

Особенности внешней формы протоконхов и аммонителл пермских гониатитов Северо-Востока Азии

Р.В.КУТЫГИН

Относительно особенностей развития аммоноидей на ранних этапах онтогенеза существует множество точек зрения [1, 6, 8, 12 и др.]. Даже в определении части раковины, которую следует рассматривать как эмбриональную, у исследователей нет полного единогласия. Наиболее распространено мнение о том, что эмбриональная раковина аммоноидей при жизни состояла из трех камер: двух газовых (протоконх и начальный фрагмокон) и жилой [11]. При этом не ясно, какую часть начального фрагмокона считать эмбриональной и каков конечный предел жилой камеры в эмбриональном состоянии. Так как обычно мы имеем дело с окаменелой раковиной, представляющей постэмбриональный период развития аммонита, то первый вопрос не столь принципиален, поскольку весь оборот раковины, служивший телу моллюска в эмбриональном состоянии жилой камерой, замещен фрагмоконом, образовавшимся в условиях свободного плавания. В окаменелом виде эмбриональная часть раковины представлена протоконхом и первым оборотом фрагмокона до первичного валика [5] или, включая первичный валик, до первичного пережима [2, 11]. Принимая вторую точку зрения, вслед за В.В.Друщицем и Н.Хиами [5], раковину, завершаемую в устье первичным валиком, мы рассматриваем как аммонителлу, отражающую начальный период постэмбрионального развития аммоноидей.

Внутреннее строение и внешняя форма раковин, представляющих собой эмбриональный и начальный постэмбриональный периоды развития у некоторых пермских гониатитов, подробно рассматривались отечественными и зарубежными исследователями [2, 12, 14]. Однако данные о самых первых оборотах раковин пермских аммоноидей Северо-Востока Азии никем ранее не приводились, что можно объяснить чрезвычайной редкостью находок и плохой сохранностью образцов. Автором настоящей статьи было сделано более 20 продольных сечений раковин, но лишь в 11 из них обнаружены четко выраженные протоконх и аммонителла. У остальных экземпляров внутренние обороты или очень сильно деформированы, или разрушены перекристаллизованным кальцитом, кварцем и обломочной породой. Из лучших продольных срезов раковин были изготовлены 9 прозрачных шлифов (рис. 1), в которых удалось определить размеры протоконхов и аммонителл.

Порода, вмещающая основные внутренние раковинные элементы, у всех экземпляров была непрозрачной, поэтому шлифы северо-восточных гониатитов были сделаны весьма тонкими. Хотя в нескольких шлифах и получены обрывочные данные о внутреннем строении раковин, в целом для проведения таких детальных исследований как изучение внутреннего строения раковин, эти образцы оказались не пригодны.

Фотографирование шлифов и измерения в продольных сечениях проводились под микроскопом МИН-8 с исполь-

зованием цифровой фотонасадки Leica DC150. Для изучения внешней формы протоконхов и аммонителл были использованы 19 поперечных пришлифовок раковин. Раковины, изучавшиеся ранее, измерялись под микроскопом МБС-1 с помощью сетки окуляра. Появление бинокулярного микроскопа Leica MZ-6, оснащенного цифровой фотонасадкой Leica DC150, позволило получать качественные цифровые изображения и все измерения проводить с более высокой точностью в графическом редакторе на компьютере.

Коллекции рассмотренных в статье раковин гониатитов хранятся в Геологическом музее ИГАБМ СО РАН под номерами 55, 173 и 175. Коллекция шлифов хранится там же под номером 174.

Протоконх — обособленная первая камера эмбриональной раковины, отделенная просептой от фрагмокона. Исследователи, характеризуя протоконхи, обычно используют три основных типа форм, для которых В.В.Друщиц и Н.Хиами [5] предложили градацию по разности ширины протоконха (Ш) и его диаметра (Д): *шаровидный* Ш Д 0,100 мм; *валиковидный* Ш Д 0,101—0,200 мм; *веретенновидный* Ш Д 0,201 мм. С данной классификацией трудно согласиться, так как разность ширины и диаметра не может точно отражать пропорциональные соотношения этих параметров. Например, для очень мелкого протоконха разность Ш Д 0,10 мм является значительной, и камера по своей внешней форме будет выглядеть идентичной крупному валиковидному протоконху с большими значениями Ш–Д.

На наш взгляд, более показательно процентное отношение ширины протоконха к диаметру, исходя из значений которого, предлагается следующая классификация формы протоконхов: *шаровидный* — $\frac{Ш_{пк}}{Д_{пк}}$ 125; *валиковидный* — $\frac{Ш_{пк}}{Д_{пк}}$ 125—150; *веретенновидный* — $\frac{Ш_{пк}}{Д_{пк}}$ 150.

Ю.Д.Захаров [7] предложил протоконхи делить на четыре группы по размерам в диаметре: *мелкие* 0,450 мм; *средние* 0,450—0,600 мм; *крупные* 0,601—0,750 мм; *весьма крупные* 0,751 мм. В.В.Друщиц и Л.А.Догужаева [4] детализировали первую группу, выделив *очень мелкие* менее 0,300 мм и *мелкие* 0,301—0,450 мм.

Классификация Ю.Д.Захарова, дополненная В.В. Друщицем и Л.А.Догужаевой, логична, но несовершенна при компьютерной обработке данных, потому что при такой градации имеются разрывы в цифровых значениях. Например, если при компьютерном переводе в миллиметры измерений, полученных с помощью шкалы окуляра микроскопа, окажется значение 0,3005 мм, то компьютер для этого числа не сможет определить тип размера протоконха, так как оно не попадает ни в один из размерных интервалов указанных групп. Предлагается следующая адаптация под машинную обработку классификации размеров прото-

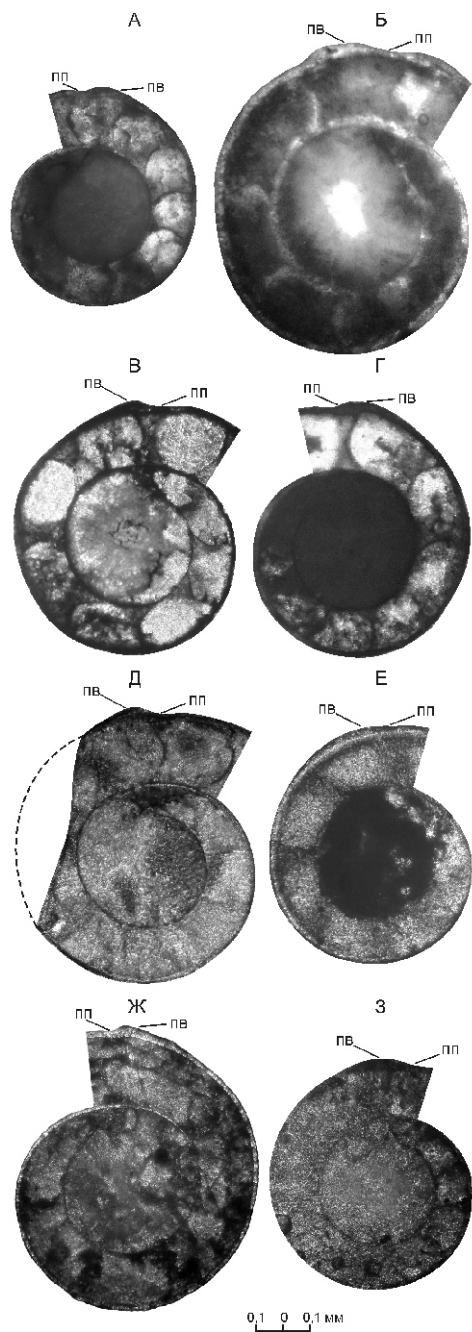


Рис. 1. Продольные сечения аммонителлы:

А — *Biarmiceras tumarensense* (Ruzhencev); Б — *Pseudosverdrupites budnikovi* Kutugin; В, Г, Е, З — *Tumaroceras yakutorum* Ruzhencev; Д, Ж — *Bulunites mezhvilki* Andrianov в шлифах, ув. 50; А — экз. 174/27-2, Западное Верхоянье, р.Дьеленджа, правый борт, 1150 м выше устья руч.Сорококоыт, нижняя часть орольской свиты, кунгурский ярус, сборы Р.В.Кутыгина, обр. 2, 1992 г.; Б — экз. 174/30, Западное Верхоянье, верховья р.Барайы, низы верхнемугочанской подсвиты, казанский ярус, сборы В.Н.Андрианова, Л.Г.Тютюнникова и др., обр.504/117в, 1972 г.; В — экз. 174/31, Западное Верхоянье, бассейн р.Дулгалах, р.Орол, левый борт, 2 км от устья, нижняя часть орольской свиты, кунгурский ярус, сборы В.Н.Андрианова, Л.Г.Тютюнникова и др., обр. 1/53, 1967 г.; Г — экз. 174/28, Западное Верхоянье, р.Дьеленджа выше устья руч.Сорококоыт, нижняя часть орольской свиты, кунгурский ярус, сборы В.Н.Андрианова, обр. 16, 1965 г.; Д — экз. 174/12-1, Северное Верхоянье, низовье р.Лена выше устья р.Кубалах, нижняя часть туорасисской свиты, ассельский ярус или нижнесакмарский подъярус, сборы В.Н.Андрианова, обр. 1/11, 1964—1965 гг.; Е — экз. 174/29, местонахождение то же, что экз. 174/28; Ж — экз. 174/12, местонахождение то же, что экз. 174/27-2; З — экз. 174/27-1, местонахождение то же, что экз. 174/27-2; пп — первичный пережим, пв — первичный валик

конха: **очень мелкие** 0,30 мм в диаметре; **мелкие** 0,30 мм 0,45 мм; **средние** 0,45 мм 0,60 мм; **крупные** 0,60 мм 0,75 мм; **весьма крупные** 0,75 мм.

До сих пор никому не удалось развернуть хотя бы одну раковину пермских аммоноидей Северо-Востока России полностью до протоконха. Поэтому для определения размеров и формы протоконха использовались только данные измерений продольных (табл. 1) и поперечных (табл. 2) сечений раковин. Необходимо отметить, что в поперечном сечении раковины истинный диаметр можно определить только в том случае, если по стечению обстоятельств экземпляр был разрезан через первые септы фрагмокона. В основном же, получаемый размер протоконха будет несколько ниже истинного, варьируя в интервале между большим и внутренним диаметрами ($D_{пк}^1$ и $D_{пк}^3$). Для наиболее точного определения размеров протоконхов использовались продольные

1. Измерения аммонителл и протоконхов пермских гониатитов в продольных сечениях

Вид	Экземпляр	$D_{пк}^1$, мм	$D_{пк}^2$, мм	$D_{пк}^3$, мм	$D_{ам}$, мм	α , град.	$D_{ам}/D_{пк}^1$, %
<i>Bulunites mezhvilki</i> Andrianov	174/12	0,56	0,50	0,46	1,04	375	185,7
<i>Bulunites mezhvilki</i> Andrianov	174/12-1	0,53	0,4	0,43	1,02	368	192,5
<i>Tumaroceras yakutorum</i> Ruzhencev	174/27-1	0,50	0,44	0,41	0,86	354	172,0
<i>Tumaroceras yakutorum</i> Ruzhencev	174/28	0,53	0,48	0,44	0,95	350	179,2
<i>Tumaroceras yakutorum</i> Ruzhencev	174/29	0,51	0,44	0,41	0,87	358	170,6
<i>Tumaroceras yakutorum</i> Ruzhencev	174/31	0,53	0,48	0,45	0,93	356	171,1
<i>Pseudosverdrupites budnikovi</i> Kutugin	174/30	0,69	0,54	0,65	1,18	354	171,0
<i>Biarmiceras tumarensense</i> (Ruzhencev)	174/27-2	0,42	0,39	0,36	0,82	349	195,2

Примечания. Диаметр протоконха: $D_{пк}^1$ — большой, $D_{пк}^2$ — малый, $D_{пк}^3$ — внутренний; $D_{ам}$ — диаметр аммонителлы; α — угол первичного пережима.

2. Измерения протококнов в поперечных сечениях раковин

Вид	Экземпляр	$D_{пк}$, мм	$Ш_{пк}$, мм	$Ш_{пк}/D_{пк}$, %
<i>Bulunites mezhvilki</i> Andrianov	55/185	0,5	0,73	146,0
<i>Bulunites mezhvilki</i> Andrianov	Расчетный	0,56	0,81	144,6
<i>Somoholites andrianovi</i> Kutugin	55/534a	0,48	0,57	118,8
<i>Neoshumardites angustilobus</i> Andrianov	55/731	0,48	0,63	131,3
<i>Uraloceras subsimense</i> Kutugin	55/610	0,75	0,93	124,0
<i>Tumaroceras yakutorum</i> Ruzhencev	175/2-2	0,47	0,64	136,2
<i>Tumaroceras yakutorum</i> Ruzhencev	55/277	0,51	0,684	134,1
<i>Tumaroceras yakutorum</i> Ruzhencev	Расчетный	0,51	0,68	133,3
<i>Tumaroceras volkodavi</i> Andrianov	55/192	0,5	0,63	126,0
<i>Tumaroceras kashirzevi</i> Andrianov	55/273	0,5	0,63	126,0
<i>Tumaroceras</i> sp. nov.	55/272a	0,48	0,7	145,8
<i>Epijuresanites musalitini</i> Popov	55/709	0,51	0,75	147,1
<i>Pseudosverdrupites budnikovi</i> Kutugin	16/173	0,53	0,7	132,1
<i>Pseudosverdrupites budnikovi</i> Kutugin	4/173	0,6	0,76	126,7
<i>Pseudosverdrupites budnikovi</i> Kutugin	Расчетный	0,69	0,85	123,2
<i>Sverdrupites baraiensis</i> Kutugin	23/173	0,59	0,7	118,6
<i>Sverdrupites harkeri</i> (Ruzhencev)	7/173	0,5	0,63	126,0
<i>Tabantalites etchiensis</i> Andrianov	55/730	0,33	0,53	160,6
<i>Biarmiceras tumarensense</i> (Ruzhencev)	55/715	0,315	0,5	158,7
<i>Biarmiceras tumarensense</i> (Ruzhencev)	175/1-2	0,33	0,52	157,6
<i>Biarmiceras tumarensense</i> (Ruzhencev)	55/275	0,35	0,52	148,6
<i>Biarmiceras tumarensense</i> (Ruzhencev)	Расчетный	0,42	0,62	147,6
<i>Biarmiceras subtumarensense</i> (Andrianov)	18/173	0,42	0,7	166,7

Примечание. Расчетные — средние значения, полученные после увязки измерений поперечных и продольных сечений.

шлифы, но в них невозможно определить форму протококна. Для решения этой проблемы рассчитывались модели протококна на основе увязки данных, полученных в поперечных и продольных сечениях.

На рис. 2 между относительной шириной протококна $Ш_{пк}/D_{пк}$ и его диаметром $D_{пк}$ наблюдается обратная зависимость: для протококнов меньшего диаметра характерны наибольшие значения $Ш_{пк}$, а для более крупных — меньшие. В целом протококни пермских гониатитов региона по размерам изменяются от 0,3 до 0,75 мм (от мелкого до крупного—весьма крупного), но наиболее распространены протококни среднего размера. Самыми мелкими размерами обладают протококни циклолобин, представленных в регионе родами *Biarmiceras* ($D_{пк}$ 0,32—0,44 мм) и *Tabantalites* ($D_{пк}$ 0,33 мм). Они же обособливаются от изученных гониатин преимущественно веретеновидной формой вместо преобладающих валиковидной, реже шаровидной у последних. Самыми крупными размерами протококна отличаются уралоцерасы (*Uraloceras subsimense* с $D_{пк}$ 0,75 мм). Этот факт не может не удивлять, поскольку у

уральских уралоцерасов (*U. fedorowi*), изученных М.Ф.Богословской [2], протококн имеет значительно меньшие диаметры (0,38—0,4 мм), а аммонителла по размеру равен протококну верхоянского *Uraloceras subsimense*.

Аммонителла — раковина, представляющая собой первую постэмбриональную стадию в онтогенезе аммонита [5], начавшуюся выходом моллюска из яйца и сопровождающуюся формированием первичного валика. При изучении периодизации онтогенеза аммонитов А.Н.Иванов [8], заметил, что В.В.Друщиц и Н.Хиами [5], выделяя стадию аммонителлы, не указали ее конечную границу. Он предложил стадию, характеризующуюся «превышением ширины над высотой, округлой вентральной стороной и всегда гладкой раковиной» [8, с. 114] рассматривать в интервале следующего после первичного валика оборота. Этот важный в индивидуальном развитии аммонитов этап исследователи рассматривают на примере раннеюрского рода *Dactylioceras* как стадию ультрамельчайших раковин, не имеющих скульптурных образований [10]. Предложение А.Н.Иванова обозначать стадию гладких раковин аммони-

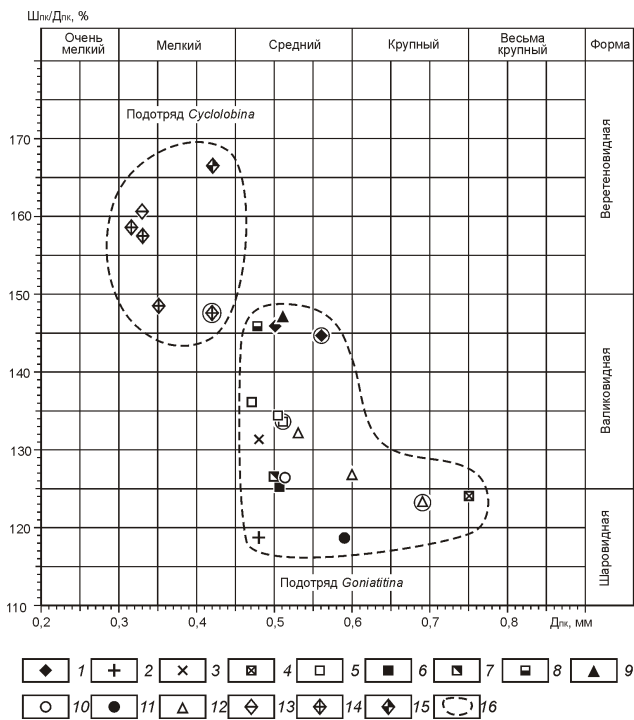


Рис. 2. Зависимость формы протоконхов пермских гониатитов Северо-Востока России от их размеров:

1 — *Bulunites mezhvilki*; 2 — *Somoholites adrianovi*; 3 — *Neoshumardites angustilobus*; 4 — *Uraloceras subsimense*; 5 — *Tumaroceras yakutorum*; 6 — *Tumaroceras volkodavi*; 7 — *Tumaroceras kashirzevi*; 8 — *Tumaroceras sp.nov.*; 9 — *Epijuresanites musalitini*; 10 — *Sverdrupites harkeri*; 11 — *Sverdrupites baraiensis*; 12 — *Pseudosverdrupites budnikovi*; 13 — *Tabantalites etchiensis*; 14 — *Biarmiceras tumarensis*; 15 — *Biarmiceras subtumarensis*; 16 — области распределения значений для крупных таксонов в соответствии с системой аммоноидей [13]; кружки — значения, полученные путем расчетных сопоставлений усредненных данных по продольным и поперечным сечениям раковин

теллой представляется не очень удачным, так как теряется сам смысл понятия аммонителлы, четко обозначенный В.В.Друщицем с коллегами позже: «стадия аммонителлы завершалась вместе с окончанием постройки первичного валика, а не захватывала еще двух оборотов, как предполагает А.Н.Иванов» [4, с. 61]. Будет справедливо отметить, что на самом деле А.Н.Иванов стадию аммонителлы расширял не на два, а на один оборот.

По размерам аммонителл В.В.Друщиц и Л.А.Догужаева [3] предложили следующую градацию: *весьма мелкая* менее 0,60 мм; *мелкая* 0,61—0,75 мм; *средняя* 0,76—1,00 мм; *крупная* 1,00—1,50 мм; *весьма крупная* более 1,51 мм. Для размерных групп аммонителл, так же как и для протоконха, предлагается адаптированная под машинную обработку классификация: *весьма мелкая* 0,6 мм; *мелкая* 0,6 0,75 мм; *средняя* 0,75 1 мм; *крупная* 1 1,5 мм; *весьма крупная* 1,5 мм.

У северо-восточных гониатитов стадия аммонителлы изучена наиболее слабо, так как для изучения внешней формы аммонителл необходимо развернуть раковину до оборота, имеющего первичный валик. Такие онтогенетические разворачивания выполнены только для нескольких экземпляров.

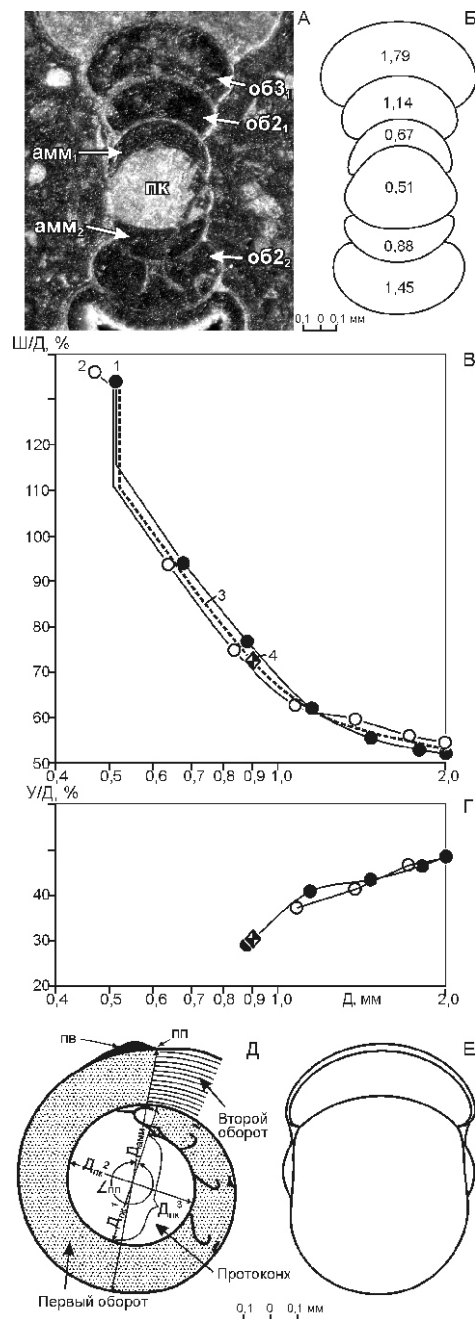


Рис. 3. Моделирование формы аммонителлы на примере вида *Tumaroceras yakutorum* Ruzhencev:

А — фото поперечного сечения протоконха и внутренних оборотов, экз. 55/277, ув. 30; Б — поперечное сечение протоконха и внутренних оборотов, экз. 55/277 с указанием диаметра протоконха и диаметров раковины для полуоборотов, ув. 30; В, Г — зависимости относительной ширины В и размера умбо Г от диаметра раковины: экземпляры: 1 — 55/277, 2 — 175/2-2, 3 — усредненный график, 4 — расчетные значения аммонителлы; Д — продольное сечение протоконха и внутренних оборотов, экз. 174/31 (см. рис. 1, Д), ув. 50; Е — расчетная модель аммонителлы, ув. 50; пк — протоконх, амм₁ и амм₂ — первый и второй полуобороты аммонителлы (первого оборота), об₂₁ и об₂₂ — первый и второй полуобороты второго оборота, об₃₁ — первый полуоборот третьего оборота, пв — первичный валик, пп — первичный пережим, Д_{пк}¹, Д_{пк}², Д_{пк}³ — большой, малый и внутренний диаметры протоконхов, Д_{амм} — диаметр аммонителлы, θ — угол первичного пережима

Продольные сечения позволяют четко определить диаметры аммонителл $D_{амм}$, но не дают информации о внешней форме. Для решения этого были использованы измерения в поперечных сечениях, на основе которых для большинства видов построены средние кривые зависимости ширины оборота и размера умбо от диаметра раковины. С помощью таких графиков удалось рассчитать вероятную форму аммонителлы для установленного в продольном сечении диаметра (рис. 3). В результате установлено, что наименьшими размерами обладают аммонителлы с самыми мелкими протоконхами (представители родов *Biarmiceras* и *Tabantalites* с $D_{амм}$ 0,75—0,85 мм). Наибольшие же размеры имеют аммонителлы с наиболее крупными протоконхами *Uraloceras subsimense* ($D_{амм}$ 1,4—1,5 мм) и *Pseudosverdrupites budnikovi* ($D_{амм}$ 1,2—1,3 мм). Относительная ширина $Ш_{амм}/D_{амм}$ у аммонителл изменяется от 60 до 85%, причем наиболее широкие *Epijuresanites musalini* и *Popanoceras subtumarensense*, а наиболее узкие *Somoholites andrianovi* и *Neoshumardites angustilobus*. Умбо обычно умеренно узкое, реже среднеразмерное. Судя по полученным характеристикам, аммонителлы пермских гониатитов рассматриваемого региона обычно имели форму субглафионовую (широкая раковина с умеренно узким умбо), реже тумариконовую (среднеширокая раковина с умеренно узким умбо), по классификации автора [9].

Основной характеристикой длины жилой камеры аммонителлы является угол первичного пережима (α). В.В.Друщиц и Л.А.Догужаева [3] предложили выделять пять размерных групп жилой камеры аммонителлы, которые в адаптированном под машинную обработку виде будут разграничены следующим образом: **весьма короткая** менее 270 ; **короткая** от 270 до менее 300 ; **средняя** от 300 до менее 330 ; **длинная** от 330 до менее 360 ; **весьма длинная** 360 .

В изученных шлифах пермских гониатитов угол первичного пережима изменяется от 349 до 375 . Обычно длина жилой камеры (ЖК) чуть меньше длины полного оборота медианной спирали (длинная ЖК) и только у представителей рода *Bulunites* она превышает длину оборота (весьма длинная ЖК). Необходимо отметить, что и взрослые раковины *Bulunites* отличаются наиболее длинными жилыми камерами, составляющими 1,3 оборота и более, тогда как у остальных изученных таксонов во взрослом состоянии она приблизительно равна одному обороту или немногим меньше его. Значение приращения диаметра аммонителлы относительно диаметра протоконха $D_{амм}/D_{пк}$ входит в интервалы от 171% (у *Tumaroceras yakutorum* и *Pseudosverdrupites budnikovi*) до 195% (у *Biarmiceras tumarensense*). Следовательно, аммонителла увеличивается в размерах относительно протоконха менее чем в 2 раза и значительно более чем в 1,5, причем, приращение аммонителлы интенсивнее при меньших размерах протоконха.

В заключение следует отметить, что даже на плохо сохранившемся материале, не позволяющем проводить тра-

диционное разворачивание раковин до начальной камеры, можно установить особенности внешней формы протоконхов и аммонителл, если использовать сопоставления измерений продольных и поперечных сечений. Несмотря на то, что выявленные отличия в форме протоконхов и аммонителл не диагностируют видовые и родовые таксоны, они позволяют достаточно четко обособлять группы высокого таксономического уровня и контролировать правильность филогенетических построений, проводимых на основании онтогенетического и морфогенетического анализов взрослых раковин.

Автор весьма признателен В.Г.Князеву, сделавшему ценные замечания, и О.В.Королевой, взявшей на себя труд редакции статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 04-04-49792 и № 06-05-96123-р восток).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Барсков И.С. Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод. —М.: Изд-во Московского гос. ун-та, 1989.
2. Богословская М.Ф. Внутреннее строение раковин некоторых артинских аммоноидей // Палеонтологический журнал. 1959. № 1. С. 49—57.
3. Друщиц В.В., Догужаева Л.А. Аммониты под электронным микроскопом (внутреннее строение раковины и систематика мезозойских филлоцератид, литоцератид и 6 семейств ранне-меловых аммонитид). —М.: изд-во Московского гос. ун-та, 1981.
4. Друщиц В.В., Догужаева Л.А., Михайлова И.А. Строение аммонителлы и прямое развитие аммонитов // Палеонтологический журнал. 1977. № 2. С. 57—69.
5. Друщиц В.В., Хиамы Н. О некоторых вопросах изучения ранних стадий онтогенеза аммонитов // Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов: Тез. докл. —М.: Наука, 1969. С. 26—30.
6. Друщиц В.В., Хиамы Н. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов // Палеонтологический журнал. 1970. № 1. С. 35—47.
7. Захаров Ю.Д. Раннетриасовые аммоноидеи Востока СССР. —М.: Наука, 1978.
8. Иванов А.Н. Вопросы периодизации онтогенеза у аммонитов // Ученые записки Ярославского государственного педагогического ин-та. Геология и палеонтология. 1971. Вып. 87. С. 76—119.
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 дактилиоцерасов (Ammonoidea) Северо-Востока России // Палеонтологический журнал. 2000. № 3. С. 36—44.
11. Руженцев В.Е. Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи. Общая часть // Основы палеонтологии. Моллюски — Головоногие, I. —М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 243—334.
12. Шульга-Нестеренко М.И. Внутреннее строение раковин артинских аммонитов // Бюллетень МОИП. Отд. геол. 1926. Вып. 4 (1—2). С. 81—100.
13. Leonova T.B. Permian Ammonoids: Classification and Phylogeny // Paleontological Journal. 2002. Vol. 36, suppl. 1. P. S1—S114.
14. Miller A.K., Unklesbay A.G. The siphuncle of Late Paleozoic Ammonoids // Journal of Paleontology. 1943. Vol. 17. № 1. P. 1—25.