

УДК 564.53:551.736 (571.5)

## ПЕРМСКИЕ АММОНОИДЕИ КОЛЫМО-ОМОЛОНСКОГО РЕГИОНА. КЫРИНСКИЙ КОМПЛЕКС

© 2011 г. Р. В. Кутыгин\*, В. Г. Ганелин\*\*

\*Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск

e-mail: kutygin@diamond.ysn.ru

\*\*Геологический институт РАН

e-mail: vigdal@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.09.2010

Принята к печати 29.09.2010

В статье описаны новые таксоны самых древних пермских аммоноидей Колымо-Омолонского региона: род *Kolymoglaphyrites* gen. nov. с типовым видом *K. lazarevi* sp. nov. и вид *Uraloceras margaritae* sp. nov., обособленные в кыринский аммоноидный комплекс. Исходя из анализа основных признаков, род *Kolymoglaphyrites* включен в состав преимущественно каменноугольного семейства *Glaphyritidae*, что расширяет интервал вертикального распространения этого семейства до сакмарского века. Вид *Uraloceras margaritae* рассматривается исходным в слабо скульптированной филогенетической линии уралоцерасов. Этот вид, вероятно, на рубеже ассельского и сакмарского веков отделился от *Paragastrioceras sterlitamakense* и в дальнейшем стал предком для *U. simense*. На основе филогенетического положения вида *U. margaritae* предполагается раннесакмарский возраст кыринского аммоноидного комплекса.

Аммоноидеи в пермских отложениях Колымо-Омолонского региона очень редки и приурочены к трем основным интервалам: верхняя половина мунугуджакского надгоризонта, верхняя половина джигдалинского и основание омолонского надгоризонтов, откуда происходят одноименные аммоноидные комплексы. В разные годы эти аммоноидеи, собранные В.Г. Ганелиным, Н.И. Караваевой, Б.Н. Косинским и другими геологами, определялись В.Е. Руженцевым, М.Ф. Богословской и В.Н. Андриановым. Из мунугуджакских слоев с *Neoschumardites* sp. (зона *Jakutoproductus rugosus*) М.Ф. Богословской и М.С. Бойко (2002) были описаны два новых вида *Uraloceras*, однако значительная часть этих материалов до настоящего времени оставалась неопианной. В 1999 г. Ганелин с коллегами побывал на разрезе перми р. Мунугуджак (рис. 1), неоднократно изучавшемся ранее и являющемся в регионе одним из опорных (Ганелин, 1984). Из непосредственно подстилающего слою с *Neoschumardites* интервала были собраны новые коллекции беспозвоночных, при обработке которых С.С. Лазарев в образце 12/ВГ-99 с брахиоподами обнаружил гнездовое скопление мелких аммоноидей, первоначально определенных Богословской как *Vulunites* sp. (Ганелин и др., 2001). Указанный образец происходит из средней части мунугуджакского горизонта, а на таком низком уровне в перми Омолонского массива аммоноидеи ранее никогда не встречались. В предлагаемой статье новые аммоноидеи обособлены в кыринский комплекс, название которого происходит от озера Кыра, истока р. Мунугуджак.

В изученной выборке преобладают мелкие раковины гониатитов с тонким поперечным орнаментом и очень простой восьмиэлементной лопастной линией. Первоначально они были отнесены к роду

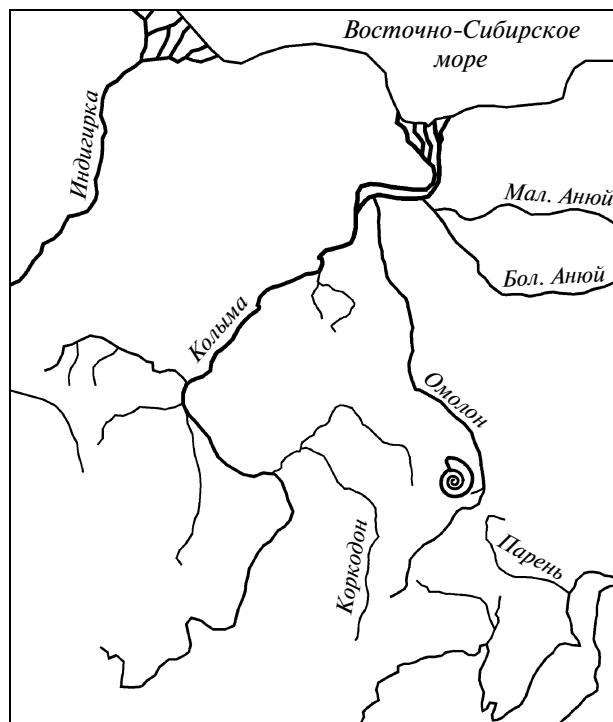


Рис. 1. Местонахождение кыринского комплекса аммоноидей.

*Bulunites* (Ганелин и др., 2001), широко распространено в хорокытском горизонте Верхоянья, но неизвестно за пределами этого района. В таком определении была некоторая доля обоснованности. Из всех известных на Северо-Востоке России гониатитов только у булунитов отмечается своеобразное формоизменение, выраженное краткой хорошо обособленной стадией, характеризующейся расширением оборотов (при  $D = 5-10$  мм), которая в дальнейшем сменяется непрерывным сужением. Однако отнесение кыринских аммоноидей к булунистам, на наш взгляд, является неверным, из-за существенного различия в орнаменте, который у экземпляров с р. Мунугуджак характеризуется тонкими поперечными ребрышками, а у верхоянских *Bulunites* — ретикулярным узором. Следует сразу отметить, что на всей территории Северо-Востока Азии в нижней части перми гониатиты с сугубо поперечным орнаментом крайне редки. Они относятся к родам *Tabantalites* и *Neoshumardites*, характеризующимся иной формой раковины (соответственно, субдискоконовой и субкадиконовой) и более сложной лопастной линией. Определение систематической принадлежности кыринских гониатитов оказалось затруднительным по ряду причин. Наличие крупного аммоноидного хиатуса в верхах карбона и низах перми региона не позволяет установить непосредственных предков, а необычное сочетание признаков существенно ограничивает сопоставление рассматриваемых форм с раннепермскими аммоноидеями других регионов. По форме раковины и лопастной линии, кроме булунистов, к обсуждаемым гониатитам близки *Svetlanoceras irwinense* (Teichert et Glenister), в особенности экз. SUI 51333 из холмвудских сланцев (Holmwood Shale) бассейна реки Ирвин Западной Австралии (Glenister et al., 1990, рис. 2.1). Однако для последнего вида хоть и характерно ослабление продольного орнамента, но, в отличие от кыринских форм, полного его исчезновения не наблюдается. Исходя из анализа основных признаков, рассматриваемые в статье аммоноидеи отнесены нами к новому роду *Kolymoglyphyrites* в составе преимущественно каменноугольного семейства *Glaphyritidae*. Находка кыринских глафиритид расширяет интервал вертикального распространения семейства до сакмарского века, тогда как ранее считалось, что оно закончило свое существование в начале асселя (Руженцев, Богословская, 1971, 1978). Согласно Руженцеву и Богословской (1978), в завершающей фазе развития семейства *Glaphyritidae* (поздний карбон — начало перми) происходило существенное сокращение размеров взрослой раковины и возникновение хорошо выраженной кадиконовой формы с резким умбональным краем. В лопастной линии наблюдается незначительное расширение вентральной лопасти и уве-

личение высоты медиального седла. Кыринские глафиритиды имеют другие морфологические признаки: узкую виргаконовую раковину с плавным переходом умбональных стенок в боковые стороны, узкое и не очень высокое медиальное седло лопастной линии. Особенно заметно у колымоглафиритов упрощение (округлость) оснований вентральной и боковой лопастей и необычно простая форма умбональной лопасти. Вероятно, род *Kolymoglyphyrites* представлял терминальную часть эволюционной ветви, обособившейся от основного ствола семейства *Glaphyritidae* в каменноугольном периоде и претерпевшей длительный морфогенез. Принимая вариант происхождения колымоглафиритов от древних глафиритов, мы допускаем следующий сценарий морфогенетического развития: упрощение лопастной линии и прогрессивное направление изменения формы раковины. Первое проявляется в архаичности очертания элементов лопастной линии, прежде всего умбональной лопасти. С другой стороны, следует отметить расширение в основаниях ветвей вентральной лопасти, что, вероятно, является началом нового направления морфогенеза. Развитие формы раковин происходило в сторону ее сужения и увеличения степени инволютивности. Это напоминает морфогенез в одной из филогенетических линий родственного семейства *Stenoglyphyritidae*, существовавшего на рубеже раннего и среднего карбона. В развитии *Stenoglyphyrites* → *Zemphyceras* → *Subitoceras* происходило сужение раковины и усиление инволютивности (Руженцев, Богословская, 1978), что в завершающей фазе привело к возникновению крупных субитоцерасов с субдискоконовой раковинной. В морфологическом отношении *Kolymoglyphyrites* является наиболее близким именно к семейству *Stenoglyphyritidae*, но огромный стратиграфический разрыв между последними известными стеноглафиритидами и первыми колымоглафиритами не позволяет даже предположить их филогенетическую связь. Вероятно, данный случай является примером асинхронного параллелизма в морфологическом развитии двух ветвей сомоголитацей. При этом общим в их развитии является не только сужение раковины, но и исчезновение пережимов. Как и верхоянские булунисты, *Kolymoglyphyrites* представляет собой реликтовый таксон каменноугольного сообщества гониатитов, развивавшегося в северо-восточных бассейнах.

Большой интерес представляет найденная в том же образце небольшая раковина представителя парагастриоцератид, которую характеризуют грубая заостренная скульптура, тонкий ретикулярный орнамент, глубокие пережимы, субтреугольно-округлое сечение оборотов. Эти признаки сближают экземпляр с некоторыми ранними представителями

рода *Paragastrioceras*. Однако раковина имеет и явные признаки *Uraloceras*: умеренную инволютность, относительно широкие ветви вентральной лопасти. Таким образом, рассматриваемая форма занимает промежуточное положение между ассельско-сакмарскими парагастриоцерасами и сакмарскими уралоцерасами. Исходя из общей направленности морфологического развития раннепермских парагастриоцератид, исследованная раковина рассмотрена в составе рода *Uraloceras* и описана ниже как *U. margaritae* sp. nov. В ядре жилой камеры *U. margaritae* были обнаружены две мельчайшие раковины рода *Agathiceras*, выяснение видовой принадлежности которых не представляется возможным, однако они расширяют таксономический состав кыринского комплекса.

Завершая обзор кыринского комплекса, следует отдельно остановиться на филогенетическом становлении парагастриоцератид. Выделив семейство *Paragastrioceratidae*, Руженцев (1951) рассматривал в качестве исходного вид *Paragastrioceras serpentinum* (Maximova), который позже (Руженцев, 1974) был признан типовым для рода *Svetlanoceras*. По мнению Руженцева (1951), в конце ассельского века от *Paragastrioceras serpentinum* произошел более инволютный *P. sterlitamakense* Gerassimov. При этом происходило сужение умбо и расширение раковины. Если происхождение парагастриоцерасов от светланоцерасов не подлежит серьезным сомнениям, то в отношении рода *Uraloceras* не все однозначно. Еще в 1951 г. Руженцев отметил факт дивергенции уралоцерасов в сакмарском веке на две ветви: с более инволютными и слабее скульптурированными раковинами (*U. simense*), и с более эволютными и сильнее скульптурированными (*U. involutum*, *U. burtiense* и др.). Уже в начале сакмарского века эти ветви были обособлены. Остается открытым вопрос относительно их общего предка, и происхождения рода *Uraloceras* в целом. По мнению Руженцева и Богословской (1978) основным эволюционным направлением ранних парагастриоцератид являлась последовательность родов *Svetlanoceras* → *Paragastrioceras* → *Uraloceras*, из которой следует, что уралоцерасы отделились от парагастриоцерасов на рубеже ассельского и сакмарского веков. Именно этой филогенетической схеме придерживаемся и мы. Однако Богословской (1985) была приведена другая схема развития, по которой в начале сакмарского века *Paragastrioceras* и *Uraloceras* одновременно отделились от *Svetlanoceras*. В этом случае позднеассельский вид *Paragastrioceras sterlitamakense* следовало бы относить к светланоцерасам, с чем мы не можем согласиться по причине огромной морфологической дистанции между ними. Западными коллегами (Glenister et al., 1990) указывается топотип *P. sterlitamakense*, имеющий существенно более

крупные размеры, нежели голотип. Этот экземпляр при Д 32.6 мм имеет узкую раковину (относительная ширина 29) и очень широкое умбо (56). Такие показатели характерны для рода *Svetlanoceras*, а к роду *Paragastrioceras*, на наш взгляд, никакого отношения не имеют. Для сравнения достаточно указать, что при Д 15.9 мм относительная ширина раковины и размер умбо голотипа *P. sterlitamakense* равны 46. Ошибочное отнесение к виду *P. sterlitamakense* обсуждаемого “топотипа” искажает диагностику этого филогенетически важного таксона.

По нашему мнению, именно вид *P. sterlitamakense*, единственная раковина которого найдена в верхней части ассельского яруса Стерлитамакского района Южного Урала (Руженцев, 1951, табл. XI, фиг. 10), является наиболее вероятным предком *U. margaritae* sp. nov. Этот вид парагастриоцерасов составляет особую морфогенетическую ветвь рода, направленную в сторону усиления инволютности. Родственно связанный с данной ветвью *Uraloceras margaritae* продолжает начатое у отделившихся от светланоцерасов парагастриоцерасов преобразование — раковина становится умеренно инволютной. При этом существенно увеличивается густота ребер (до 40 на последнем обороте, вместо 22 у *P. sterlitamakense*); ветви вентральной лопасти расширяются, а боковая лопасть вместо колоколовидной становится асимметрично-шлемовидной. Вероятно, в начале сакмарского века от *Uraloceras margaritae* отделился вид *U. simense* Ruzhencev. При этом происходило уплотнение и ослабление ребер и незначительное усиление продольного орнамента. Существует мнение, что именно от *U. simense* в Верхоянском палеобассейне произошел *U. subsimense* (Кутыгин, 2004), а в Омолонском — *U. omolonnense* и *U. kolymaense* (Богословская, Бойко, 2002). Исходя из того, что вид *U. margaritae* занимает промежуточное положение между позднеассельским *Paragastrioceras sterlitamakense* и сакмарским *Uraloceras simense*, допустимо считать, что он возник на рубеже ассельского и сакмарского веков. На основе этого мы предполагаем, что вмещающие кыринский аммоноидный комплекс отложения относятся к нижнесакмарскому подъярису. Следует заметить, что если колымоглафириты, вероятнее всего, связаны с одной из групп колымо-омолонских позднепалеозойских гониатитов, то *Uraloceras margaritae* относится к ассельско-раннесакмарскому уральскому морфотипу, не свойственному для ранних верхоянских и омолонских парагастриоцератид.

В ходе изучения коллекции аммоноидей применялась авторская методика изучения формы раковины (Кутыгин, 1998, 2006). В таксономическом отношении очень важным является выяснение особенностей формоизменения — онтогенетического развития формы раковины. Главной чертой формо-

изменения любого таксона аммоноидей является ее линейная направленность, четко представляемая расширением или сужением основных относительных величин. Под расширением раковины понимается увеличение в онтогенезе относительной ширины оборота (Ш/Д), под сужением раковины — уменьшение этого показателя. Под расширением умбо рассматривается увеличение размера умбо (У/Д) в онтогенезе, под сужением умбо — уменьшение этого показателя. Во избежание путаницы, следует отметить, что размер умбо — это процентное отношение диаметра умбо к диаметру раковины. Иногда в онтогенетическом развитии раковины происходила стабилизация одного или нескольких параметров, являющаяся периодом чрезвычайно слабого изменения этих показателей.

В морфометрических исследованиях аммоноидей широко распространенной является методика, разработанная Д. Раупом (Raup, 1967), согласно которой важным показателем формы навивания раковин аммоноидей является параметр **W** (the whorl expansion rate), равный квадрату отношения большого и малого радиусов раковины (по Кутыгину, 2009 —  $(R/r)^2$ ). Дословный перевод этого показателя как “скорость расширения оборотов”, используемый в отечественных публикациях, является неверным, поскольку расширение оборота характеризуется увеличением его ширины, но никак не радиуса раковины. Отношение 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 предлагается обозначать как интенсивность роста оборотов (раковины). Вторым важным показателем Рауп рассматривал параметр **D** — “относительное расстояние между производящей кривой и осью навивания” (“the relative distance between the generating curve and the axis of coiling”) (Raup, 1967). Фактически — это отношение радиуса умбо к радиусу раковины. И.С. Барсков (1989) параметр **D** обозначил как степень объемлемости. Поскольку у нормально навивающихся аммоноидей отношение радиуса умбо к радиусу раковины практически равно размеру умбо (отношение диаметра умбо к диаметру раковины (У/Д)), то использование термина объемлемость частично является справедливым, так как существует некоторая взаимосвязь между размером умбо и объемлемостью оборотов. Тем не менее, мы придерживаемся мнения Руженцева и Богословской (1971, с. 117), что “полной корреляции между этими показателями быть не может, потому что диаметр умбо зависит от характера спирали, высоты оборотов и скорости их нарастания в процессе индивидуального развития, а степень объемлемости — от роста инволютных частей покрывающего оборота”. Под степенью

объемлемости мы понимаем отношение высоты закрытой части оборота ко всей ее высоте, что является совершенно иным показателем, чем **D** у Раупа. В связи с этим отношение радиуса умбо к радиусу раковины (относительное расстояние между производящей кривой и осью навивания по Раупу) мы будем именовать как относительный радиус умбо.

Предложенные Раупом буквенные обозначения вышерассмотренных показателей (**W** и **D**), на наш взгляд, не совсем удачны, поскольку в англоязычной палеонтологической литературе так обозначаются ширина оборота и диаметр раковины, а одинаковые индексы для разных морфологических характеристик являются неприемлемыми. Однако с математической точки зрения, индексация измерений строчными буквами и отношений прописными является безупречным, что в дальнейшем может потребовать полного пересмотра общепринятой системы обозначения измерений и параметров раковины. Вместо обозначения **W** (интенсивность роста раковины) нами в статье 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 (см. рис. 6) представляет собой линию, ограничивающую во внешней части координатной четверти поле раковин с несоприкасающимися оборотами (криоконовые раковины (sticose)). Однако это не так, поскольку соприкосновение последующего оборота с предыдущим не связано с относительным радиусом умбо. Можно легко представить возможную модель криоконовой 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.

Ниже приведено описание представителей кыринского комплекса.

## О Т Р Я Д GONIATITIDA

### НА Д С Е М Е Й С Т В О SOMONOLITACEAE RUZHENCEV, 1938

#### СЕМЕЙСТВО GLAPHYRITIDAE RUZHENCEV ET BOGOSLOVSKAYA, 1971

#### Род *Kolymoglyphyrites* Kutugin et Ganelin, gen. nov.

На з в а н и е от р. Колыма и рода *Glaphyrites*.

Т и п о в о й в и д — *Kolymoglyphyrites lazarevi* sp. nov.

Д и а г н о з. Небольшая узкая раковина с умбо среднего размера (субвиргакон) покрыта многочисленными тончайшими ребрышками, сглаживающимися на вентральной стороне и образующими высокий широкий выступ, осложненный очень

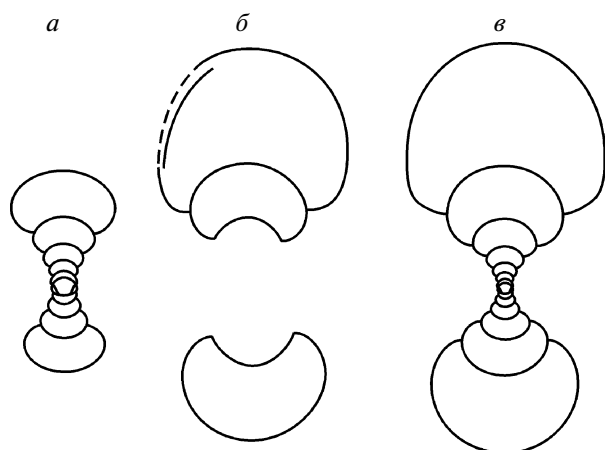


Рис. 2. Поперечные сечения раковин *Kolymoglyphyrites lazarevi* sp. nov.: а — экз. № 175/98-5 при Д 5.3 мм (×5); б — голотип № 175/98-1 при Д 17.2 мм (×3); в — модель, построенная на основе анализа формы спирали, совмещения сечений этих экземпляров (а, б) и поперечного сечения экз. № 175/98-3, при Д 18 мм (×3).

мелким вентральным синусом. Пережимы сильно редуцированы и почти незаметны. Лопастная линия с округлыми основаниями всех наружных лопастей. Относительно короткие ветви вентральной лопасти расширены в основании, боковая лопасть широкая, умбональная — чашевидная, внутренняя боковая — ланцетовидная, а дорсальная — веретенообразная.

**Видовой состав.** Типовой вид из сакмарского яруса Омолонского массива.

**Сравнение.** Новый род четко отличается от всех известных родов преимущественно каменноугольного семейства глафиритид округлыми основаниями ветвей вентральной лопасти и, прежде всего, чашевидной формой умбональной лопасти. В отличие от пермских глафиритов, характеризующихся сильным сужением боковой лопасти, у колымоглафиритов она остается широкой. Медиальное седло, напротив, у большинства *Glaphyrites* очень широкое, а у *Kolymoglyphyrites* умеренно узкое. В отличие от широких форм последних глафиритов с хорошо выраженными угловатыми умбональными краями, у нового рода раковина узкая с плавным переходом умбональных стенок в боковые стороны.

От рода *Syngastrioceras* новый таксон отличается умеренно узкой раковиной и простой лопастной линией без сжатости в верхних частях боковой лопасти и ветвей вентральной.

От ранне-среднекаменноугольного *Pseudoglyphyrites* колымоглафириты отличаются очень широким округлым первым наружным седлом, тогда как у псевдоглафиритов оно очень узкое с сильно выраженной угловатостью в вершине.

*Kolymoglyphyrites lazarevi* Kutugin et Ganelin, sp. nov.

Табл. III, фиг. 2—4 (см. вклейку)

**Название вида** в честь палеонтолога Станислава Самуиловича Лазарева, обнаружившего и передавшего для изучения материал по описываемому виду.

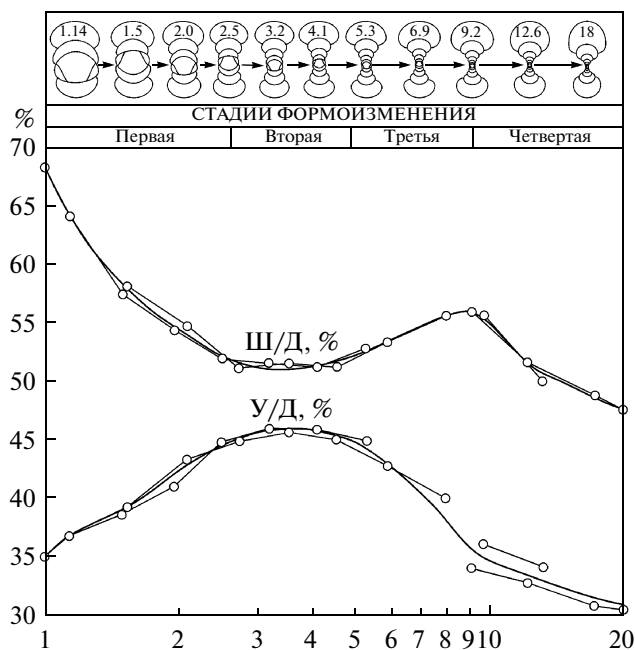
**Голотип** — Геол. музей ИГАБМ СО РАН № 175/98-1; Омолонский массив, р. Мунугуджак; мунугуджакский надгоризонт, огонерский горизонт, средняя часть мунугуджакской свиты, сакмарский ярус, предположительно нижний подъярус.

**Форма.** Небольшая (чуть более 20 мм в диаметре) узкая раковина с умбо среднего размера (субвиргакон) имеет относительно узко округленную вентральную и широкие слабовыпуклые боковые стороны (рис. 2). Чашевидное умбо ограничено уплощенными пологими умбональными стенками. Поперечное сечение оборота высокополуовальное.

**Размеры в мм и процентные отношения**

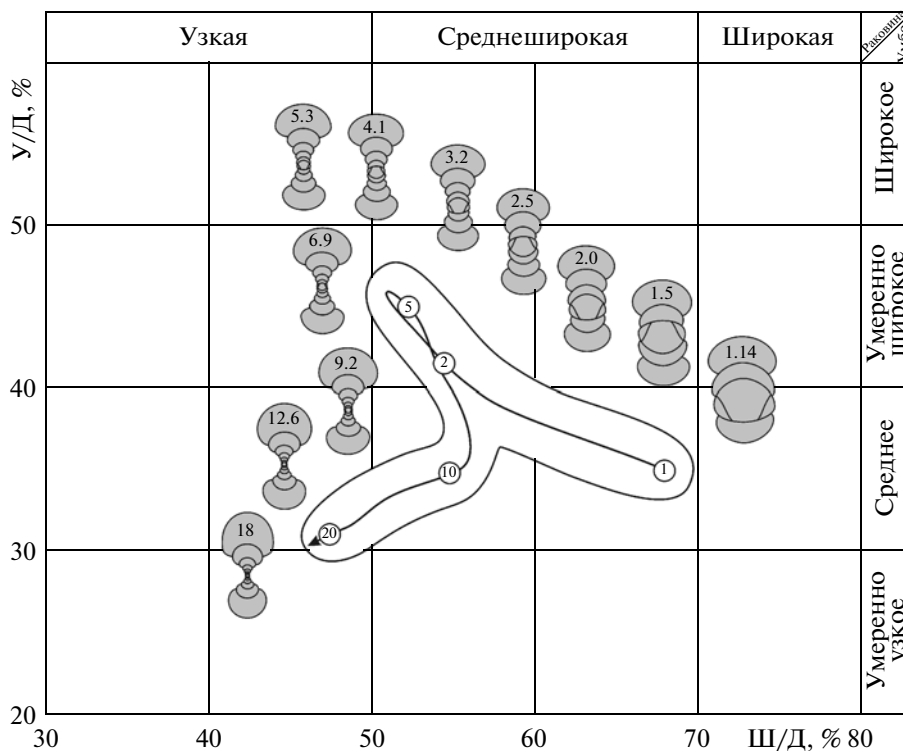
| Экз. №   | Д    | Ш    | В    | У    | Ш/Д   | В/Д   | У/Д  | Ш/В   |
|----------|------|------|------|------|-------|-------|------|-------|
| Голотип  | 20.0 | 9.5  | 8.4  | 6.1  | 47.5  | 42.0  | 30.5 | 113.1 |
| 175/98-1 | 17.2 | 8.4  | 7.2  | 5.3  | 48.8  | 41.9  | 30.8 | 116.7 |
|          | 12.2 | 6.3  | 4.8  | 4.0  | 51.6  | 39.3  | 32.8 | 131.3 |
|          | 9.1  | 5.1  | 3.5  | 3.1  | 56.0  | 38.5  | 34.1 | 145.7 |
| 175/98-2 | 13.2 | 6.6  | 5.2  | 4.5  | 50.0  | 39.4  | 34.1 | 126.9 |
|          | 9.7  | 5.4  | 3.7  | 3.5  | 55.7  | 38.1  | 36.1 | 145.9 |
| 175/98-3 | 8.0  | 4.45 | 2.9  | 3.2  | 55.6  | 36.3  | 40.0 | 153.4 |
|          | 5.9  | 3.15 | 2.0  | 2.52 | 53.4  | 33.9  | 42.7 | 157.5 |
|          | 4.53 | 2.32 | 1.38 | 2.04 | 51.2  | 30.5  | 45.0 | 168.1 |
|          | 3.55 | 1.83 | 1.11 | 1.62 | 51.5  | 31.3  | 45.6 | 164.9 |
|          | 2.74 | 1.4  | 0.82 | 1.23 | 51.1  | 29.9  | 44.9 | 170.7 |
|          | 2.1  | 1.15 | 0.69 | 0.91 | 54.8  | 32.9  | 43.3 | 166.7 |
|          | 1.53 | 0.89 | 0.50 | 0.59 | 58.2  | 32.7  | 38.6 | 178.0 |
| 175/98-5 | 5.3  | 2.8  | 1.68 | 2.38 | 52.8  | 31.7  | 44.9 | 166.7 |
|          | 4.1  | 2.1  | 1.24 | 1.88 | 51.2  | 30.2  | 45.9 | 169.4 |
|          | 3.2  | 1.65 | 0.98 | 1.47 | 51.6  | 30.6  | 45.9 | 168.4 |
|          | 2.5  | 1.3  | 0.75 | 1.12 | 52.0  | 30.0  | 44.8 | 173.3 |
|          | 1.95 | 1.06 | 0.63 | 0.8  | 54.4  | 32.3  | 41.0 | 168.3 |
|          | 1.5  | 0.86 | 0.52 | 0.58 | 57.3  | 34.7  | 38.7 | 165.4 |
|          | 1.14 | 0.73 | 0.4  | 0.42 | 64.0  | 35.1  | 36.8 | 180.0 |
|          | 0.85 | 0.63 | 0.32 |      | 74.1  | 37.6  |      | 187.5 |
|          | 0.63 | 0.68 | 0.31 |      | 107.9 | 49.2  |      | 206.5 |
|          | 0.47 | 0.67 |      |      |       | 142.6 |      |       |

**Формоизменение.** Протоконх обладает валиковидной формой и средними размерами. Аммонителла диаметром менее 1 мм имеет относительно широкие обороты с умбо среднего размера (узкий субкадикон). При ультрамельчайших размерах умбо расширилось, а сама раковина непрерывно сужалась (первая стадия формоизменения)



**Рис. 3.** Серия поперечных сечений и диаграммы изменения относительной ширины и размера умбо *Kolymoglaphyrites lazarevi* sp. nov. в онтогенезе. На сечениях указаны диаметры раковин.

(рис. 3, 4), становясь вначале парагиконовой (среднеширокая со средним размером умбо, по классификации Кутыгина (1998)), а затем – металиконовой (среднеширокая с умеренно широким умбо). Сечение оборотов широкоовальное. При  $D$  менее 3 мм наступила непродолжительная вторая стадия формоизменения, продолжавшаяся до  $D$  4.7–4.9 мм и характеризовавшаяся стабилизацией параметров. Со следующей, третьей стадии формоизменения началось плавное расширение оборотов, а умбо стало интенсивно сужаться. Раковина вновь приобрела парагиконовую форму. При  $D$  чуть более 10 мм наступила последняя, четвертая стадия формоизменения, в процессе которой происходило более плавное сужение умбо, а сама раковина, как и на первой стадии, интенсивно сужается, приобретая субвиргаконовую форму с субквадратно-округлым сечением оборота в начале стадии и высокополуовальным – в конце. Формоизменение раковины имеет особенности, выражающиеся в практически зеркальном отображении графиков зависимостей относительной ширины раковины и размера умбо от диаметра в раннем онтогенезе (рис. 3), что свидетельствует об обратных направлениях изменения этих показателей в онтогенезе. В период взросления гониатита ( $D$  более 10 мм) и в терминальную фазу изменение относительной ширины раковины и



**Рис. 4.** Модель развития формы раковины *Kolymoglaphyrites lazarevi* sp. nov. На сечениях и маркерах модельной диаграммы указаны диаметры раковин.

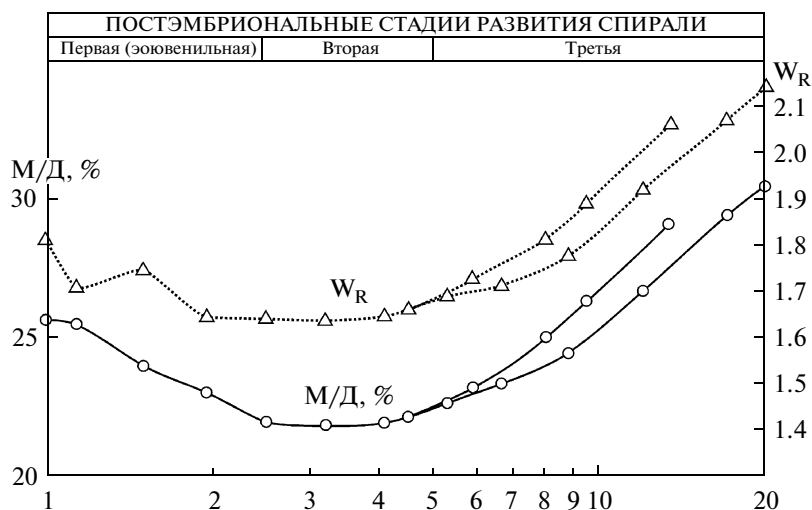


Рис. 5. Диаграммы изменения относительной медиальной высоты (М/Д) и интенсивности роста оборота ( $W_R$ ) *Kolymoglyphyrites lazarevi* sp. nov. в онтогенезе.

размера умбо происходит синхронно. Подобный онтогенез формы раковины с двумя хорошо выраженными последовательными этапами — ранним разнонаправленным и поздним синхронным, выражен в графической модели асимметричной  $\lambda$ -видной формой (рис. 4). Причем, на этой модели заметно, что при относительно высокой интенсивности формоизменения основные показатели изменяются в достаточно узкой области, ограниченной средней шириной оборотов (50–70) и средним — умеренно широким умбо (30–50). Только в конце онтогенеза показатели выходят из указанной области и раковина становится узкой и более инволютной. В терминальной фазе отмечается направленность формоизменения к субдискокону (узкая относительно инволютная раковина с умеренно узким умбо).

**Медиальная спираль.** Выделяются три постэмбриональные стадии развития спирали (рис. 5). Первая (эоювенильная) стадия, продолжавшаяся до  $D$  около 2.5 мм, характеризуется плавным замедлением спирали, связанным с падением относительной медиальной высоты от 26 до 22. Вторая стадия спирали синхронна аналогичной стадии формоизменения и также представляет собой непродолжительный период стабилизации, характерный для большинства изученных нами ювенильных раковин пермских гониатитов. Дальнейшее развитие спирали (третья стадия) отличается длительным непрерывным ускорением спирали, выраженным в увеличении относительной медиальной высоты от 22–23 до 31–32, что характеризует очень сильное “раскручивание” (ускорение) спирали, более характерное для пролеканитов и аммонитов, нежели гониатитов. Интенсивность роста оборота  $W_R$  у

взрослого экземпляра равна 2.1–2.2, что, учитывая размер умбо (3–3.1), входит в центральную область распределения формы навивания 405 родов аммоноидей (Raup, 1966, рис. 4). Вызывает интерес полная идентичность изменения относительной медиальной высоты и интенсивности роста оборота на второй и третьей стадиях спирали (рис. 5), что свидетельствует о тесной взаимосвязи этих признаков. Зигзагообразность графика изменения интенсивности роста оборота на эоювенильной стадии объясняется дисбалансом отношений смежных радиусов раковины, связанным с формой продольного сечения протоконха, не согласующейся с формой медиальной спирали аммонителлы. Это обусловило несовпадение геометрических центров спиралей протоконха и аммонителлы и циклическое сокращение и увеличение интенсивности роста оборота. На диаграммах зависимости  $D_R$  от  $W_R$  (рис. 6) отмечается закономерная направленность изменения этих параметров в онтогенезе, начиная от мелких размеров: относительный радиус умбо непрерывно падает (это согласуется с вышерассмотренным формоизменением данного фрагмента онтогенеза), а интенсивность роста оборотов плавно возрастает. Изменение  $D_R$  и  $W_R$  происходит вдоль центральной части построенного Раупом (Raup, 1967) распределения 405 родов палеозойских и мезозойских аммоноидей (рис. 6, а). При сравнении показателей навивания колымоглафиритов с графиком распределения гониатитов, составленным Барсковым (1989), заметно, что благодаря отмеченному выше необычному для гониатитов росту относительной медиальной высоты оборота, раковины колымоглафиритов начинают выходить из области морфоло-

гически близкого надсемейства *Gastriocerataceae* (рис. 6, б).

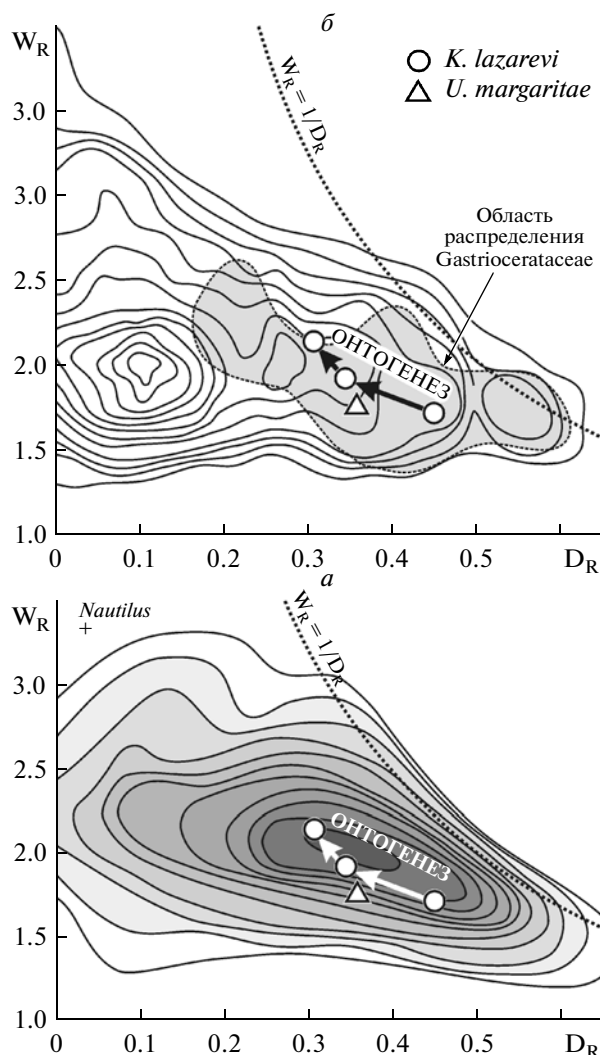
Размеры в мм и отношения

| Экз. №   | Д    | М    | М/Д, % | R     | r    | R/r  | W <sub>R</sub> |
|----------|------|------|--------|-------|------|------|----------------|
| Голотип  | 21.0 | 6.5  | 30.95  | 12.5  | 8.5  | 1.47 | 2.16           |
| 175/98-1 | 17.0 | 5.0  | 29.41  | 10.03 | 6.97 | 1.44 | 2.07           |
|          | 12.0 | 3.2  | 26.67  | 6.97  | 5.03 | 1.39 | 1.92           |
|          | 8.8  | 2.15 | 24.43  | 5.03  | 3.77 | 1.33 | 1.78           |
| 175/98-2 | 13.4 | 3.90 | 29.1   | 7.9   | 5.5  | 1.44 | 2.06           |
| 175/98-3 | 8.0  | 2.0  | 25.0   | 4.59  | 3.41 | 1.35 | 1.81           |
|          | 5.9  | 1.37 | 23.22  | 3.35  | 2.55 | 1.31 | 1.73           |
| 175/98-5 | 5.3  | 1.2  | 22.64  | 3.0   | 2.3  | 1.3  | 1.69           |
|          | 4.1  | 0.9  | 21.95  | 2.3   | 1.8  | 1.28 | 1.65           |
|          | 3.2  | 0.7  | 21.88  | 1.8   | 1.4  | 1.28 | 1.64           |
|          | 2.5  | 0.55 | 22.0   | 1.4   | 1.1  | 1.28 | 1.64           |
|          | 1.95 | 0.45 | 23.08  | 1.1   | 0.85 | 1.28 | 1.65           |
|          | 1.50 | 0.36 | 24.0   | 0.85  | 0.65 | 1.32 | 1.75           |
|          | 1.14 | 0.29 | 25.53  | 0.65  | 0.49 | 1.31 | 1.71           |
|          | 0.85 | 0.22 | 25.8   | 0.49  | 0.36 | 1.39 | 1.94           |
|          | 0.63 | 0.16 | 25.4   | 0.36  | 0.28 | 1.29 | 1.67           |

**Орнамент.** На умбональных стенках и боковых сторонах развиты тончайшие ребрышки (рис. 7, в) в количестве ~115 на полуоборот, некоторые из которых столь слабо выражены, что напоминают струйки нарастания. В приумбональной части ребрышки слегка отклоняются в направлении устья, боковую сторону пересекают радиально, а в вентролатеральной части сильно отклоняются в направлении роста раковины. Ряд ребрышек на вентролатеральном крае обрываются, а остальные превращаются в чуть заметные тонкие морщинки, образующие на вентральном перегибе очень мелкий синус (табл. III, фиг. 4). Тонкий поперечный орнамент появляется при Д~3 мм. В начале онтогенеза количество ребрышек составляет ~70 на полуоборот и в ходе дальнейшего роста раковины их плотность плавно увеличивается.

**Скульптура** представлена сглаженными (редуцированными) пережимами, которые заметны лишь под раковинным слоем. Расположенные бессистемно пережимы повторяют направление вышеописанного орнамента. У фрагмокона экз. № 175/98-3 наблюдаются два сближенных пережима, расстояние между которыми немногим превышает их ширину.

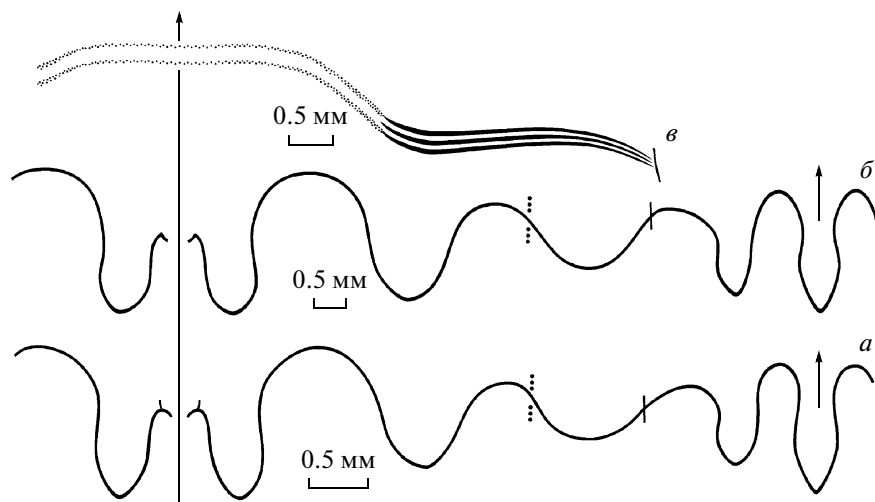
**Лопастная линия** (рис. 7, а, б). Вентральная лопасть V<sub>1</sub>V<sub>1</sub> состоит из двух умеренно широких ветвей (отношение их ширины к высоте равно 0.92), разделенных средневысоким узким медиальным седлом (отношение его высоты к глубине лопасти равно 0.56–0.59). В завершающей стадии онтогенеза глубина ветвей сокращается, а их основания расширяются. Первое наружное седло V/L высокое,



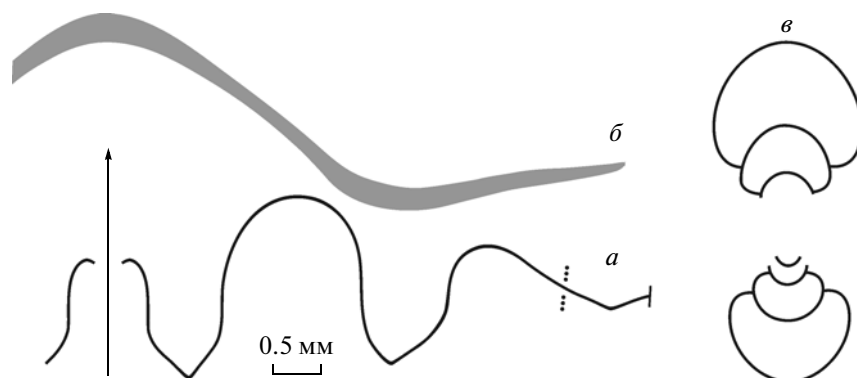
**Рис. 6.** Зависимость относительного радиуса умбо от интенсивности роста оборотов *Kolymoglyphyrites lazarevi* sp. nov. и *Uraloceras margaritae* sp. nov.: а – на диаграмме распределения 405 родов аммоноидей (Raup, 1967, рис. 4); б – на диаграмме распределения 135 родов *Goniatitida* (Барсков, 1989, рис. 12). Диаграммы приведены в традиционном отображении положительных значений в правой верхней четверти системы координат.

широкое, округлое и слабо асимметричное. Боковая лопасть L по своей глубине значительно мельче вентральной и имеет четко асимметричную форму с выпуклой внешней стороной и уплощенной внутренней. Второе наружное седло L/U и умбональная лопасть U обладают простой округлой формой. Второе внутреннее седло U/I асимметричное, в конечной стадии онтогенеза – с уплощенной вершиной. Внутренняя боковая лопасть I небольшая, ланцетовидная с уплощенной внутренней стороной и выпуклой внешней. Первое внутреннее седло I/D высокое, узкое, слабо сжатое в основании. Дорсаль-





**Рис. 7.** Лопастные линии (*а*, *б*) и поперечный орнамент (*в*) *Kolymoglaphyrites lazarevi* sp. nov.: *а* – паратип № 175/98-3 при Д 7.8 мм, Ш 4.3 мм, В 2.8 мм, зеркальное отображение линии (×15); *б* – голотип № 175/98-1 при Д 14 мм, Ш 7 мм, В 5.3 мм (×8); *в* – паратип № 175/98-2 при Д 10.5 мм, Ш 5.7 мм, В 4 мм, зеркальное отображение орнамента (×11).



**Рис. 8.** Лопастная линия (*а*), пережим (*б*) и поперечное сечение (*в*) *Uraloceras margaritae* sp. nov. (голотип № 175/98-4): *а*, *б* – при Д–10 мм, В 3.5 мм, зеркальное отображение линии и пережима (×11); *в* – при Д 14.9 мм (×3).

ная лопасть D глубокая умеренно узкая, веретенообразная.

Материал. 5 экз. удовлетворительной сохранности из типового местонахождения.

#### НАДСЕМЕЙСТВО NEOICOCERATACEAE HYATT, 1900

СЕМЕЙСТВО PARAGASTRIOCERATIDAE RUZHENCEV, 1951

#### Род *Uraloceras* Ruzhencev, 1936

*Uraloceras margaritae* Kutugin et Ganelin, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1

Название вида в честь Маргариты Федоровны Богословской, специалиста по каменноугольным и пермским амmonoидеям.

Голотип – Геол. музей ИГАБМ СО РАН № 175/98-4; Омолонский массив, р. Мунугуджак; мунугуджакский надгоризонт, огонерский гори-

зонт, средняя часть мунугуджакской свиты, сакмарский ярус, предположительно нижний подъярус.

**Форма.** Раковина мелкая (немногом более 15 мм), узкая, с умбо среднего размера (субвиргакон). Вентральная сторона узкая, боковые стороны широкие, слегка уплощенные, умбональные стенки крутые. Поперечное сечение оборота полуэллипсоидное, тяготеющее к треугольно-округлому с максимальной шириной в приумбональной части (рис. 8, *в*). Фрагмокон имеет диаметр около 9 мм, сохранившаяся часть жилой камеры составляет более 320° (0.9 оборота). Для изучения формоизменения раковина была распилена поперек, однако внутренние обороты оказались полностью замещены вмещающей породой. В сечении установлено, что в конце онтогенеза у раковины происходило заметное сужение умбо и незначительное сокращение относительной ширины. Исходя из направленно-

сти индивидуального развития, можно сделать предположение, что при  $D$  5–8 мм раковина была субфиоконовой (узкая с умеренно широким умбо).

**Р а з м е р ы** в мм и процентные отношения

| Экз. №   | D    | Ш   | В   | У   | Ш/Д  | В/Д  | У/Д  | Ш/В   |
|----------|------|-----|-----|-----|------|------|------|-------|
| Голотип  | 14.9 | 6.7 | 5.5 | 5.4 | 45.0 | 36.9 | 36.2 | 121.8 |
| 175/98-4 | 11.3 | 5.2 | 4.0 | 4.3 | 46.0 | 35.4 | 38.1 | 130.0 |
|          | 8.6  | 4.0 | 3.0 | 3.4 | 46.5 | 34.9 | 39.5 | 133.3 |

**Медиальная спираль.** На основе изменения медиальных высот в поперечном сечении на последних оборотах наблюдается стабилизация спирали. При этом относительная медиальная высота изменяется от 23.9 до 24.4, а радиус за полуоборот увеличивается в 1.3 раза. Интенсивность роста оборота  $W_R$  немного превышает 1.7, что, учитывая размер умбо (3.6–3.9), хорошо согласуется с общим распределением родов гониатитов, выполненным Барсковым (1989), где приходится на центральную часть области распределения морфологически близкого надсемейства *Gastriocerataceae* (рис. 6, б).

**Р а з м е р ы** в мм и отношения

| Экз. №   | D     | M    | M/Д, % | R*   | r*   | R/г  | $W_R$ |
|----------|-------|------|--------|------|------|------|-------|
| Голотип  | 14.90 | 3.60 | 24.2   | 8.48 | 6.42 | 1.32 | 1.74  |
| 175/98-4 | 11.30 | 2.70 | 23.9   | 6.42 | 4.88 | 1.32 | 1.73  |
|          | 8.60  | 2.10 | 24.4   | 4.88 | 3.72 | 1.31 | 1.72  |

\* R и r рассчитаны на основе их взаимосвязи со смежными медиальными высотами оборотов по методике Кутыгина (2009).

**Орнамент** представлен тонким ретикулярным узором. При  $D = 13$  мм на  $1 \text{ мм}^2$  боковой стороны приходится 5–6 лир и 7–8 линий (табл. III, фиг. 1). Последние повторяют направление рассмотренных ниже пережимов, в области которых существенно утончаются и уплотняются. К умбональному краю орнамент сглаживается и на умбональных стенках не наблюдается.

**Скульптура.** В приумбональной части боковых сторон развиты относительно резкие радиальные ребра в количестве ~40 на последнем обороте ( $D$  15 мм). В средней части боковых сторон они резко сглаживаются и делятся на многочисленные слабо заметные вторичные ребрышки, повторяющие направление пережимов. На последнем обороте наблюдаются три резких пережима, почти радиально пересекающие приумбональную часть оборота и резко изгибающиеся вперед в вентро-латеральной части, образуя высокий вентральный выступ (рис. 8, б).

**Лопастная линия** (рис. 8, а). Неглубокая вентральная лопасть  $V_1V_1$  состоит из умеренно высокого медиального седла и двух широких ветвей со слегка заостренными основаниями. Отношение ширины вентральной ветви к ее высоте равно 1.04, а отношение высоты медиального седла к глубине

лопасти – 0.65. Высокое, относительно широкое, округлое первое наружное седло  $V/L$  в верхней половине почти симметричное. Боковая лопасть  $L$  немного короче, но значительно шире вентральных ветвей и имеет асимметричную форму с уплощенной внешней стороной и выпуклой внутренней. Причем в верхней половине стороны лопасти почти параллельны друг другу. Основание лопасти угловатое. Широкое и низкое второе наружное седло  $L/U$  имеет крутую выгнутую внешнюю сторону и округлую вогнутую внутреннюю. Умбональная лопасть  $U$  воронковидная со слегка угловатым основанием, расположенным в середине умбональной стенки. Внутренний отрезок лопастной линии не изучен.

**С р а в н е н и е.** Описанный вид отличается от всех известных уралоцерасов грубыми ребрами, глубокими, с высоким вентральным выступом, пережимами и относительно не широкими ветвями вентральной лопасти, уступающими по ширине боковой лопасти.

**З а м е ч а н и е.** Новый вид наиболее близок к *U. simense*, распространенному в сакмарском ярусе Южного Урала. От голотипа этого вида (Руженцев, 1951, табл. XII, фиг. 8) отличается скульптурными особенностями, отмеченными выше. Однако у паратипа *U. simense* (там же, табл. XII, фиг. 9), как и у нового вида, развиты отчетливые ребра, но нет таких резких, с высоким вентральным выступом, пережимов. Других экземпляров *U. simense* в музее ПИН РАН нет, поэтому судить об изменчивости этого вида по двум морфологически различным экземплярам трудно. Одновременно мы не исключаем возможность отнесения обсуждаемого паратипа *U. simense* к виду *U. margaritae*.

**М а т е р и а л.** Голотип.

Выражаем искреннюю благодарность и глубокую признательность М.Ф. Богословской за консультацию и пожелания, которыми мы пользовались в ходе написания статьи, Т.Б. Леоновой, В.В. Митта, К.В. Борисенкову за ценные замечания и С.С. Лазареву за находку аммоноидей.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 08-05-00100, 08-05-00155, 09-04-00757) и РФФИ-Восток (грант 09-05-98518-р\_восток).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барсков И.С. Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод. М.: Изд-во МГУ, 1989. 160 с.  
 Богословская М.Ф. Становление и развитие надсемейства *Neoicocerataceae* // Ископаемые головоногие моллюски. М.: Наука, 1985. С. 59–69.  
 Богословская М.Ф., Бойко М.С. Развитие и распространение раннепермского рода *Uraloceras* (*Ammonoidea*) // Палеонтол. журн. 2002. № 6. С. 31–37.  
 Ганелин В.Г. Таймыро-Колымская подобласть // Основные черты стратиграфии пермской системы СССР. Л.: Недра, 1984. С. 111–123 (Тр. ВСЕГЕИ. Т. 286).

Ганелин В.Г., Бяков А.С., Караваева Н.И. Некоторые вопросы теории стратиграфии и стратиграфическая шкала перми Северо-Востока Азии // Пути детализации стратиграфических схем и палеогеографических реконструкций. М.: ГЕОС, 2001. С. 194–209.

Кутыгин Р.В. Форма раковин пермских аммоноидей Северо-Востока России // Палеонтол. журн. 1998. № 1. С. 20–31.

Кутыгин Р.В. *Uraloceras subsimense* – новый вид гониатитов из нижней перми Верхоянья // Новости палеонтол. и стратигр. Приложение журн. “Геология и геофизика”. 2004. Т. 45. Вып. 6–7. С. 125–131.

Кутыгин Р.В. Методика изучения формы раковин аммоноидей на примере пермских гониатитов Северо-Востока Азии // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Матер. совещания. М.: ПИН РАН, 2006. С. 96–98.

Кутыгин Р.В. Методика изучения формы медиальной спирали аммоноидей // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, система-

тика, эволюция, экология и биостратиграфия. Вып. 2. М.: ПИН РАН, 2009. С. 127–130.

Руженцев В.Е. Нижнепермские аммониты Южного Урала. I. Аммониты сакмарского яруса. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 188 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 33).

Руженцев В.Е. О семействах *Paragastrioceratidae* и *Spirolegoceratidae* // Палеонтол. журн. 1974. № 1. С. 19–29.

Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Ранненамюрские аммоноидеи. М.: Наука, 1971. 382 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 133).

Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Поздненамюрские аммоноидеи. М.: Наука, 1978. 338 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 167).

Glenister B.F., Baker C., Furnish W.M., Thomas G.A. Additional Early Permian ammonoid cephalopods from Western Australia // J. Paleontol. 1990. V. 64. № 3. P. 392–399.

Raup D.M. Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonoids // J. Paleontol. 1967. V. 41. № 1. P. 43–65.

### Объяснение к таблице III

Фиг. 1. *Uraloceras margaritae* sp. nov.; голотип № 175/98-4: 1а – с вентролатеральной стороны (×6), 1б, 1г – сбоку, 1в – с вентральной стороны (×3).

Фиг. 2–4. *Kolymoglyphyrites lazarevi* sp. nov.: 2 – голотип № 175/98-1 (×2): 2а, 2в, 2д – сбоку, 2б, 2е – со стороны устья, 2г – с вентральной стороны; 3 – паратип № 175/98-2: 3а – с вентролатеральной стороны (×5), 3б – со стороны устья, 3в – сбоку, 3г – с вентральной стороны (×3); 4 – паратип № 175/98-3 (×5): 4а, 4б, 4г – сбоку, 4в – со стороны устья, 4д – с вентральной стороны. Все: Омолонский массив, басс. р. Омолон, р. Мунугуджак, средняя часть мунугуджакской свиты, сакмарский ярус, предположительно нижний подъярус; сборы В.Г. Ганелина и др., обр. 12/ВГ-99.

## Permian Ammonoids of the Kolyma-Omolon Region: Kyrian Assemblage

R. V. Kutygin, V. G. Ganelin

This paper describes new taxa of the earliest Permian ammonoids of the Kolyma-Omolon Region: the genus *Kolymoglyphyrites* gen. nov. with the type species *K. lazarevi* sp. nov. and the species *Uraloceras margaritae* sp. nov., recognized as the Kyrian ammonoid assemblage. Judging from the analysis of the main characters, the genus *Kolymoglyphyrites* is included in the mainly Carboniferous family Glaphyritidae, which expands the interval of the vertical distribution of this family to include the Sakmarian. *Uraloceras margaritae* is considered as the initial genus in the lineage of weakly ornamented species of *Uraloceras*. Apparently, this species evolved from *Paragastrioceras sterlitamakense* at the Asselian–Sakmarian boundary to become later ancestral for *U. simense*. Based on the phylogenetic position of *U. margaritae* the Kyrian ammonoid assemblage is dated as Early Sakmarian.

**Keywords:** Ammonoids, new taxa, Permian, northeastern Russia.

