Для полноценного исследования формы раковины аммоноидей необходимо выяснение особенностей онтогенетического изменения приведенных соотношений. Поскольку направленность изменения основных параметров в процессе роста индивидуумов является выдержанной в пределах видового таксона и закономерной в таксонах более высокого иерархического уровня, наиболее важными являются не статические показатели (например, одна раковина «шире» или «уже» другой), а динамические (сужаются или расширяются раковины в онтогенезе).

### Результаты

Для выяснения особенностей навивания оборотов в медиальной плоскости (формы спирали) необходимо измерение медиальной высоты ( $M$ ), а также – большого и малого радиусов ( $R$  и  $r$ ) [5]. Отношению двух последних показателей придается важное палеоэкологическое значение [14, 15]. Парные измерения обладают приоритетным значением, поскольку именно они фик-

сируют тенденцию индивидуального развития раковины хотя бы для фрагмента онтогенеза. Поскольку внутренние обороты раковин не сохранились, установить положение центра навивания возможно только расчетным путем, приняв во внимание прямую зависимость между отношениями  $R/r$  и  $M/D$ , которая присуща для нормально навивающихся плоскоспиральных аммоноидей [5, 16] и характеризуется субпараллельными графиками изменения показателей  $R/r$  и  $M/D$ .

Проведенные измерения и расчеты радиусов раковины (табл. 1) позволили определить отчетливую закономерность в онтогенетическом развитии спирали (рис. 3). При размерах от 7 до 15 мм у гониатитов *U. omolonense* происходило интенсивное растяжение спирали, выражающееся в увеличении относительной медиальной высоты оборотов от 24 до 29–30. При  $D$  15–30 мм спираль стабилизировалась, а в дальнейшем онтогенетического развития спирали для парагастроцератид является типичной. Однако, при аналогичной направленности изменения показателей  $M/D$ , другие уралоцерасы Северо-Востока Азии (*U. margaritae*, *U. subsimense*, *U. popowi*) на протяжении онтогенеза обладают в целом более сжатой спиралью.

Ключевыми показателями внешней формы раковины аммоноидей являются относительная ширина ( $W/D$ ) и размер умбо ( $U/D$ ) (табл. 2). При этом относительная высота оборота ( $H/D$ ) и показатель поперечного сечения оборота ( $W/H$ ) у нормально навивающихся аммоноидей про-

Таблица 1

Размеры спирали (мм) и отношения раковин *Uraloceras omolonense*

Экз. №	D	M	M/D	R	r	R/r
1802/212	44.00*	12.50*	0.2841	25.55	18.45	1.38
	31.50*	9.30*	0.2952	18.45	13.05	1.41
1802/209	38.00*	11.30*	0.2974	22.30	15.70	1.42
	26.70*	8.10*	0.3034	15.70	11.00	1.43
1802/240	28.20*	8.30*	0.2943	16.53	11.67	1.42
	19.90*	5.80*	0.2915	11.67	8.23	1.42
1802/242	9.50	2.40	0.2526	5.46	4.04	1.35
	7.10	1.70	0.2394	4.04	3.06	1.32
1802/243	14.30	4.00	0.2797	8.33	5.97	1.40
	10.30	2.80	0.2718	5.97	4.33	1.38
1802/244	15.80	4.80	0.3038	9.32	6.48	1.44
	11.00	3.30	0.3000	6.48	4.52	1.43
Голотип	43.00	11.50	0.2674	24.70	18.30	1.35
1802/246	16.30	4.90	0.3006	9.60	6.70	1.43
1802/236	14.50	4.20	0.2897	8.50	6.00	1.42

\* Реконструкция раковины; показатели  $R$  и  $r$  в приведенной выборке получены на основе диаграмм онтогенетического изменения  $R/r$  и  $M/D$ , которые у нормально навивающихся аммоноидей субпараллельны.

### РЕКОНСТРУКЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА ФОРМЫ РАКОВИН РАННЕПЕРМСКИХ АММОНОИДЕЙ

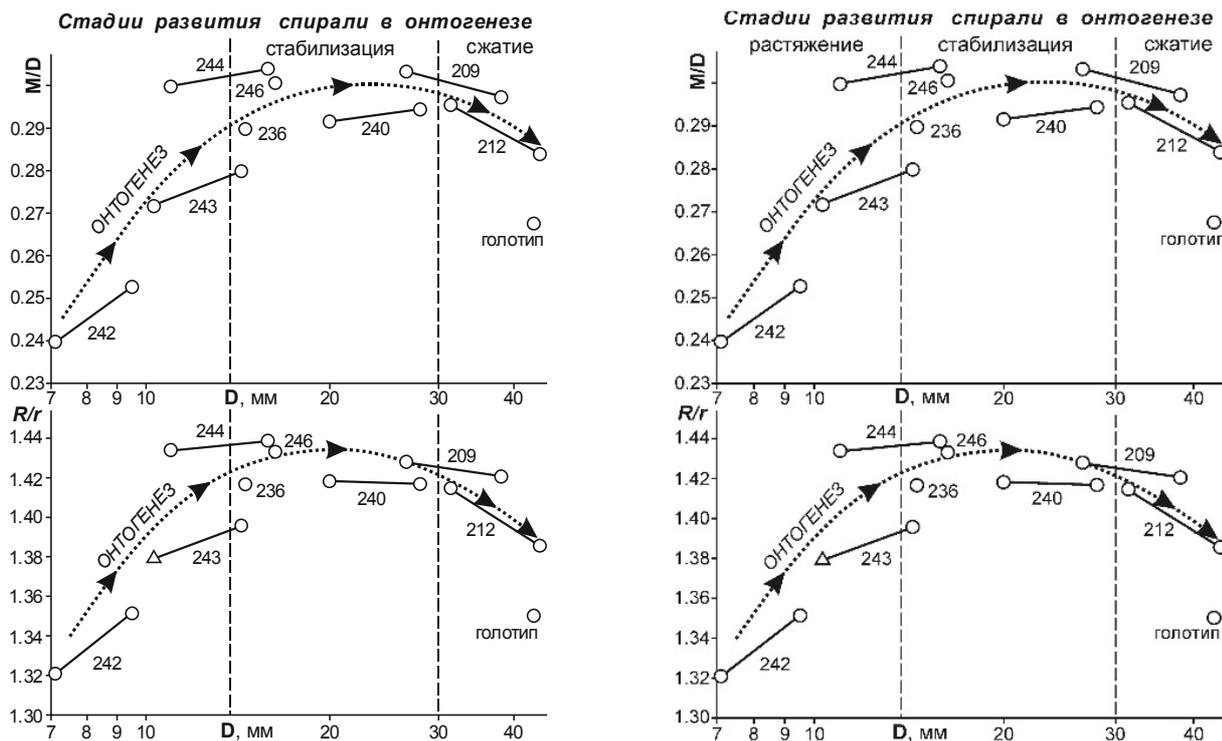


Рис. 3. Диаграммы изменения  $R/r$ ,  $M/D$  и стадии развития медиальной спирали *Uraloceras omolonense* в онтогенезе: числами обозначены номера экземпляров кол. ПИН РАН №1802. Значения  $R$  и  $r$  – расчетные

Таблица 2

Размеры (мм) и отношения раковин *Uraloceras omolonense*

Экз. №	D	W	H	U	W/D	H/D	U/D	W/H
1802/212	59.0*	20.0	23.0	18.5	0.339	0.390	0.314	0.870
	44.0	16.0	17.5	13.7	0.364	0.398	0.311	0.914
	22.5	9.5	9.0	7.2	0.422	0.400	0.320	1.056
Голотип	44.2	16.2	17.4	13.5	0.367	0.394	0.305	0.931
	34.5	13.5	13.3	10.6	0.391	0.386	0.307	1.015
1802/209	38.0	14.7	15.0	12.1	0.387	0.395	0.318	0.980
	34.3	13.6	14.0	11.0	0.397	0.408	0.321	0.971
	26.7	11.0	10.9		0.412	0.408		1.009
175/73	28.2	11.3	11.5	9.0	0.401	0.408	0.319	0.983
1802/212	23.5	10.0	9.6	7.6	0.426	0.409	0.323	1.042
1802/208	21.0	9.0	8.5	6.5	0.429	0.405	0.310	1.059
	14.7	6.5	5.8	5.0	0.442	0.395	0.340	1.121
1802/50	20.0	9.0	8.1	6.5	0.450	0.405	0.325	1.111
1802/244	15.8	7.4	6.3	5.3	0.468	0.399	0.335	1.175
	11.0*	5.2	4.2		0.473	0.382		1.238
1802/210	15.0	6.9	5.8	5.4	0.460	0.387	0.360	1.190
1802/243	14.3	6.7	5.7	4.9	0.469	0.399	0.343	1.175
	10.3*	4.9	3.7	3.9	0.476	0.359	0.379	1.324
1802/211	14.0	6.5	5.5	5.0	0.464	0.393	0.357	1.182
	11.0	5.2	4.2	4.1	0.473	0.382	0.373	1.238
1802/227	12.5	5.6	5.1	4.5	0.448	0.408	0.360	1.098
1802/236	14.5	6.8	5.6	5.1	0.469	0.386	0.352	1.214
	10.9	5.2	4.2	4.1	0.477	0.385	0.376	1.238
1802/242	9.5	4.7	3.3	3.8	0.495	0.347	0.400	1.424
	7.1	3.7	2.4	3.0	0.521	0.338	0.423	1.542

\* Реконструкция раковины.

Таблица 3

Средние показатели раковин *Uraloceras omolonense*

D	W	H	U	W/D	H/D	U/D	W/H
59.0	20.0	23.0	18.5	0.339	39.0	31.4	87.0
50.0	17.66	19.7	15.62	0.353	39.4	31.2	89.6
44.0	16.1	17.5	13.7	0.366	39.8	31.1	92.0
31.5	12.6	12.8	9.7	0.400	40.6	30.8	98.4
28.0	11.5	11.4	8.65	0.411	40.7	30.9	100.9
22.1	9.5	9.0	7.0	0.430	40.7	31.7	105.6
20.0	8.75	8.09	6.47	0.437	40.5	32.3	108.1
15.4	7.1	6.1	5.3	0.461	39.6	34.4	116.4
10.85	5.2	4.0	4.05	0.479	36.9	37.3	130.0
10.0	4.85	3.56	3.81	0.485	35.6	38.1	136.2
9.0	4.45	3.12	3.56	0.494	34.7	39.6	142.6
7.8	4.0	2.66	3.22	0.513	34.1	41.3	150.4
7.0	3.65	2.37	2.95	0.521	33.9	42.1	154.0

порционально зависимы от значений W/D и U/D [17].

Построенные диаграммы зависимости W/D и U/D от D (рис. 4) наглядно демонстрируют особенности индивидуального развития формы раковины *U. omolonense*. На всем протяжении изученного онтогенеза происходит интенсивное уменьшение относительной ширины раковины. Столь же интенсивно сокращается размер умбо, но только при мельчайших и мелких размерах. При средних размерах (D=20–50 мм) значения U/D стабилизируются, а в заключительной фазе онтогенеза незначительно увеличиваются. По средним показателям определяется основной тренд онтогенеза формы раковины, возле которого группируется большая часть индивидуумов. Отклонения от этого тренда связаны с внутривидовой изменчивостью. При определении основного тренда обязательно проводится расчет основных показателей раковины (W, H, U) для граничных диаметров размерных стадий (в данном случае – это 20 и 50 мм) (см. табл. 2). Определение средних показателей (табл. 3) позволяет четко ограничить начало и окончание основного тренд онтогенеза формы раковины для каждой из размерных стадий.

Чтобы выполнить сравнительный анализ полученных данных, необходимо построить серию диаграмм зависимости W/D и U/D для отдельных размерных стадий (рис. 5). При очень мелких размерах (до 10 мм) происходит интенсивное уменьшение W/D и U/D. Раковины из узкого металекона превращались в широкий субвиргакон. На стадии мелких размеров (10–20 мм)

изменения происходят в том же направлении, а раковины приобретают форму среднеширокого субвиргакона. При средних размерах (20–50 мм) уменьшение W/D незначительно усиливается, тогда как сужение умбо ослабевает и к концу размерной стадии прекращается. В начале стадии крупных размеров (50–60 мм) продолжается сжатие раковины (уменьшение W/D), а размер умбо незначительно увеличивается. Раковины приобретают форму узкого субвиргакона. Общая тенденция онтогенеза формы раковины *U. omolonense* представлена соответствующими диаграммами (рис. 6).

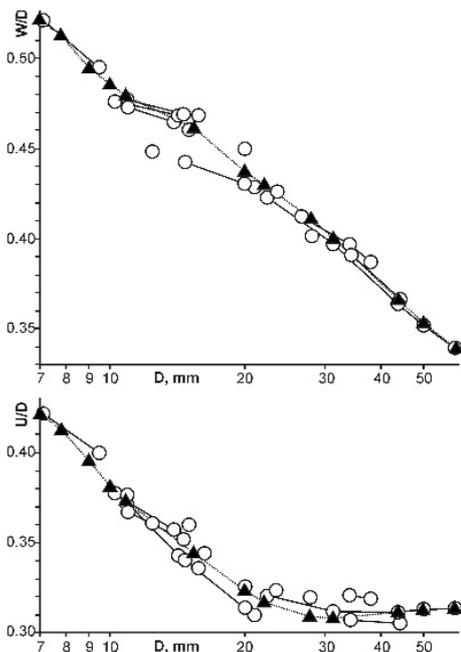


Рис. 4. Диаграммы изменения W/D и U/D у *Uraloceras omolonense* в онтогенезе: кружками показаны измерения экземпляров, треугольниками – средние значения

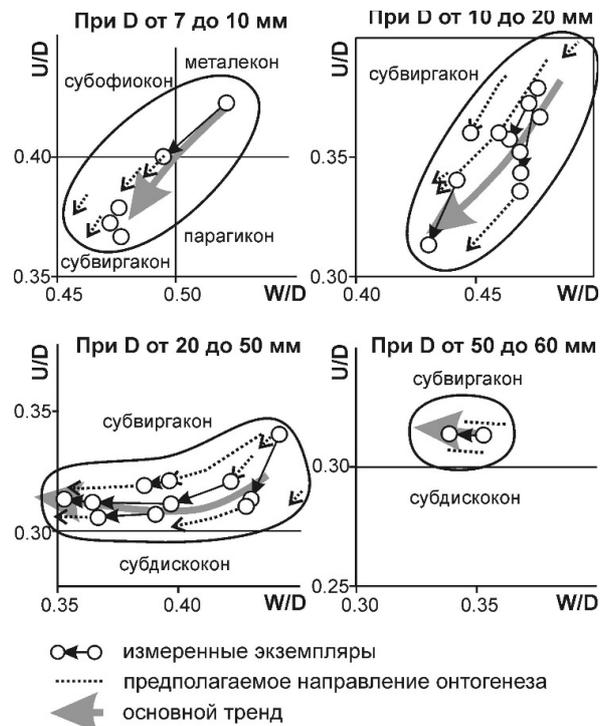


Рис. 5. Диаграммы изменения формы раковин *Uraloceras omolonense* на отдельных размерных стадиях

## РЕКОНСТРУКЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА ФОРМЫ РАКОВИН РАННЕПЕРМСКИХ АММОНОИДЕЙ

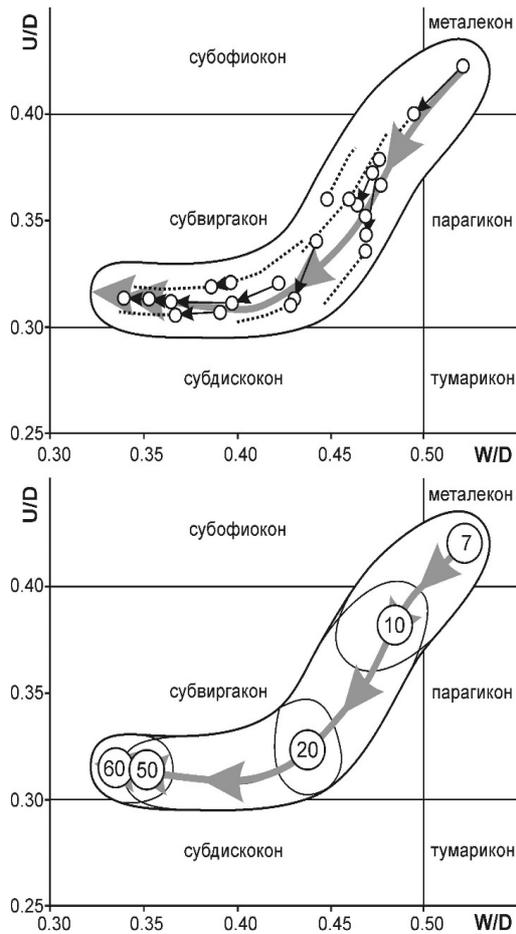


Рис. 6. Диаграммы изменения формы раковин *Uraloceras omlonense* в онтогенезе

Следует отметить, что численные значения и их соотношения не характеризуют все черты внешней формы раковины. Для представления формы сторон оборотов и умбонального воронки требуется непосредственное изображение поперечного сечения. В коллекции нет ни одного экземпляра, в котором сохранился фрагмон. Поэтому по пришлифовкам была построена серия сечений жилых камер различного размера (рис. 7, а–г). Также использовались зарисовки последних оборотов наиболее крупных раковин по сломам устья и поперечному срезу латексного отпечатка раковины (рис. 7, д, е). На основе диаграммы изменения основных показателей и расчетного поперечного сечения (рис. 7, ж) строится модель развития формы раковины (рис. 8), которая наглядно представляет индивидуальное изменение и пределы внутривидовой изменчивости формы раковин *U. omlonense* при размерах от 7 до 60 мм.

### Сравнение

Особенности морфогенетического становления рода *Uraloceras* до сих пор изучены очень

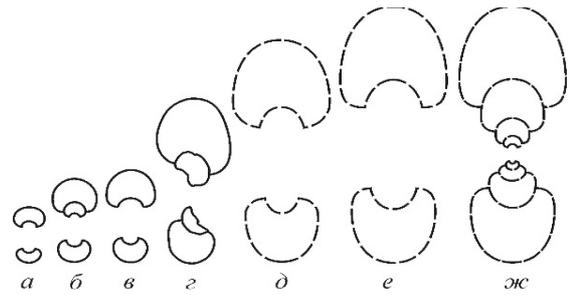


Рис. 7. Поперечные сечения раковин *Uraloceras omlonense*: а – экз. № 1802/242, при  $D=9.5$  мм; б – экз. № 1802/243, при  $D=14.3$  мм; в – экз. № 1802/244, при  $D=15.8$  мм; г – экз. № 1802/240, при  $D=28.3$  мм; д – экз. № 1802/209, при  $D=38$  мм; е – экз. № 1802/212, при  $D=44$  мм; все – р. Мунгуджак, верхняя часть мунгуджакской свиты, предположительно верхнесакмарский подъярус; ж – модель, на основе серии поперечных сечений, при  $D=44$  мм. За основу модели взяты экз-ры №-№: 1802/243 (первый, второй и третий изображенные полуобороты от центра раковины), 1802/244 (четвертый полуоборот), 1802/209 (пятый полуоборот), 1802/212 (шестой и седьмой полуобороты)

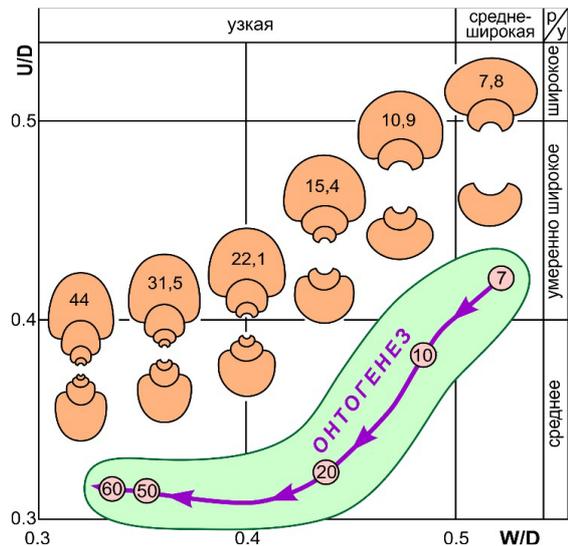
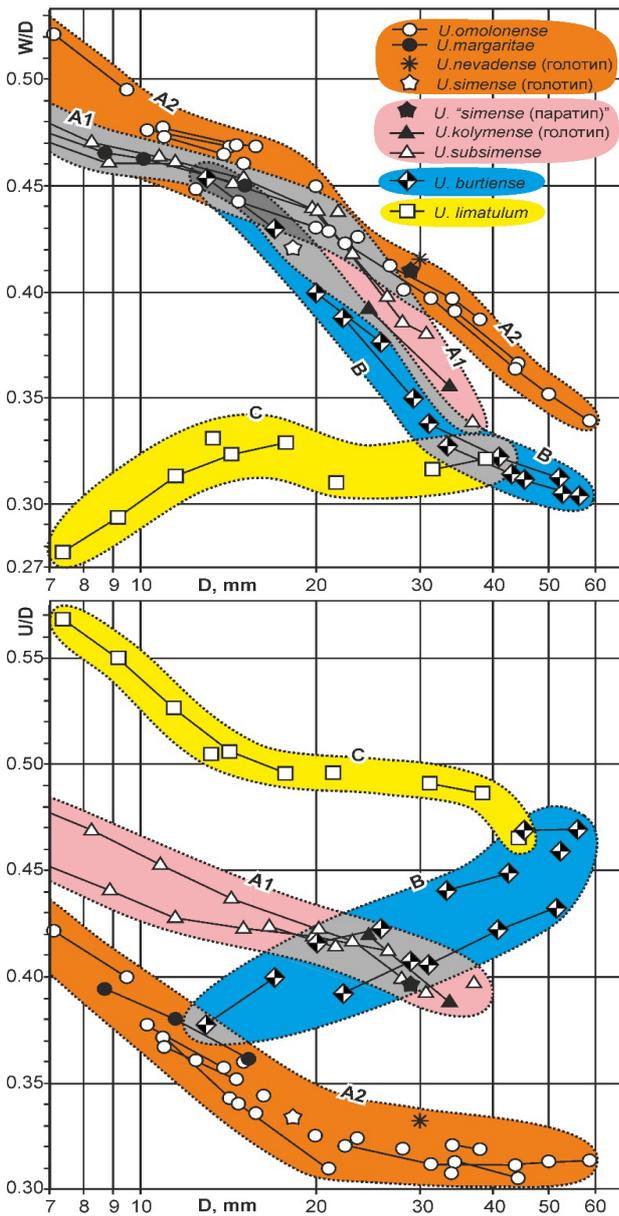


Рис. 8. Модель развития формы раковин *Uraloceras omlonense*: р – раковина, у – умбо

слабо, поскольку находки сакмарских уралоцеров относительно редки. Согласно В.Е. Руженцеву [12], в сакмарском веке произошла дивергенция рода, в процессе которой обособились эволютные (*U. burtiense*, *U. limatum*) и относительно инволютные (*U. simense*) формы. Во время просмотра коллекций сакмарских уралоцеров, хранящихся в ПИН РАН, автор настоящей статьи обратил внимание на дискретность как «эволютной» группы, так и «инволютной». Для сравнения формы раковины сакмарских уралоцеров были использованы измерения, приведенные в описании видовых таксонов [6, 12, 18, 19]. Построенные диаграммы (рис. 9) наглядно представляют морфогенетические особенности раковин сакмарских *Uraloceras*.



**Рис. 9.** Онтогенетическое изменение размера умбо и относительной ширины раковин сакмарских представителей рода *Uraloceras*: А – группа *U. simense* (А1 – умеренно эволютные, А2 – умеренно инволютные); В – группа *U. Burtiense*; С – группа *U. limatulum*

У всех представителей группы *U. simense* [20], к которой относится и рассмотренный выше *U. omolonense*, в онтогенезе происходит постоянное сужение раковины (уменьшение W/D) и сокращение размера умбо (уменьшение U/D). Внутренние обороты *U. omolonense* существенно шире остальных представителей рода. Эта особенность интересна тем, что именно повышенная ширина юных раковин является характерной чертой северо-восточных парагастроцератид (*Eotumaroceras*, *Paratumaroceras*, *Tumaroceras*) [21–23], что, вероятно, было связано со специфическими условиями обитания мол-

люсков. По размеру умбо представители группы делятся на две подгруппы: с умеренно эволютной раковиной (*U. subsimense*) и с умеренно инволютной (*U. simense*, *U. margaritae*, *U. omolonense*). В составе последней подгруппы, вероятно, следует рассматривать и североамериканский вид *U. nevadense*. Для первой подгруппы характерно медленное сокращение размера умбо (U/D), который у взрослых раковин обычно достигает 0.40. У представителей второй подгруппы размер умбо на взрослых стадиях немногим превышает 0.30. Разделение группы на две подгруппы, вероятно, произошло на рубеже ранней и поздней сакмары, когда от вида *U. simense* отделился *U. subsimense* [24], заселивший акватории Верхоянского бассейна [25].

Рассматривая морфогенетические особенности представителей «эволютных форм», нельзя не отметить серьезные различия в онтогенезах формы раковин видов *U. burtiense* и *U. limatulum* (см. рис. 9). Последний вид на всем протяжении онтогенеза, за исключением конечного этапа, обособлен от области распределения основных показателей формы раковины остальных видов. Причем наибольшие отличия *U. limatulum* проявляются на начальных стадиях онтогенеза, что может свидетельствовать об очень раннем филогенетическом обособлении группы *U. limatulum*, которую, вероятно, следует относить к самостоятельному роду. Морфогенез *U. burtiense* вызывает особый интерес, поскольку именно этот относительно долгоживущий вид является исходным для основного филогенетического ствола уралоцерасов артинского века. Изменение относительной ширины оборотов (W/D) у этого вида происходит по общему с группой *U. simense* сценарию – раковины непрерывно и интенсивно сужаются от 0.46 до 0.30. Однако изменение размера умбо (U/D) происходит в обратном направлении. При этом на ранних стадиях онтогенеза раковины *U. burtiense* по своей форме неотличимы от инволютных представителей группы *U. simense*, а на средних стадиях они близки к эволютной подгруппе. Установленные морфогенетические особенности свидетельствуют о том, что предком вида *U. burtiense* был один из инволютных представителей сакмарских уралоцерасов. Наиболее вероятным является вариант отделения вида *U. burtiense* от *U. simense*, сопровождаемое уплощением раковины и приобретением существенно эволютной формы в конечных стадиях онтогенеза. При необычайной морфологической близости внешних оборотов *U. limatulum* и *U. burtiense* эти виды имеют принципиально разные направления онтогенетического развития. Схожесть взрослых раковин *U. burtiense* и

*U. limatulum* является наглядным примером геоморфизма в параллельных ветвях, которые, вероятно, не следует считать близкородственными.

### Заключение

В результате сравнительного анализа основных показателей формы раковин гониатитов *Uraloceras omolonense* выяснены основные тенденции их онтогенеза. В развитии спирали установлена отчетливая цикличность: при размерах от 7 до 15 мм спираль интенсивно растягивается, при 15–30 мм стабилизируется, а в дальнейшем онтогенезе сжимается. Навивание раковины в период стабилизации происходило по спирали, максимально приближенной к логарифмической форме. В отношении внешней формы раковины установлена следующая онтогенетическая последовательность: при очень мелких (до 10 мм) и мелких (10–20 мм) размерах происходит интенсивное уменьшение W/D и U/D; при средних размерах (20–50 мм) уменьшение W/D усиливается, а сужение U/D ослабевает; в начале стадии крупных размеров (50–60 мм) W/D слегка уменьшается, а U/D стабилизируется. По морфогенетическим особенностям вид *U. omolonense* отнесен к подгруппе умеренно инволютных форм группы *U. simense*, доминировавшей среди сакмарских уралоцерасов.

Автор выражает искреннюю благодарность И.С. Барскову и Т.Б. Леоновой за ценную критику и замечания, способствующие подготовке статьи к печати.

Работа выполнена по плану НИР ИГАБМ СО РАН, при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ 16-05-00306 и РФФИ-Восток 15-45-05024.

### Литература

1. Михайлова И.А. Методика онтогенетического изучения аммоноидей // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1982. Вып. 3. С. 107–114.
2. Кутыгин Р.В. Графическое моделирование развития формы раковины аммоноидей // Отечественная геология. 1998. № 6. С. 32–37.
3. Korn D. A key for the description of Palaeozoic ammonoids // Fossil Record. 2010. V. 13, iss. 1. P. 5–12.
4. Korn D., Titus A.L. Goniatites Zone (middle Mississippian) ammonoids of the Antler Foreland Basin (Nevada, Utah) // Bulletin of Geosciences. 2011. V. 86, iss. 1. P. 107–196.
5. Кутыгин Р.В. Методика изучения формы медиальной спирали аммоноидей // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Вып. 2. М.: ПИН РАН, 2009. С. 127–130.
6. Кутыгин Р.В., Ганелин В.Г. Пермские аммоноидеи Колымо-Омолонского региона. Кыринский комплекс // Палеонтологический журнал. 2011. № 3. С. 14–24.
7. Кутыгин Р.В., Ганелин В.Г. Пермские аммоноидеи Колымо-Омолонского региона. Огонёрский комплекс // Палеонтологический журнал. 2013. № 1. С. 3–10.
8. Богословская М.Ф., Бойко М.С. Развитие и распространение раннепермского рода *Uraloceras* (Ammonoidea) // Палеонтологический журнал. 2002. № 6. С. 31–37.
9. Кутыгин Р.В., Будников И.В., Бяков А.С., Горяев С.К., Макошин В.И., Перегудов Л.Г. Новые данные о стратиграфическом взаимоотношении брахиопод рода *Jakutoproductus* и иноцерамподобных двустворок в нижней перми Западного Верхоянья // Отечественная геология. 2010. № 5. С. 97–104.
10. Кутыгин Р.В. О нижней границе артинского яруса пермской системы Верхоянья // Наука и образование. 2016. № 3. С. 7–12.
11. Kutugin R.V., Biakov A.S. Permian Ammonoids of the Okhotsk Region, Northeast Asia // Paleontological Journal. 2015. V. 49, № 12. P. 1275–1281.
12. Руженцев В.Е. Нижнепермские аммониты Южного Урала. I. Аммониты сакмарского яруса. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 188 с.
13. Руженцев В.Е. Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи. Общая часть // Основы палеонтологии. Моллюски–Головоногие, I. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 243–334.
14. Raup D.M. Geometric analysis of shell coiling: Coiling in ammonoids // Journal of Paleontology. 1967. V. 41, № 1. P. 43–65.
15. Barskov I.S., Boiko M.S., Konovalova V.A., Leonova T.B., Nikolaeva S.V. Cephalopods in the Marine Ecosystems of the Paleozoic // Paleontological Journal. 2008. V. 42, № 11. P. 1167–1284.
16. Кутыгин Р.В., Князев В.Г. Особенности онтогенетического развития формы раковин ранних представителей позднеюрского рода *Atoeboceras* (Ammonoidea) // Наука и образование. 2017. № 1. С. 20–28.
17. Кутыгин Р.В. Форма раковин пермских аммоноидей Северо-Востока России // Палеонтологический журнал. 1998. № 1. С. 20–31.
18. Кутыгин Р.В. *Uraloceras subsimense* – новый вид гониатитов из нижней перми Верхоянья // Новости палеонтологии и стратиграфии. Приложение журнала «Геология и геофизика». 2004. Т. 45, вып. 6–7. С. 125–131.
19. Schiappa T.A., Hemmesch N.T., Spinosa C., Nassichuk W.W. Cisuralian Ammonoid genus

*Uraloceras* in North America // *Journal of Paleontology*. 2005. V. 79, № 2. P. 366–377.

20. *Кутыгин Р.В.* О развитии внешней формы раковин сакмарских представителей рода *Uraloceras* // *Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия*. Вып. 4. М.: ПИН РАН, 2015. С. 124–125.

21. *Руженцев В.Е.* Первые аммоноидеи из пермских отложений Верхоянья // *Палеонтологический журнал*. 1961. № 2. С. 50–63.

22. *Андрюанов В.Н.* Пермские и некоторые каменноугольные аммоноидеи Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука, 1985. 180 с.

23. *Кутыгин Р.В.* *Paratumaroceras* – новый род парагастриоцератид (Ammonoidea) из нижней перми Западного Верхоянья // *Палеонтологический журнал*. 2003. № 3. С. 31–35.

24. *Kutygin R.V.* Permian ammonoid associations of the Verkhoyansk Region, Northeast Russia // *Journal of Asian Earth Sciences*. 2006. V. 26, iss. 3–4. P. 243–257.

25. *Кутыгин Р.В.* Биogeографические связи пермских аммоноидных сообществ Верхоянно-Охотского и Колымо-Омолонского регионов // *Наука и образование*. 2015. № 2. С. 46–50.

*Поступила в редакцию 11.11.2016*