

Литература

1. Зинчук Н.Н., Коптиль В.И. Типоморфизм алмазов Сибирской платформы. М.: ООО «Недра-Бизнесцентр», 2003. 603 с.
2. Игнатов П.А., Бушков К.Ю., Штейн Я.И., Толстов А.В., Яныгин Ю.Т. Геологические и минералого-геохимические признаки структур, контролирующих алмазоносные кимберлиты Накынского поля Якутии // Руды и металлы. 2006. № 4. С.59–67.
3. Игнатов П.А., Бушков К.Ю., Толстов А.В., Яныгин Ю.Т. Картирование скрытых сдвиговых кимберлитоконтролирующих структур в Накыском поле // Проблемы прогнозирования и поисков месторождений алмазов на закрытых территориях. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2008. С. 325–331.
4. Игнатов П.А., Новиков К.В., Шмонов А.М., Разумов А.Н., Килижеков О.К. Сравнительный анализ рудовмещающих структур Майского, Мархинского и Озерного кимберлитовых тел Накынского поля Якутии // Геология рудных месторождений. 2015 Т. 57, № 2. С. 125–131.
5. Килижеков О. К., Разумов А.Н., Гречишников Д.Н. Особенности геологического строения и дальнейшие перспективы оценки погребенной россыпи алмазов Нюрбинская // Материалы 1-й научно-практической конференции «Геология, геофизика и минеральное сырье Сибири». Новосибирск: СНИИГГиМС, 2014. С. 53–54.
6. Килижеков О.К., Толстов А.В., Минин В.А., Сыромолотова Н.А., Гречишников Д.Н. Особенности геологического строения и методики разведки россыпи алмазов, связанной с Майским кимберлитовым телом // Материалы XV Международного совещания «Россыпи и месторождения кор выветривания: изучение, освоение, экология», 24–28 августа 2015 г. Пермь: Пермский гос. нац. иссл. университет, 2015. С. 95–96.
7. Лалин А.В., Толстов А.В., Василенко В.Б. Петрогеохимические особенности кимберлитов Средне-Мархинского района в связи с проблемой геохимической неоднородности кимберлитов // Геохимия. 2007. № 12. С. 1292–1304.
8. Сыромолотова Н.А., Толстов А.В., Боланев В.С. Новые данные по морфологии кимберлитовой трубки Ботуобинская // Проблемы прогнозирования, поисков и изучения месторождений полезных ископаемых на пороге XXI века. Воронеж: Воронежский государственный университет, 2003. С. 151–152.
9. Толстов А.В. Главные рудные формации Севера Сибирской платформы. М.: ИМГРЭ, 2006. 212 с.
10. Толстов А.В., Минин В.А., Василенко В.Б., Кузнецова Л.Г., Разумов А.Н. Новое тело высокоалмазоносных кимберлитов в Накыском поле Якутской алмазоносной провинции // Геология и геофизика. 2009. Т. 50, № 3. С. 227–240.
11. Толстов А.В., Килижеков О.К., Неустроев Р.Г. и др. Особенности геологического строения, условий залегания и системы разведки погребенной россыпи Нюрбинская // Материалы XIV Международного совещания по геологии россыпей и кор выветривания (РКВ-2010). Новосибирск: Изд-во ООО «Апельсин», 2010. С. 660–665.
12. Толстов А.В., Граханов О.С. Новые перспективы освоения погребенных россыпей алмазов в Якутии // Материалы Всероссийской научно-практической конференции «Геология и минерально-сырьевые ресурсы в России», 1–3 апреля 2014 г. Якутск: Изд. дом СВФУ, 2014. С. 487–492.

Поступила в редакцию 27.07.2016

УДК 564.53:551.762.3 (571)

Особенности онтогенетического развития формы раковин ранних представителей позднеюрского рода *Ammonoceras* (Ammonoidea)

Р.В. Кутыгин, В.Г. Князев

Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, г. Якутск

*Приведены первые данные об онтогенетических преобразованиях в форме раковины и в медиальной спирали аммонитов рода *Ammonoceras* – *A. alternoides* (Nikitin) и *A. transitorium* Spath. Ранний онтоге-*

КУТЫГИН Руслан Владимирович – к.г.-м.н., зав. лаб., rkutygin@mail.ru; КНЯЗЕВ Валерий Георгиевич – д.г.-м.н., г.н.с.

нез установлен в поперечном сечении экземпляра *A. alternoides* из верхней части зоны *glosense* верхнего оксфорда Русской платформы (разрез Марково) и в результате разворачивания раковины *A. transitorium* из, вероятно, нижней части этой же аммонитовой зоны Севера Сибири (полуостров Нордвик, мыс Урдюк-Хая). Для всех изученных амбощерасов установлено непрерывное сужение раковины (уменьшение W/D), особенно интенсивное в начальной части онтогенеза. В завершающей стадии индивидуального развития аммонитов сужение раковины замедляется, а у отдельных индивидуумов даже сменяется плавным расширением. Начало обособления *A. transitorium* от остальных видов по ширине раковины происходит на средних оборотах за счет более слабого сужения раковины. Начиная с мельчайших размеров раковин *A. transitorium* и *A. alternoides* характеризуются асинхронным изменением размера умбо. В онтогенетическом развитии медиальной спирали у вида *A. alternoides* выделяются две хорошо выраженные фазы, связанные с последовательно сменяющимися процессами интенсивного растяжения и сжатия спирали. Полученный комплекс данных свидетельствует о том, что использование онтогенетического метода при изучении формы раковины имеет хорошие перспективы для уточнения систематики и филогении морфологически сложного и очень изменчивого таксона, каким является род *Amoeboceras*.

Ключевые слова: аммониты, морфогенез, онтогенез, оксфордский ярус, полуостров Нордвик, Север Сибири, Марково, Русская платформа.

Shell Shape Ontogenetic Development Features of Ancient Representatives of Late Jurassic Genus *Amoeboceras* (Ammonoidea)

R.V. Kutugin, V.G. Knyazev

Diamond and Precious Metal Geology Institute SB RAS, Yakutsk

The first data on the ontogenetic change in the shell shape and medial spirals of ammonite genus Amoeboceras – A. alternoides (Nikitin) and A. transitorium Spath are presented. The early ontogenesis is established in the cross-section of the specimen of A. Alternoides from the upper part of Glosense zone (Upper Oxfordian) of the Russian Platform (Markovo section) and as a result of the shell uncoiling specimen of A. Transitorium from probably the bottom part of the ammonite zone of Northern Siberia (Nordvik Peninsula, Urdyuk-Khaya Cape). The continuous shell compression (W/D decreases), especially intensive in the initial ontogeny part in all studied Amoeboceras is revealed. In the final stage of the ammonite individual development the shell compression is slowing, and in some specimen even is replaced by a weak extension. The beginning of separation of A. Transitorium from other species on shells width occurred at medium whorls because of the weaker shell compression. Beginning with the smallest shell size of species A. Transitorium and A. Alternoides are characterized by asynchronous change of umbo size (U/D). The two well-defined ontogenetic development phases of medial spiral of A. alternoides were identified. It is changes one after another the processes of intense expansion and contraction of medial spiral. The complex of data shows that the use of the ontogenetic method for shell shape studying has good prospects for specification of taxonomy and phylogeny of morphologically complicated and very variable taxon, which is the genus Amoeboceras.

Key words: ammonites, morphogenesis, ontogenesis, Oxfordian, Nordvik Peninsula, Northern Siberia, Markovo, Russian Platform.

Введение

Систематике рода *Amoeboceras*, являющегося руководящим таксоном оксфордского и кимериджского ярусов верхней юры, посвящено огромное число публикаций. При этом, рассматривая эволюцию этой сложно разветвленной группы аммонитов, основное внимание обычно уделяется скульптурным преобразованиям [1–3 и др.]. Это не удивительно, поскольку именно скульптура является основным признаком видового разграничения кардиоцератид. В

меньшей степени для систематики рода *Amoeboceras* используется внешняя форма взрослых раковин и совсем отсутствуют какие-либо данные о развитии этого признака в онтогенезе, что можно объяснить чрезвычайной сложностью развертки резко скульптурированных аммонитов с относительно сильно объемлющими оборотами по традиционной методике онтогенетического изучения спирально навивающихся раковин моллюсков [4]. Однако отсутствие качественных поперечных сечений экземпляров рода

Amoeboceras вызывает удивление, поскольку реконструкция онтогенетических преобразований формы раковины является одним из эффективных ключей к познанию морфогенетического развития аммоноидей. Для выяснения особенностей формоизменения раковин рода *Amoeboceras* нами была изучена небольшая коллекция из разреза нижней части верхнего оксфорда с. Марково (напротив г. Бронницы) Московской области, любезно предоставленная А.В. Ступаченко. В этой выборке, насчитывающей 23 экз., на первый взгляд, преобладают представители вида *A. alternoides* (Nikitin), но резкие различия экземпляров в скульптуре и форме раковин наводят на мысль об огромном морфологическом разнообразии марковских амебоцерасов. Без изучения изменчивости признаков в более обширных коллекциях сложно выяснить, связаны ли отдельные морфологические отклонения с разрозненными таксонами, или же это крайние формы одного вида. Все экземпляры сильно пиритизированы, нередко с пустотелыми камерами фрагмокона и разрушенными внутренними оборотами, что изначально делало сомнительным попытки непосредственного разворачивания раковин. Нами было изготовлено несколько поперечных шлифовок, в одной из которых сохранились все внутренние обороты, что позволило изучить формоизменение среднеразмерной раковины моллюска от протоконха до конечной жилой камеры включительно (рис. 1, а–г).

Также мы детально изучили онтогенез северосибирского амебоцераса, первоначально отнесенного к виду *A. alternoides* [5, рис. 3, Б, В, фототаблица, фиг. 3] (рис. 1, д). Проведя непосредственное сравнение с марковскими *A. alternoides*, были выявлены существенные отличия северосибирского экземпляра, обладающего более грубой ребристостью с сильными утолщениями в средней части оборота, менее длинными и более спрямленными первичными ребрами, более широкой и инволютной раковинной камерой [6]. Все перечисленные признаки северосибирского *A. «alternoides»* присущи виду *A. transitorium* Spath, который является одним из доминирующих таксонов в подзоне *ilovaiskii* зоны *glosense* Великобритании [1] и Восточной Гренландии [7].

Несмотря на то, что получены только два полных поперечных сечения раковин, их сравнительный анализ позволяет определить основные черты формоизменения ранних амебоцерасов.

Методика

Методика изучения онтогенетического развития формы раковины и медиальной спирали

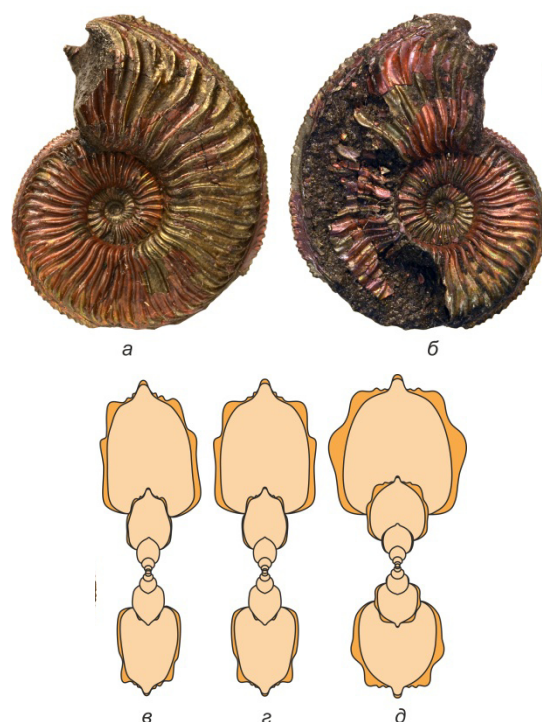


Рис. 1. *A. alternoides* (Nikitin) (а, б), его поперечные сечения (в – истинное, г – идеализированное) и поперечное сечение *A. transitorium* Spath (д): а–г – экз. № 7, Русская платформа, с. Марково, д – экз. № 181/502, Север Сибири, полуостров Нордвик, мыс Урдюк-Хая

нами была рассмотрена ранее [8–11]. Специфическими признаками амебоцерасов, влияющими на изучение формы раковины, являются резко выраженные скульптурные образования – ребра, бугры (утолщения) и киль (рис. 2). Изме-

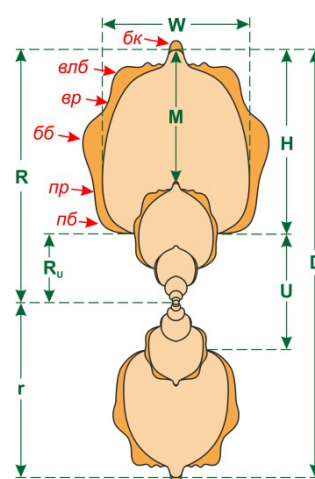


Рис. 2. Основные измерения раковины аммонита *Amoeboceras*: D – диаметр раковины, W – ширина оборота, H – высота оборота, M – внутренняя высота оборота, U – диаметр умбо, R и r – большой и малый радиусы раковины, R_u – радиус умбо; скульптурные образования: bk – бугорки киль, vlb, bb и pb – вентролатеральные, боковые и приумбональные бугры (утолщения), vr и pr – вторичные и первичные ребра

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ФОРМЫ РАКОВИН РАННИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ

рения ширины оборота проводились по межреберным пространствам, а диаметра раковины – между бугорками кия, но с учетом раковинного слоя (таблица). Изучение морфологии отдельных представителей кардиоцератид осложнено наличием кия, из-за которого возникают несколько завышенные значения степени involutности раковины, сравнительно с аналогичными безкилевыми формами. В отношении аммонитов из верхнего оксфорда Подмоскovie (с. Марково) особого внимания заслуживают частые деформации, вследствие которых многие

раковины обладают заметными искривлениями навивания относительно медиальной плоскости. В частности, для построения модели онтогенетического развития формы раковины изученного экземпляра (рис. 1, в) была реконструирована идеализированная модель поперечного сечения раковины (рис. 1, г).

Форма спирали

Наиболее эффективными индикаторами формы медиальной спирали являются отношения M/D и R/r [11], уменьшение значений которых в

Измерения раковин *A. alternoides* (Nikitin) и *A. transitorium* Spath (2 экз.)

Экз.	П/о	Внешняя форма раковины								Форма медиальной спирали					Показатели Д.Раупа			
		D	W	H	U	W/D	H/D	U/D	W/H	M	M/D	R	r	R/r	R _U	D _R	W _R	
<i>A. alternoides</i> , экз. № 7, с. Марково	пк	0.40	0.70	–	–	1.750	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	1	0.61	0.71	0.31	–	1.164	0.340	–	2.290	0.21	0.344	–	–	–	–	–	–	–
	2	0.92	0.76	0.42	0.19	0.826	0.457	0.207	1.810	0.31	0.337	0.55	0.37	1.49	0.13	0.236	2.21	
	–*	1.00	0.80	0.46	0.21	0.796	0.457	0.213	1.740	0.33	0.335	–	–	1.49	0.14	0.236	2.21	
	3	1.37	0.96	0.63	0.32	0.701	0.460	0.234	1.524	0.45	0.328	0.82	0.55	1.49	0.19	0.232	2.22	
	–*	2.00	1.27	0.91	0.47	0.635	0.456	0.235	1.393	0.66	0.328	–	–	1.49	0.28	0.237	2.21	
	4	2.04	1.29	0.93	0.48	0.632	0.456	0.235	1.387	0.67	0.328	1.22	0.82	1.49	0.29	0.238	2.21	
	5	3.03	1.70	1.35	0.75	0.561	0.446	0.248	1.259	0.99	0.327	1.81	1.22	1.48	0.46	0.254	2.20	
	6	4.60	2.20	2.10	1.15	0.478	0.457	0.250	1.048	1.57	0.341	2.79	1.81	1.54	0.69	0.247	2.38	
	–*	5.00	2.32	2.29	1.25	0.465	0.457	0.250	1.017	1.73	0.345	–	–	1.55	0.75	0.247	2.39	
	7	7.18	3.00	3.30	1.78	0.418	0.460	0.248	0.909	2.58	0.359	4.39	2.79	1.57	1.09	0.248	2.48	
	–*	10.00	3.82	4.53	2.55	0.382	0.453	0.255	0.843	3.63	0.363	–	–	1.57	1.58	0.258	2.48	
8	11.30	4.20	5.10	2.90	0.372	0.451	0.257	0.824	4.12	0.365	6.91	4.39	1.57	1.81	0.262	2.48		
9	17.57	5.60	7.80	4.67	0.319	0.444	0.266	0.718	6.27	0.357	10.66	6.91	1.54	2.86	0.268	2.38		
–*	20.00	6.21	8.70	5.49	0.310	0.435	0.274	0.714	7.04	0.352	–	–	1.53	3.40	0.278	2.35		
10	26.76	7.90	11.20	7.76	0.295	0.419	0.290	0.705	9.19	0.343	16.10	10.66	1.51	4.90	0.304	2.28		
11	40.00	11.50	16.80	12.00	0.288	0.420	0.300	0.685	13.24	0.331	23.90	16.10	1.48	7.10	0.297	2.20		
<i>A. transitorium</i> , экз. № 181/502, мыс Урдюк-Хая	пк	0.40	0.60	–	–	1.500	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
	1	0.60	0.66	0.31	–	1.100	0.517	–	2.129	0.20	0.333	–	–	–	–	–	–	
	2	0.89	0.73	0.41	0.17	0.820	0.461	0.191	1.780	0.29	0.326	0.52	0.37	1.42	0.11	0.215	2.01	
	–*	1.00	0.77	0.46	0.21	0.775	0.457	0.207	1.694	0.32	0.324	–	–	1.44	0.13	0.224	2.08	
	3	1.31	0.90	0.59	0.31	0.687	0.450	0.237	1.525	0.42	0.321	0.79	0.52	1.51	0.20	0.251	2.28	
	4	1.94	1.23	0.86	0.49	0.634	0.443	0.253	1.430	0.63	0.325	1.15	0.79	1.46	0.29	0.253	2.14	
	–*	2.00	1.26	0.88	0.51	0.629	0.442	0.254	1.423	0.65	0.324	–	–	1.46	0.30	0.255	2.14	
	5	2.86	1.67	1.24	0.76	0.584	0.434	0.266	1.347	0.92	0.322	1.71	1.15	1.48	0.47	0.274	2.20	
	6	4.25	2.17	1.80	1.21	0.511	0.424	0.285	1.206	1.39	0.327	2.54	1.71	1.49	0.74	0.292	2.22	
	–*	5.00	2.42	2.11	1.44	0.483	0.422	0.288	1.144	1.62	0.325	–	–	1.48	0.87	0.292	2.19	
	7	6.27	2.83	2.64	1.83	0.451	0.421	0.292	1.071	2.02	0.322	3.73	2.54	1.47	1.09	0.292	2.15	
	8	9.17	3.82	3.86	2.67	0.416	0.421	0.291	0.989	2.90	0.316	5.44	3.73	1.46	1.58	0.291	2.13	
–*	10.00	4.10	4.22	2.90	0.410	0.422	0.290	0.972	3.15	0.315	–	–	1.46	1.71	0.289	2.12		
9	13.30	5.21	5.64	3.80	0.391	0.424	0.286	0.923	4.13	0.311	7.86	5.44	1.44	2.22	0.282	2.09		
10	19.30	7.16	8.20	5.46	0.371	0.425	0.283	0.873	6.00	0.311	11.44	7.86	1.46	3.24	0.283	2.12		
–*	20.00	7.38	8.51	5.65	0.369	0.425	0.283	0.868	6.23	0.311	–	–	1.46	3.35	0.283	2.12		
11	28.20	9.97	12.10	7.90	0.354	0.429	0.280	0.824	8.90	0.316	16.76	11.44	1.46	4.66	0.278	2.15		
12	41.00	14.00	17.60	11.30	0.341	0.429	0.276	0.795	12.80	0.312	24.24	16.76	1.45	6.64	0.274	2.09		

* Интерполяция; п/о – полуоборот; показатели Д. Раупа: D_R= R_U/R, W_R=(R/r)².

онтогенезе свидетельствует о сжатии спирали, а увеличение – о растяжении. У двух изученных экземпляров наблюдаются существенные отличия в форме спирали, характеризующие различной скоростью навивания оборотов, в результате чего представитель *A. alternoides* достиг диаметра раковины 41 мм на полуоборота раньше, нежели *A. transitorium* (рис. 3). Имеются различия и в тенденциях изменения формы спирали: у первого вида при D от 3 до 10 мм наблюдается интенсивное растяжение спирали, сменяемое столь же интенсивным сжатием, а у второго на всем протяжении онтогенеза происходит слабое сжатие спирали (рис. 4). Однако у нас нет полной уверенности правильного расчета формы спирали *A. transitorium*, поскольку измерения проводились не в шлифовке, а в процессе разворачивания раковины по поперечным срезам оборотов. Для выяснения таксономиче-

ского и морфогенетического значения различий в навивании раковин изученных экземпляров необходимо привлечение более обширного материала, позволяющего изготовить серии поперечных сечений.

Форма раковины

Для выяснения особенностей внешней формы раковины, кроме двух обозначенных выше экземпляров, были измерены другие оригиналы из коллекций М.С. Мезежникова [2], В.Г. Князева [5, 12] и А.В. Ступаченко. В качестве дополнительных данных также использованы измерения, выполненные по фотоизображениям аммонитов [1, 13]. Наиболее важные черты онтогенетического развития формы раковины выявляются при прослеживании изменений диаметра умбо (U) и ширины оборота (W) в процессе увеличения диаметра раковины (D). Анализируя об-

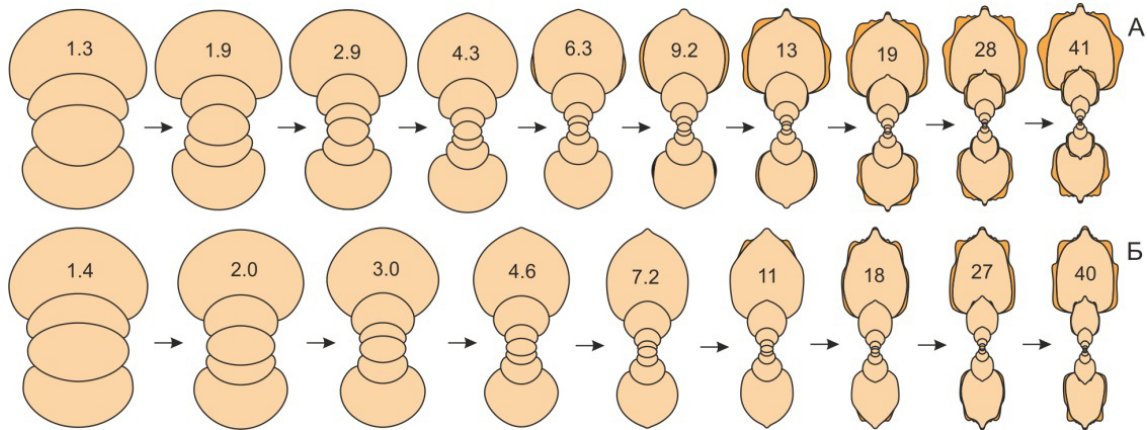


Рис. 3. Онтогенетическое изменение формы раковины *A. transitorium* Spath (А) и *A. alternoides* (Nikitin) (Б) в поперечных сечениях через полуоборот. Числа указывают диаметры раковин в мм

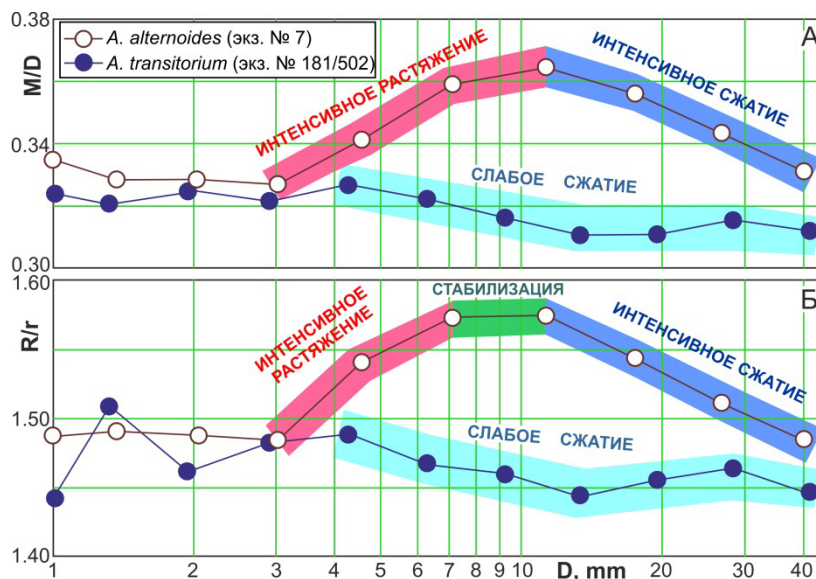


Рис. 4. Изменение основных параметров медиальной спирали *Amoebocheras* (M/D и R/r) в онтогенезе

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ФОРМЫ РАКОВИН РАННИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ

щие тенденции формоизменения ранних представителей рода *Amoeboceras*, можно заметить в целом депрессивный характер онтогенетического развития формы раковины, обусловленный уменьшением относительной ширины раковины (W/D) и увеличением размера умбо (U/D).

Из приведенных диаграмм (рис. 5) заметна присущая для всех изученных таксонов стойкая тенденция интенсивного сжатия раковины в начальных стадиях онтогенеза, однако на средних оборотах (при D более 10 мм) происходит обособление *A. transitorium* от обширной группы амебоцерасов за счет ослабления и даже прекращения сжатия раковины. Таким образом, на последних оборотах невооруженным взглядом заметен один из основных диагностируемых признаков вида *A. transitorium* – существенно более широкие, по сравнению с другими ранними амебоцерасами, раковины. Этот вид обычно характеризуется высокой степенью инволютивности, обусловленной относительно уз-

ким умбо, что характерно для «инволютной» группы *A. glosense*, от которой *A. alternoides* отличается большими размерами умбо и менее высокими оборотами. Однако изучение ранних стадий онтогенеза показало, что при D от 4 до 10 мм вид *A. transitorium*, напротив, характеризуется существенно более эволютной (по сравнению с *A. alternoides*) формой и только после D 30 мм он начинает приобретать черты «инволютной» группы.

Построенная модель развития формы раковин *A. transitorium* (рис. 6) позволила установить непрерывное падение интенсивности формоизменения и выделить в конечном онтогенезе внутривидовые морфологические группы. Наиболее интенсивные изменения происходят на внутренних оборотах до D=6–7 мм. На этой стадии раковина очень быстро сужается, а умбо плавно расширяется, при этом поперечное сечение из широкоовального становится «сердцевидным», а сама раковина из тумари-

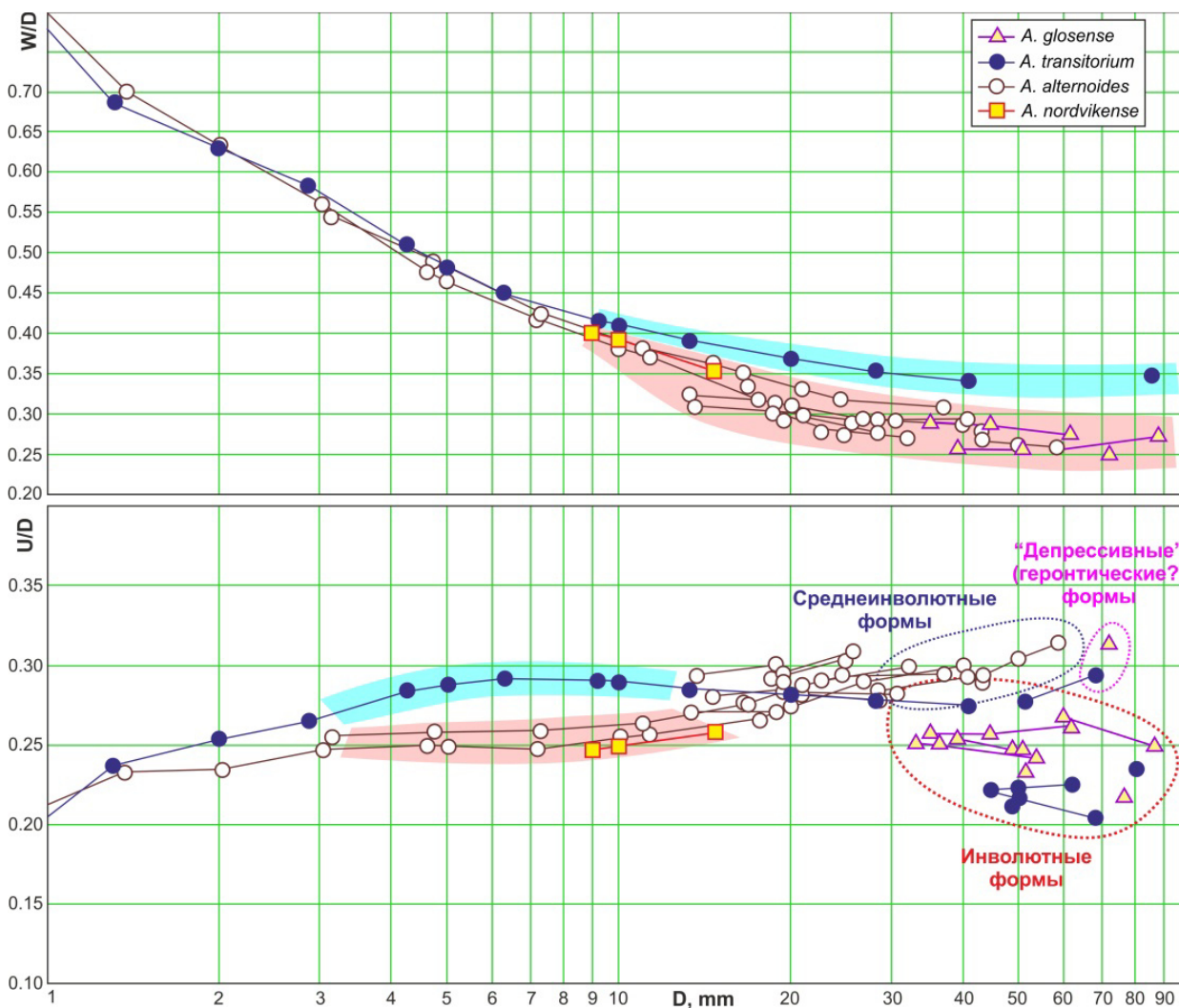


Рис. 5. Изменение основных параметров формы раковин (W/D, U/D) ранних представителей *Amoeboceras* в онтогенезе

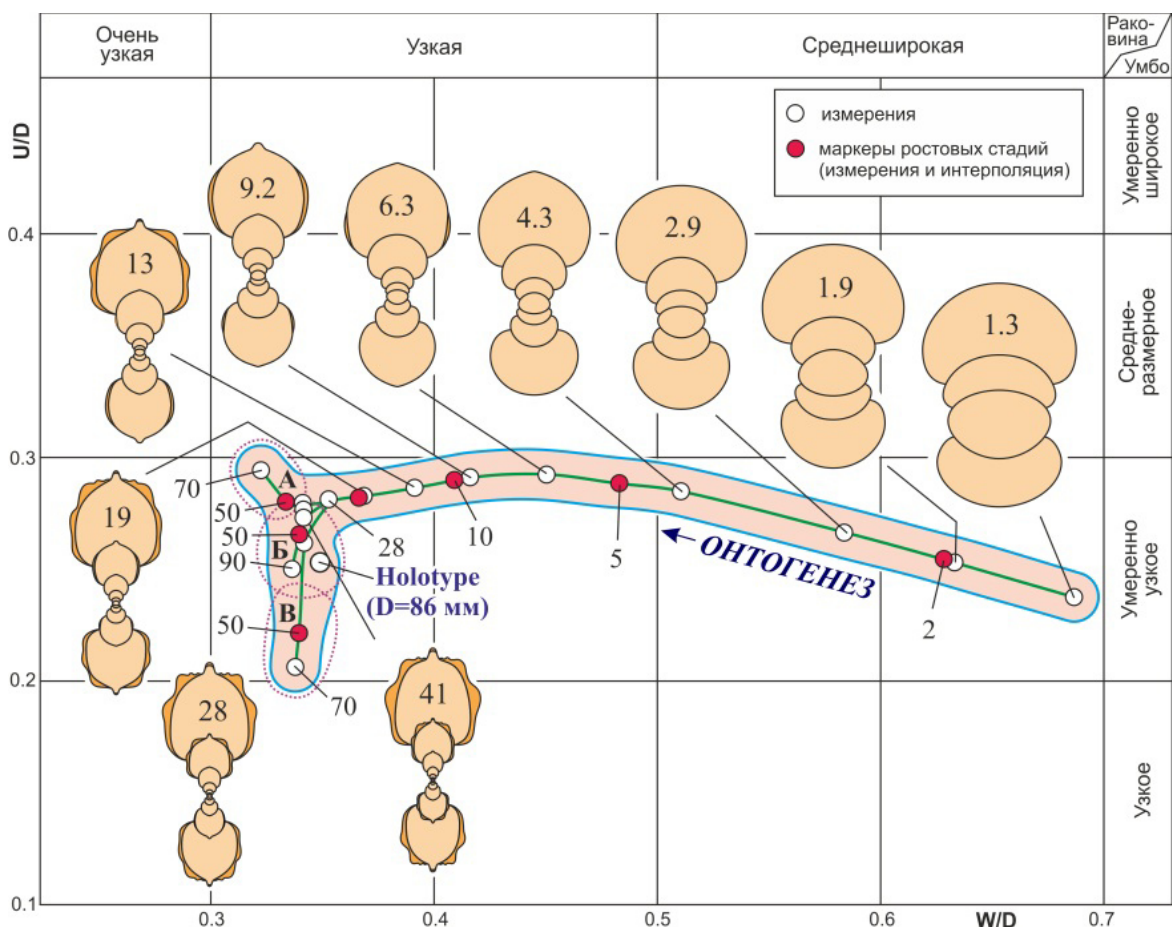


Рис. 6. Модель развития формы раковин *A. transitorium* Spath. Морфологические группы: А – «депрессивная» (геронтическая), Б – умеренно инволютная (типичная), В – сильно инволютная; числа на поперечных сечениях раковин и возле точек измерений на диаграмме указывают диаметры раковин в мм

ковой (по классификации [9]) превращается в субдискоконную. Судя по всему, этот тип формы раковины является наиболее распространенным у большинства ранних амебоцеров. В дальнейшем онтогенезе раковина продолжает сужаться, но это происходит не столь интенсивно, как в начальной фазе. Размер умбо медленно уменьшается, а раковина становится более инволютной. При этом умбональные стенки уплощаются, а умбональный край становится более отчетливым. При средних размерах представители вида распадаются на две морфологические группы – умеренно инволютную (с размером умбо 0.23–0.28) и сильно инволютную (0.20–0.22).

Первая группа, обозначенная Р. Сайксом и Дж. Кэлломоном [1] как «typical variant», включает в себя крупный голотип [13, pl. 1, fig. 8], большинство экземпляров западно-европейских коллекций, а также рассмотренную в настоящей статье юрдуок-хаинскую раковину. Вторая группа («involute variant» по Р. Сайксу и Дж. Кэллому) охарактеризована крупным экзем-

пляром [1, pl. 114, fig. 2], который внешне очень похож на наиболее груборебристые раковины вида *A. ilovaikii* (Sokolov). От перечисленных двух групп вида *A. transitorium* обособливается своеобразная раковина [1, pl. 114, fig. 4] с «депрессивными» признаками жилой камеры, характеризующимися сжатием (сокращением) спирали навивания оборотов и аномально быстрым (эксцентричным) расширением, что, вероятно, является признаком геронтической стадии.

Зависимость относительного радиуса умбо от скорости навивания оборотов (методика Д. Раупа)

В морфометрических исследованиях аммоидей конца прошлого века наиболее широкое распространение приобрела методика, разработанная Д. Раупом [14], согласно которой важным показателем формы навивания раковин аммоидей является параметр W (the whorl expansion rate), равный квадрату отношения большого и малого радиусов раковины, что по

нашей индексации является $(R/r)^2$. Дословный перевод этого показателя как «скорость расширения оборотов», используемый в отечественных публикациях, является неверным, т. к. расширение оборота характеризуется увеличением его ширины, но никак не радиуса раковины. Отношения большого и малого радиусов раковины являются показателями роста медиальной высоты оборота, который, в свою очередь, отражает рост самой раковины. Поэтому «the whorl expansion rate» нами обозначается как скорость навивания оборотов.

Вторым важным показателем Д. Рауп рассматривал параметр D – «относительное расстояние между производящей кривой и осью навивания» («the relative distance between the generating curve and the axis of coiling») [14]. Фактически – это отношение радиуса умбо к радиусу раковины и в настоящей работе обозначается как относительный радиус умбо. Предложенные Д. Раупом буквенные обозначения вышерассмотренных показателей (W и D), на наш взгляд, являются неудачными, поскольку в англоязычной палеонтологической литературе так обозначаются ширина оборота и диаметр раковины, а одинаковые индексы для разных морфологических характеристик являются неприемлемыми [15]. Вместо обозначения W (скорость навивания оборотов) нами используется W_R , а вместо D (относительный радиус умбо) – D_R . Принято считать, что кривая $W=1/D$ (в используемом нами обозначении $W_R=1/D_R$) на диаграмме (рис. 6) представляет собой линию, ограничивающую во внешней части координатной четверти поле раковин с несоприкасающимися оборотами (криоконовоподобные раковины). Однако это не так, поскольку соприкосновение последующего оборота с предыдущим не связано с относительным радиусом умбо. Можно легко представить возможную модель криоконовоподобной раковины с $W_R > 1/D_R$ и, напротив, – нормально навивающуюся с $W_R < 1/D_R$. Хотя раковины с несоприкасающимися оборотами на диаграмме и будут концентрироваться рядом с гиперболой $W_R=1/D_R$, эта линия, в строгом смысле, не разграничивает группы аммоноидей с нормальным и несоприкасающимся навиванием оборотов. Построение диаграмм зависимости относительного радиуса умбо от скорости навивания оборотов получило широкое применение в отечественных исследованиях, поскольку обладает одним важным достоинством – возможностью проведения измерений по фотоизображениям раковин.

Рассматривая зависимость W_R и D_R в онтогенезе изученных аммоцерасов (рис. 7, А), следует отметить, что диаграмма *A. alternoides* харак-

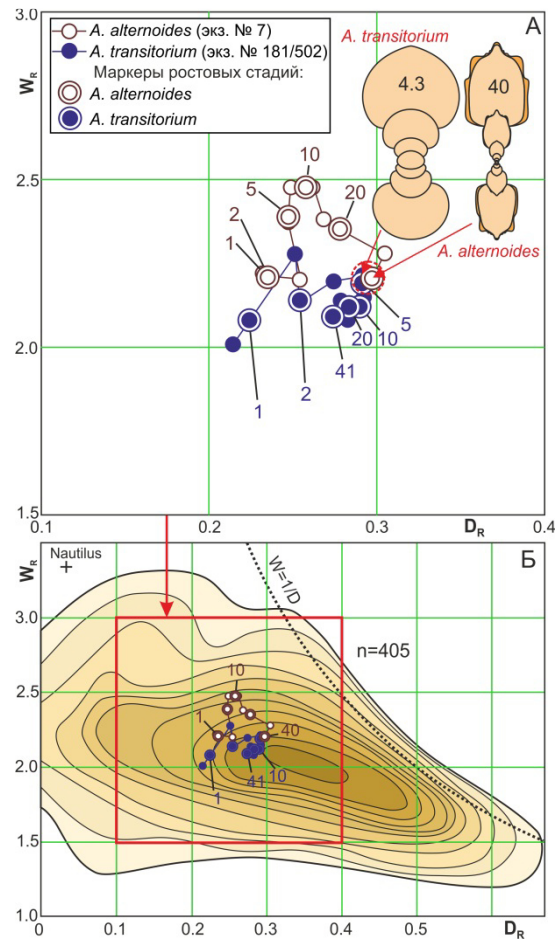


Рис. 7. Зависимость относительного радиуса умбо от скорости навивания оборотов у *A. alternoides* (Nikitin) и *A. transitorium* Spath (А) в онтогенезе и ее положение на диаграмме распределения 405 родов аммоноидей [14] (Б)

теризуется отчетливой цикличностью: первоначально увеличиваются скорость навивания оборотов и относительный радиус умбо, затем первый показатель падает с продолжающимся увеличением второго. Распределение показателей *A. transitorium* концентрируется в области с меньшими скоростями навивания оборотов. Приведенные данные фактически дублируют рассмотренные выше результаты по онтогенетическим изменениям формы медиальной спирали и размера умбо. В свете классического обобщения обсуждаемой зависимости для 405 родов аммоноидей, сделанного Д. Раупом [14], заметно, что характеристики обоих видов в онтогенезе имели отчетливую направленность к центру распределения (рис. 7, Б). Интересно, что взрослый экземпляр *A. alternoides* по значениям W_R и D_R практически идентичен ювенильной раковине *A. transitorium* (см. поперечные сечения раковин на рис. 7, А). Это наглядно свидетельствует о необходимости корреляции

рассмотренной зависимости двух показателей со значениями поперечного сечения оборотов (H/W , что D Раупом обозначалось как показатель S).

Заключение

Рассматривая основные черты формоизменения раковин ранних амбозерасов, можно отметить некоторые общие закономерности онтогенетических преобразований в форме раковины и медиальной спирали рода. Установлено непрерывное сужение раковины (уменьшение W/D), особенно интенсивное в начальной части онтогенеза (при D до 10 мм). В завершающей стадии индивидуального развития сужение раковины замедляется, а у отдельных индивидуумов даже сменяется плавным расширением. По ширине раковины вид *A. transitorium* начинает отделяться от остальных ранних представителей рода при $D=10-15$ мм за счет более слабого сужения раковины. Начиная с мельчайших размеров (с $D \sim 3$ мм) раковины *A. transitorium* и *A. alternoides* характеризуются асинхронным изменением размера умбо (U/D), который у первого вначале увеличивается, достигая максимальных значений при $D=6-9$ мм, а затем уменьшается, а у второго – вначале (до $D=10$ мм) остается стабильным, а в дальнейшем неизменно увеличивается. Интересными оказались данные об онтогенетическом развитии медиальной спирали *A. alternoides*, которая после интенсивного растяжения, происходившего при D от 3 до 8–9 мм, стала испытывать интенсивное сжатие, продолжавшееся до конца жизни моллюска. Полученные данные свидетельствуют о том, что использование онтогенетического метода при изучении формы раковины имеет хорошие перспективы для уточнения систематики и филогении морфологически сложного и очень изменчивого рода, каким является *Amoeboceras*.

Работа выполнена по плану НИР ИГАБМ СО РАН в рамках Программы Президиума РАН № 3, проекта № 0381-2015-0017 при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ-Восток 15-45-05024.

Литература

1. Sykes R.M., Callomon J.H. The *Amoeboceras* zonation of the Boreal Upper Oxfordian // *Palaeontology*. 1979. V. 22, pt. 4. P. 839–903.
2. Месежников М.С., Азбель А.Я., Калачева Е.Д., Ротките Л.М. Средний и верхний оксфорд Русской платформы. Л.: Наука, 1989. 183 с.
3. Вержбовский А., Рогов М.А. Биостратиграфия и аммониты среднего оксфорда–нижней части кимериджа Средней Сибири // *Геология и геофизика*. 2013. Т. 54, № 9. С. 1381–1403.
4. Князев В.Г. Аммониты и зональная стратиграфия нижнего оксфорда Севера Сибири. М.: Наука, 1975. 140 с.
5. Никитенко Б.Л., Князев В.Г., Пещевицкая Е.Б., Глинских Л.А., Кутыгин Р.В., Алифиоров А.С. Высокорастворяющая стратиграфия верхней юры побережья моря Лаптевых // *Геология и геофизика*. 2015. Т. 56, № 4. С. 845–872.
6. Кутыгин Р.В., Князев В.Г. Об онтогенезе позднеоксфордского вида аммонитов *Amoeboceras transitorium* Spath, 1935 // *Золотой век российской малакологии: Сборник трудов Всероссийской научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения профессора В.Н. Шиманского*. М.; Саратов: ПИН РАН им. А.А. Борисяка, СГТУ им. Ю.А. Гагарина, ООО «Кузница рекламы», 2016. С. 153–158.
7. Callomon J.H., Birkelund T. The Jurassic transgression and the mid-late Jurassic succession in Milne Land, central East Greenland // *Geological Magazine*. 1980. V. 117, № 3. P. 211–226.
8. Кутыгин Р.В. Графическое моделирование развития формы раковины аммоноидей // *Отечественная геология*. 1998. № 6. С. 32–37.
9. Кутыгин Р.В. Форма раковин пермских аммоноидей Северо-Востока России // *Палеонтологический журнал*. 1998. № 1. С. 20–31.
10. Кутыгин Р.В., Князев В.Г. Онтогенез дактилоцерасов (Ammonoidea) Северо-Востока России // *Палеонтологический журнал*. 2000. № 3. С. 36–44.
11. Кутыгин Р.В. Методика изучения формы медиальной спирали аммоноидей // *Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия*. Выпуск 2. М.: ПИН РАН, 2009. С. 127–130.
12. Никитенко Б.Л., Князев В.Г., Лебедева Н.К., Пещевицкая Е.Б., Кутыгин Р.В. Проблемы стратиграфии оксфорда и кимериджа на севере Средней Сибири (разрез полуострова Нордвик) // *Геология и геофизика*. 2011. Т. 52, № 9. С. 1222–1241.
13. Spath L.P. The Upper Jurassic invertebrate faunas of Cape Leslie, Milne Land. I. Oxfordian and Lower Kimmeridgian. København: C.A. Reitzels Forlag, 1935. 109 p.
14. Raup D.M. Geometric analysis of shell coiling: Coiling in ammonoids // *Journal of Paleontology*. 1967. V. 41, № 1. P. 43–65.
15. Кутыгин Р.В., Ганелин В.Г. Пермские аммоноидеи Колымо-Омолонского региона. Кыринский комплекс // *Палеонтологический журнал*. 2011. № 3. С. 14–24.

Поступила в редакцию 02.12.2016