

УДК 564.53:551.736

ОНТОГЕНЕЗ ФОРМЫ РАКОВИНЫ ТИПОВОГО ВИДА РОДА NEOUDDENITES (AMMONOIDEA, MEDLICOTTIIDAE) ИЗ КУНГУРСКОГО ЯРУСА ЗАПАДНОГО ВЕРХОЯНЬЯ

© 2023 г. Р. В. Кутыгин*

Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск, 677000 Россия

**e-mail: rkutygin@mail.ru*

Поступила в редакцию 03.02.2023 г.

После доработки 09.02.2023 г.

Принята к публикации 09.02.2023 г.

Реконструкция поперечных сечений двух экземпляров типового вида *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev из кунгурского яруса Западного Верхоянья позволила установить особенности онтогенетического развития формы раковины изученного таксона. Для вида характерно медленное растяжение медиальной спирали, которое прекращается лишь на последнем обороте. Форма раковины непрерывно изменяется от очень широкой на первом обороте до очень узкой на последнем. Умбо в начале индивидуального развития незначительно расширяется, благодаря чему раковина становится эволютной. Затем умбо сильно сужается, и на последних оборотах раковина приобретает совершенно инволютную форму. В онтогенезе наблюдаются существенные изменения формы поперечного сечения оборота, позволяющие обособить четыре последовательных стадии, обозначенные как “*Eocanites*”, “*Pronorites*”, “*Prouddenites*” и “*Neouddenites*”. Выявлено отсутствие у *N. andrianovi* боковых борозд и вентролатеральных валиков, ранее относившихся к диагностическим признакам рода *Neouddenites*.

Ключевые слова: аммоноидеи, пролеканиты, *Neouddenites*, онтогенез, морфология, пермская система, Верхоянье

DOI: 10.31857/S0031031X23050033, **EDN:** XIBOXM

ВВЕДЕНИЕ

Изучая коллекцию аммоноидей, собранную В.Н. Андриановым в перми Западного Верхоянья, В.Е. Руженцев (1961) обратил внимание на примитивные для пермского уровня формы медликоттиид, которые были отнесены к новому роду *Neouddenites*. Согласно современным стратиграфическим построениям (Решения..., 2009; Budnikov et al., 2020), обнаруженные Андриановым неоуддениты происходят из нижнетумаринского подгоризонта, уверенно относимого к кунгурскому ярусу по присутствию в нем орольского и такамкытского комплексов аммоноидей (Андрианов, 1985; Kutugin, 2006). Находка обсуждаемых удденитин в верхней части нижней перми стала неожиданной, поскольку их боковая лопасть по морфогенетической организации занимает промежуточное положение между позднекаменноугольными родами *Uddenites* и *Uddenoceras*, а наличие огромного геохронологического разрыва между удденитами и неоудденитами серьезно затруднило выяснение их филогенетических связей (Leonova, 2002). Однако недавно было установлено присутствие в пограничных ка-

менноугольно-пермских отложениях Западного Верхоянья продвинутого вида рода *Prouddenites* (Кутыгин, 2020), от которого, вероятно, и отделился род *Neouddenites*, приобретший широкое географическое распространение в кунгурском веке. В составе рода выделены пять раннепермских видовых таксонов, характеризующих территории разных палеобиогеографических провинций: Верхоянье (Руженцев, 1961; Кутыгин, 2020), Омогонский массив (Андрианов, 1985), Монголия (Богословская, 1991) и Северо-Западная Канада (Nassichuk et al., 1965). Известны неоуддениты и в роудском ярусе средней перми Волго-Уральского региона (Barskov et al., 2014). Однако филогенетические связи установленных таксонов до сих пор не выяснены. Практически отсутствует информация об онтогенезе, являющемся основным ключом к познанию эволюции аммоноидей (Руженцев, 1960; Леонова, 2012). До недавнего времени для рода *Neouddenites* не было известно ни одного поперечного сечения раковины, что не позволяло понять, каким образом изменяется форма в процессе индивидуального развития. Для восполнения этого пробела впервые

изучен онтогенез формы раковины типового вида *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev, 1961.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

При выяснении особенностей онтогенетического развития формы раковины существуют два основных подхода. Согласно первому, проводится последовательное (оборот за оборотом) наращивание раковины от жилой камеры до протоконха. При этом выполняется серия изображений сечений оборотов для разных стадий онтогенеза (Михайлова, 1982), или реконструируется поперечное сечение всей раковины (Кутыгин, Князев, 2016). Другим способом является выяснение онтогенеза формы раковины по поперечным сечениям. Качественно выполненное сечение позволяет установить характер изменения основных параметров раковины в процессе индивидуального развития моллюска (Кутыгин, 2006а), а также форму медиальной спирали (Кутыгин, 2009). Для наиболее полной информации об онтогенезе и изменчивости формы раковины конкретного вида желательны серии поперечных и продольных сечений, а также “развернутые” экземпляры, для чего требуется достаточно представительный материал.

Неоуддениты являются редкой группой аммоноидей — во всем мире известно немногим более двух десятков их экземпляров, из которых 12 найдены в Западном Верхоянье. Коллекции *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev из кунгурского яруса Западного Верхоянья содержат восемь экз.: три хранятся в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН, Москва (ПИН РАН), колл. № 1802, а пять — в Ин-те геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск (ИГАБМ СО РАН), колл. № 55. Все они были собраны Андриановым в 60-х гг. прошлого века (Андрианов, 1966, 1985). Мною были отобраны два наиболее пригодных для онтогенетических исследований экземпляры (ИГАБМ, № 55/249а и ИГАБМ, № 55/629), механическая обработка которых не должна была привести к серьезной порче самих раковин. Эти два экз. были шлифованы с использованием абразивных порошков до центра протоконха по срезу поперек плоскости навивания. После полировки поверхность сечения фотографировалась под бинокулярным микроскопом Leica MZ6, оснащенным цифровой фотонасадкой. Прорисовка и измерения поперечных сечений проводились по фотоизображениям (рис. 1) на компьютере в графическом редакторе. Поскольку у рассматриваемого вида даже при наибольшей выраженности срединной борозды разница между диаметрами, измеряемыми по медиальной плоскости (“малый” диаметр) и по вентролатеральному валику (“большой” диаметр), несущественна, все вычисления, приводимые ниже, касаются только медиального диаметра.

Целесообразность в дополнительных расчетах для “большого” диаметра отсутствует.

Первый экземпляр, ИГАБМ, № 55/249а, происходит из основания орольской свиты (слои с *Tumaceras yakutorum*) р. Дьеленджа (верховья р. Тумара). Он представлен обломком внешнего оборота относительно крупного фрагмокона и частично сохранившимися внутренними оборотами. Часть внутренних оборотов была спилена для исследования онтогенеза лопастной линии (Кутыгин, 2020, рис. 6, в, г). У оставшегося фрагмента сделано поперечное сечение. Экземпляр характеризуется единой цветовой тональностью раковинного вещества и вмещающей породы, поэтому для выделения контура раковины поверхность шлифовки протравливалась слабым раствором соляной кислоты.

Второй экз., ИГАБМ, № 55/629, был обнаружен в орольской свите р. Эндыбал (верховья р. Дулгалах). Он сохранился лишь в виде разрозненных обломков фрагмокона и гипсового слепка жилой камеры (Кутыгин, 2020, табл. III, фиг. 8), выполненного Андриановым по сохранившемуся в породе отпечатку. Судя по всему, большая часть экземпляра была выщелочена, однако из обломков мне удалось собрать внутреннюю часть раковины, а рыхлую поверхность закрепить цианакрилатным клеем, что предотвратило дальнейшее разрушение образца. Благодаря резкому контрасту между раковинным веществом и вмещающей породой, использование кислоты на поверхности шлифовки не требовалось.

РЕКОНСТРУКЦИЯ ПОПЕРЕЧНОГО СЕЧЕНИЯ

Поперечные сечения обоих экземпляров являются фрагментарными (рис. 1), что несколько усложнило выяснение онтогенетического изменения основных признаков (относительные ширина и высота оборотов, размер умбо). Однако форма спирали аммоноидей обладает закономерностями, позволяющими рассчитать диаметр раковины по сохранившемуся фрагменту. В середине XIX в. особенностям спирального навивания раковин беспозвоночных большое внимание уделяли Г. Мозли (Moseley, 1838) и, в особенности, К. Науманн (Naumann, 1840, 1846 и др.). Они доказали, что раковины сворачиваются не по логарифмической спирали, а по кривой особой формы, названной Науманном конхоспиралью. Для изучения конхоспирали Науманн предлагал очень трудоемкий способ, который у современных исследователей признания не нашел. Однако метод Мозли и Науманна, заключающийся в определении приращения медиальной высоты за полный оборот, может успешно применяться при расчете диаметра раковины без сохранившихся частей, как в нашем случае с неоудденитами.

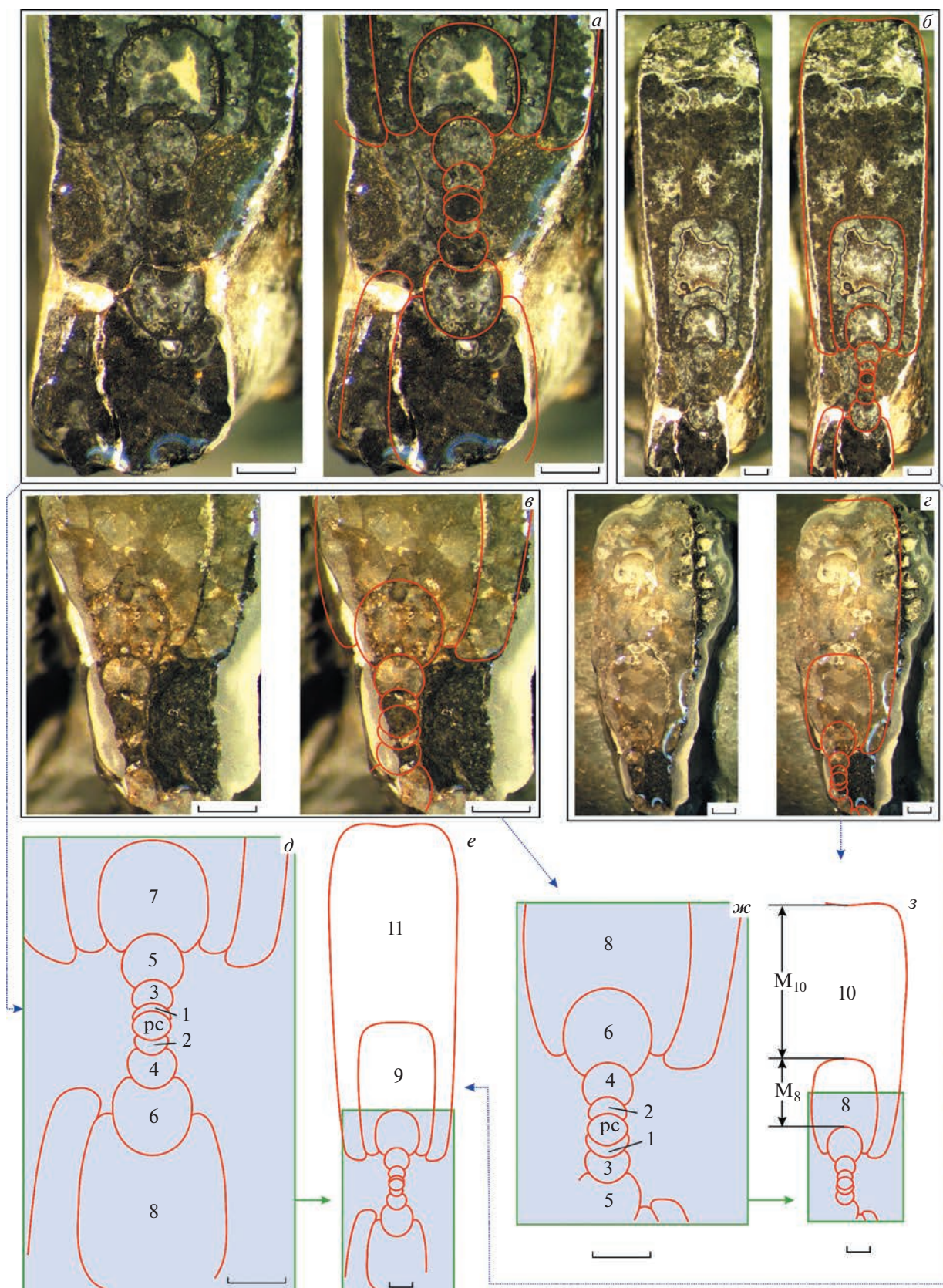


Рис. 1. Реконструкции поперечных сечений раковин *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev, 1961: *a, б, д, е* – экз. ИГАБМ, № 55/249а; *в, г, ж, з* – экз. ИГАБМ, № 55/629. Обозначения: *рс* – протоконх, числа на поперечных сечениях – номера полуоборотов, *M8* и *M10* – медиальная высота восьмого и десятого полуоборотов. Длина масштабных отрезков 1 мм.

Особое значение Науманном придавалось выяснению изменения в онтогенезе показателя спирали p , равного отношению двух последовательных медиальных высот оборотов, что по нашей системе обозначений будет выглядеть: $p_n = M_n/M_{n-2}$, где n — порядковый номер полуоборота с ведением счета от протоконха к жилой камере моллюска. В случае логарифмической формы спирали значение p для всех оборотов раковины должно быть постоянным, однако у аммоидей этот показатель меняется, образуя экзо- и эндостенные части спирали (Шульга-Нестеренко, 1925). При

нормальном навивании изменение показателя p в онтогенезе происходит однонаправленно на протяжении оборота и более. Эксцентричность в навивании приводит к резким разнонаправленным изменениям показателя p и M/D в поперечном сечении через каждый полуоборот. Удденитины заметной эксцентричностью навивания не отличаются, поэтому, используя методику Мозли-Науманна, можно восстановить размеры отсутствующих полуоборотов.

Размеры в мм и отношения

Экз. №	n	D	M	W	H	U	p	M/D	WER	W/D	H/D	U/D	W/H
55/249a	pc	0.51		0.66						1.294			
	1	0.67	0.16	0.66	0.28			0.239		0.985	0.418		2.357
	2	0.92	0.25	0.58	0.33	0.31		0.272	1.885	0.630	0.359	0.337	1.758
	3	1.30	0.38	0.71	0.50	0.47		0.292	1.997	0.546	0.385	0.362	1.420
	4	1.85	0.55	0.85	0.70	0.65	2.200	0.297	2.025	0.459	0.378	0.351	1.214
	5	2.64	0.79	1.07	0.94	1.00	2.079	0.299	2.036	0.405	0.356	0.379	1.138
	6	3.79	1.15	1.38	1.35	1.50	2.091	0.303	2.061	0.364	0.356	0.396	1.022
	7	5.48	1.69	1.90	1.93	2.20	2.139	0.308	2.091	0.347	0.352	0.401	0.984
	8	8.00***	2.52**	2.50	3.20	2.87	2.194*	0.315	2.133	0.313	0.400	0.359	0.781
	9	11.80***	3.80	3.34	5.77	2.83	2.249	0.322	2.175	0.283	0.489	0.240	0.579
	10	17.49***	5.69**	4.50	9.25	2.48	2.256*	0.325	2.197	0.257	0.529	0.142	0.486
55/629	pc	0.54		0.69						1.278			
	1	0.74	0.20	0.74	0.40			0.270		1.000	0.541		1.850
	2	1.03	0.29	0.66	0.39	0.24		0.282	1.937	0.641	0.379	0.233	1.692
	3	1.45	0.42	0.77	0.56	0.50		0.290	1.982	0.531	0.386	0.345	1.375
	4	2.06	0.61	0.87	0.74	0.76	2.103	0.296	2.018	0.422	0.359	0.369	1.176
	5	2.96***	0.90**	1.13	1.05	1.17	2.134*	0.303	2.059	0.382	0.355	0.395	1.076
	6	4.28***	1.32	1.53	1.51	1.72	2.164	0.309	2.092	0.357	0.353	0.402	1.013
	7	6.24***	1.96**	2.10	2.30	2.43	2.188*	0.314	2.127	0.337	0.369	0.389	0.913
	8	9.16***	2.92	2.90	4.10	2.76	2.212	0.319	2.156	0.317	0.448	0.301	0.707
	9	13.56***	4.40**	3.90	6.90	2.60	2.243*	0.324	2.191	0.287	0.507	0.191	0.565
	10	20.20***	6.64	5.29	11.00	2.30	2.274	0.329	2.220	0.262	0.545	0.114	0.481
Модель	$n-1$	37.50		8.30	21.33	2.40			2.232	0.221	0.569	0.064	0.389
	n	56.00		11.50	32.30	2.40			2.230	0.205	0.577	0.043	0.356
	пк	0.50		0.66						1.320			
	1	0.65	0.15	0.69	0.31			0.231		1.062	0.477		2.226
	2	0.89	0.24	0.66	0.33	0.25		0.270	1.878	0.742	0.371	0.281	2.000
	3	1.25	0.36	0.71	0.48	0.44	2.393	0.288	1.972	0.568	0.384	0.352	1.479
	4	1.77	0.52	0.83	0.66	0.63	2.175	0.295	2.012	0.469	0.373	0.356	1.258
	5	2.53	0.76	1.02	0.90	0.97	2.106	0.299	2.037	0.403	0.356	0.383	1.133
	6	3.63	1.11	1.33	1.28	1.45	2.117	0.304	2.067	0.366	0.353	0.399	1.039
	7	5.26	1.63	1.81	1.87	2.11	2.156	0.310	2.100	0.344	0.356	0.401	0.968
	8	7.69	2.43	2.46	3.06	2.76	2.199	0.316	2.137	0.320	0.398	0.359	0.804
	9	11.30	3.65	3.31	5.40	2.84	2.239	0.322	2.175	0.293	0.478	0.251	0.613
	10	16.80	5.49	4.45	8.81	2.59	2.259	0.326	2.203	0.265	0.524	0.154	0.505
	11	25.10	8.27	5.92	13.77	2.52	2.266	0.329	2.224	0.236	0.549	0.100	0.430
	12	37.50	12.40	8.12	21.32	2.41	2.259	0.331	2.232	0.217	0.569	0.064	0.381
	13	56.00	18.50	11.50	32.31	2.37	2.237	0.330	2.230	0.205	0.577	0.042	0.356

n — порядковый номер полуоборота от протоконха (pc), p — показатель спирали Мозли-Науманна (M_n/M_{n-2}), WER — скорость возрастания оборотов $(D/(D-M))^2$.

* расчет по формуле $p_n = (p_{n-1} + p_{n+1})/2$.

** расчет по формуле $M_n = (p_{n-1} + p_{n+1})/2$.

*** расчет по формуле $D_n = D_{n-1} + M_n$.

Сечения несохранившихся оборотов (рис. 2, а, б) были реконструированы посредством интерполяции основных значений (ширина и высота оборотов) и наложением поперечных сечений предыдущего и последующего оборотов, растянутых под рассчитанные значения. Поперечное сечение внешнего оборота было реконструировано по гипсовому слепку и сохранившимся в породе отпечаткам экз. № 55/629 (рис. 2, в). На основе средних значений и с помощью наложения сечений оборотов обоих экземпляров составлена модель поперечного сечения (рис. 2, г), форма которого является промежуточной между изученными образцами, а форма внешнего оборота заимствована у экз. № 55/629. Подобная модель поперечного сечения необходима для визуализации изменения формы раковины в онтогенезе.

ОНТОГЕНЕЗ

Первым шагом в реконструкции онтогенетического развития формы раковины является изучение медиальной спирали. Наиболее эффективный индикатор формы спирали — это относительная медиальная высота (M/D), онтогенетическое изменение которой может свидетельствовать о тенденциях сжатия или растяжения в навивании оборотов (Кутыгин, Князев, 2017). В западной литературе большое внимание уделяется скорости навивания (возрастания) оборотов WER (whorl expansion rate), равной квадрату отношения диаметра раковины к диаметру предыдущего полуоборота: $WER = (D/(D - M))^2$. Этот показатель предложен Д. Корном (Korn, 2000; Klug, 2001) взамен ранее использовавшегося под аналогичным названием показателя Д. Раупа, равного отношению квадратов большого и малого радиусов раковины за полуоборот (Raup, 1966). Нетрудно заметить, что диаграммы изменения в онтогенезе M/D и WER являются идентичными (рис. 3) и фактически дублируют друг друга. Возникает сомнение в целесообразности использования более громоздкого для вычисления показателя WER, поскольку процедура возведения в квадрат отношения двух смежных диаметров не имеет практического смысла. Судя по двум изученным сечениям, для вида *Neouddenites andrianovi* в онтогенезе характерен плавный рост M/D от 0.27 до 0.33 (растяжение спирали), который ослабевает и полностью прекращается на последнем обороте.

Протоконх *Neouddenites andrianovi* по отношению ширины к диаметру (Кутыгин, 2006б) скорее валиковидный, чем шаровидный. Его диаметр в поперечных сечениях составляет 0.51–0.54 мм, что существенно больше, чем у раннепермских мелликогитид Южного Урала (Захаров, 1984). Первый полуоборот очень низкий, облегающий почти половину протоконха. Второй полуоборот

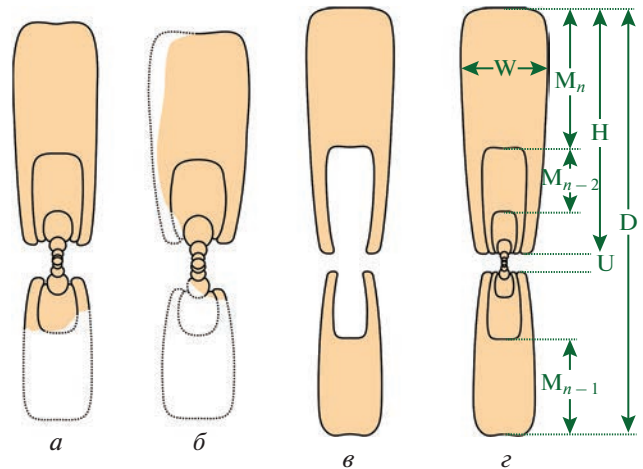


Рис. 2. Реконструкции поперечного сечения раковин *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev и основные измерения: а — экз. ИГАБМ, № 55/249а при $D = 26.0$ мм ($\times 2.0$); б — экз. ИГАБМ, № 55/629 при $D = 20.2$ мм ($\times 2.5$); в — внешний оборот экз. ИГАБМ, № 55/629, реконструированный по гипсовому слепку и отпечаткам раковины при $D = 56.0$ мм ($\times 1.0$); г — поперечное сечение (модель) при $D = 56.0$ мм ($\times 1.0$), построенное на основе расчетов средних значений и совмещения поперечных сечений экз. ИГАБМ, № 55/249а и ИГАБМ, № 55/629. Обозначения: D — диаметр раковины, W и H — ширина и высота оборота, U — диаметр умбо, M_n , M_{n-1} и M_{n-2} — медиальные высоты полуоборотов n , $n-1$ и $n-2$.

резко сужается и возрастает в высоту, приобретая широкоовальную форму и формируя умбо среднего размера.

На протяжении первых шести полуоборотов наблюдается сильное сужение раковины (уменьшение W/D от 1.0 до 0.36) и не столь значительное расширение умбо (от 0.23–0.34 до 0.4) (рис. 4). При этом на протяжении пятого и шестого полуоборотов (D 2.5–4.8 мм) раковина становится узкой и эволютивной, с относительно широким и крайне неглубоким умбо. Сами обороты слабо объемлющие, их поперечное сечение имеет круглую форму. Аналогичные сечения характерны для рода *Eocanites* (Vöhringer, 1960; Korn, 1994), считающегося исходным таксоном в эволюционном развитии отряда Prolecanitida (Furnish et al., 2009). Пятый и шестой полуобороты, отнесенные в онтогенезе *N. andrianovi* к стадии “*Eocanites*” (рис. 5), по своей форме обособляются от менее эволютивных и существенно более широких предыдущих полуоборотов. К концу стадии сечение оборота заметно вытягивается вдоль плоскости навивания, становясь высокоовальным.

Важное преобразование в форме раковины начинается с седьмого полуоборота (D ок. 5 мм): вентральная и боковые стороны уплощаются, а поперечное сечение оборота приобретает высокопрямоугольную форму. Сужение раковины за-

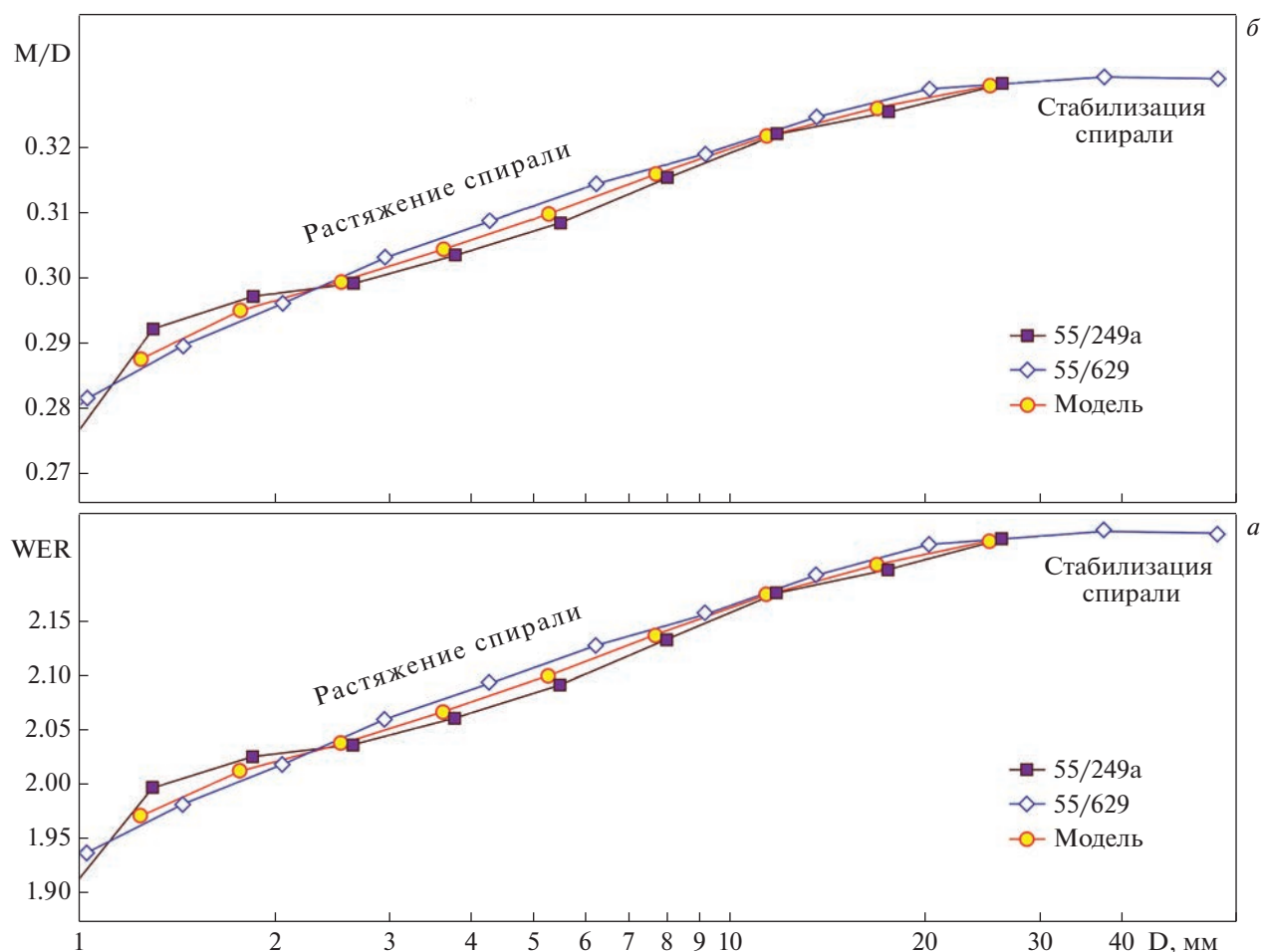


Рис. 3. Диаграммы изменения WER (a) и M/D (б) в онтогенезе *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev.

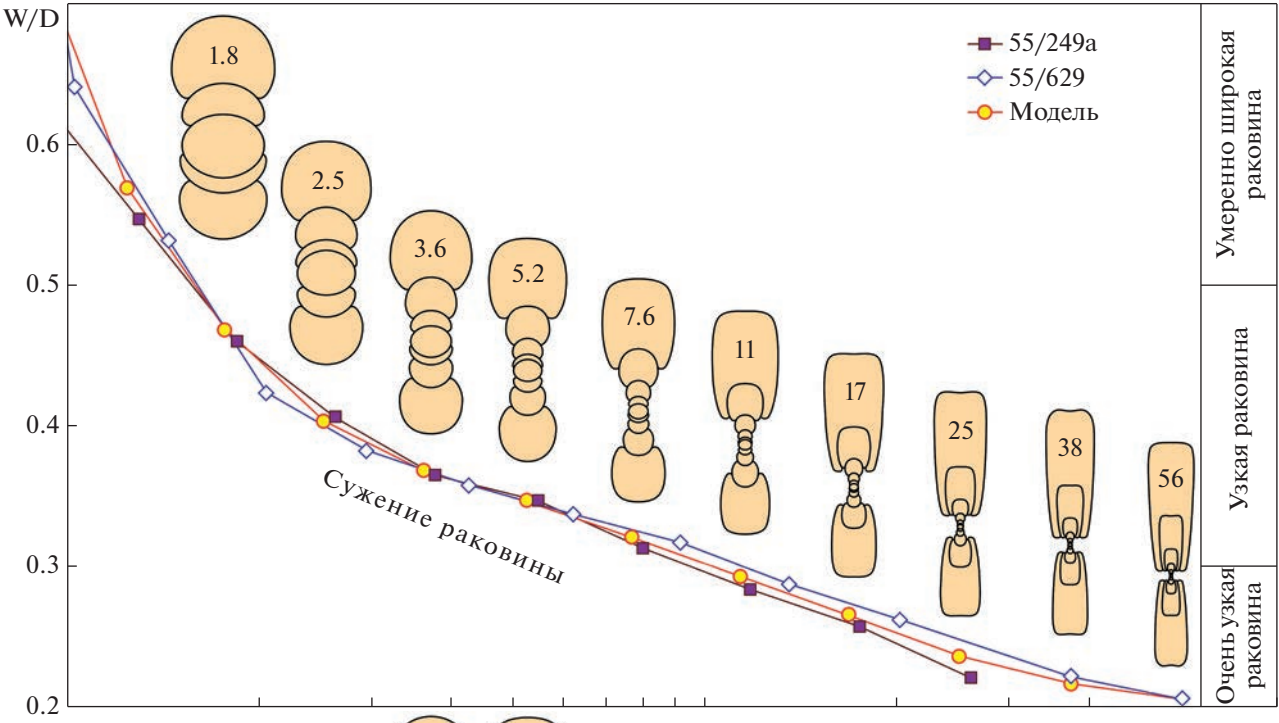
медляется, а расширение умбо сменяется сужением. Форма раковины на седьмом и в первой половине восьмого полуоборотов (D 5–8.5) в общих чертах близка к таковой типичного *Pronorites* (Nikolaeva, 2008, табл. 1, фиг. 5), с которым условно связывается новая стадия онтогенетического развития. Помимо общности в форме раковины с древними проноритами, у верхоянских неоудденитов проявляется отличительная черта — сжатость раковины в приумбональной части.

Со второй половины восьмого до начала десятого полуоборотов (D 9–18 мм) значительно усиливается объемлемость оборотов за счет сужения умбо: новый оборот закрывает предшествующий вначале наполовину, затем полностью, а в конце стадии нависает ниже умбонального шва предыдущего оборота. Платиконовая форма раковины в начале стадии близка к наиболее древнему виду рода *Prouddenites* — *P. primus* Miller из касимовского яруса Техаса (Руженцев, 1949, рис. 44, а). Подобно техасскому проуддениту, верхоянский неоудденит умеренно эволютный с сильно объ-

емлющими оборотами и слегка выпуклой уплощенной вентральной стороной. В середине девятого полуоборота вентральная сторона становится вогнутой, как у более молодых проудденитов (*P. terminalis*) из гжельских отложений Южного Урала (Руженцев, 1950, табл. II, фиг. 3, 4).

Завершающая стадия онтогенеза, приходящаяся на полуобороты 10–13 (D 19–56 мм), связана с формированием формы раковины, характерной для типового вида рода *Neouddenites*. Платиконовая раковина продолжает медленно сужаться, а умбо становится очень узким, приобретая цилиндрическую форму, поскольку его диаметр на последних оборотах почти не меняется. В начале стадии на относительно широкой вентральной стороне формируется неглубокая срединная борозда, которая к завершающей части онтогенеза (на последнем полуобороте) исчезает. Поперечное сечение на всей стадии, обозначенной как “*Neouddenites*” (см. рис. 5), имеет трапециевидную форму, сильно вытянутую в высоту, с наибольшей шириной возле вентролатерального

б



а

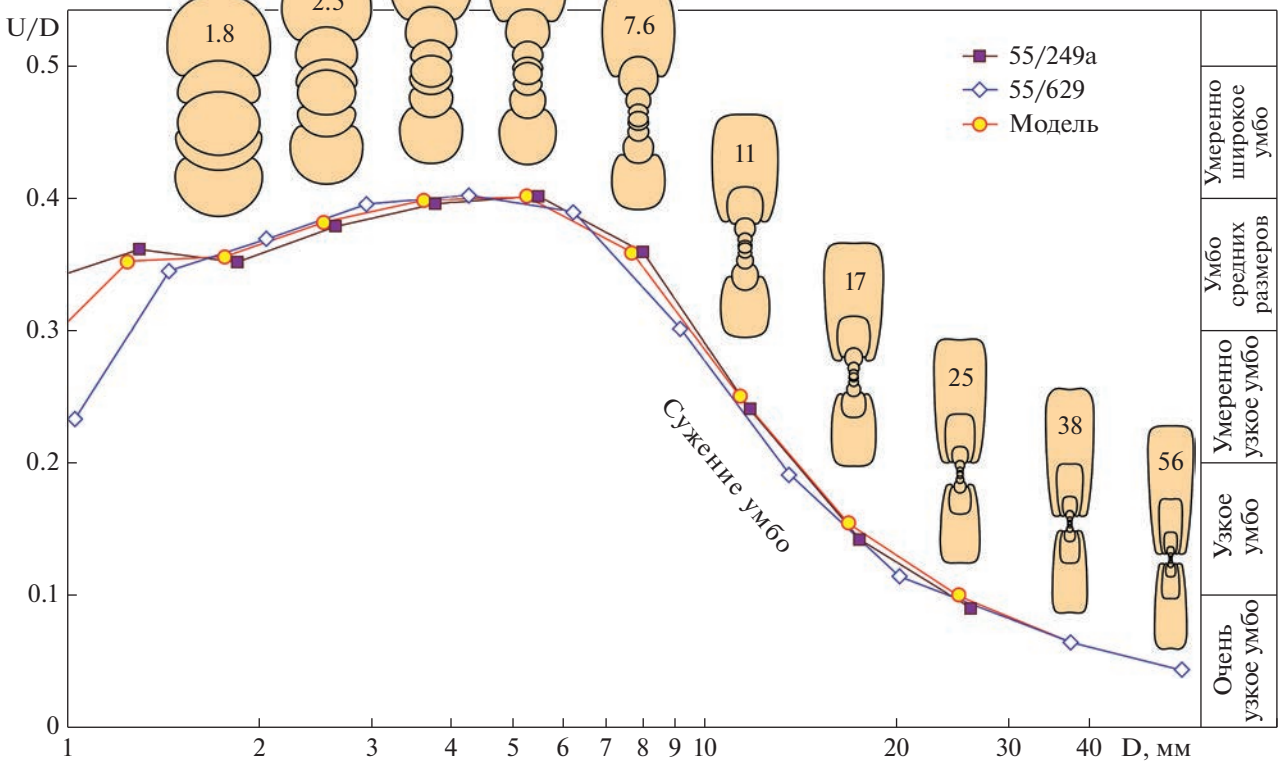


Рис. 4. Диаграммы изменения U/D (а) и W/D (б) в онтогенезе Neouddenites andrianovi Ruzhencev.

края. Здесь необходимо отметить, что форма сечения оборота типового вида Neouddenites для остальных раннепермских неоудденитов неха-

рактерна, поскольку их внешние обороты имеют отчетливые срединную и боковые борозды, разделенные хорошо выраженными вентролатераль-

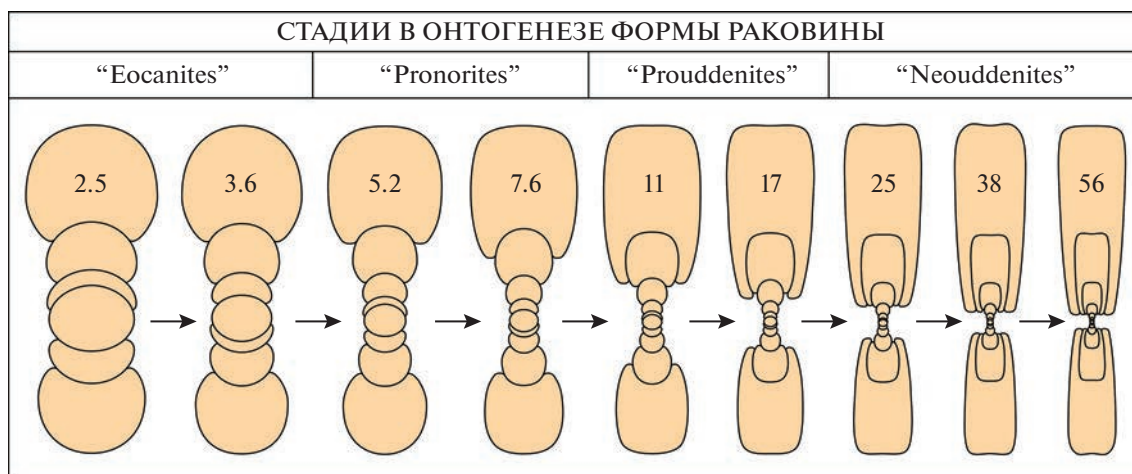


Рис. 5. Изменение поперечного сечения *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev в онтогенезе и стадии развития формы раковины. На сечениях показан диаметр раковины в мм.

ными валиками, подобно *Uddenites convexus* Ruzhencev из верхнего карбона Южного Урала (Руженцев, 1949, рис. 51).

ОБСУЖДЕНИЕ

Существуют резкие морфологические отличия *Neouddenites andrianovi* от всех остальных раннепермских представителей рода, в т.ч. и от *N. echien-sis* из артинского яруса Западного Верхоянья (Кутыгин, 2020), что требует отдельных объяснений.

Род *Neouddenites* в артинско–кунгурское время пережил хабахский кризис, приведший к почти полному исчезновению морских биот Верхоянского бассейна (Кутыгин, Рожин, 2015). С началом раннетумаринской трансгрессии, сменившей хабахскую регрессию, произошло восстановление верхоянского сообщества аммоноидей, которое сохранило лишь местные (арктические) таксоны парагастриоцератид (*Tumaroceras* и *Paratumaroceras*) и удденитин (*Neouddenites*) (Kutygin, 2006). В то время сообщество пополнилось лишь одним экзотическим элементом — монголоцератидами рода *Biarmiceras* (Леонова и др., 2005). Не исключено, что именно “хабахский стресс” привел к существенному упрощению формы раковины верхоянских неоудденитов — утрате боковых борозд и вентролатеральных валиков.

Возникает парадокс, касающийся таксономических признаков рода. Принято считать, что важной характерной чертой неоудденитов является сложное поперечное сечение внешних оборотов со срединной и боковыми бороздами и выдающимися вентролатеральными валиками (Furnish et al., 2009). Это неудивительно, поскольку такую форму имеют все известные неоуддениты из нижней перми Монголии, Оломонского массива, Северной Америки и артинского яруса Вер-

хоянья. *Neouddenites andrianovi* этим признаком не обладает ни на внешних оборотах, ни на более ранних стадиях онтогенеза. Если отталкиваться от характеристики типового вида, то в качестве диагноза рода *Neouddenites* приоритетной должна быть простая форма раковины с трапециевидным, сильно вытянутым вверх поперечным сечением с наибольшей шириной в вентролатеральной части. Возможно, неоудденитов с боковыми бороздами и вентролатеральными валиками, напоминающих позднекаменноугольного *Uddenites convexus* Ruzhencev, следует рассматривать в качестве отдельного рода или подрода, но для этого требуется гораздо больше материала лучшей сохранности.

Интересно отметить, что среднепермские *Neouddenites*, известные только в казанских отложениях Волго-Уральского региона (Barskov et al., 2014, табл. 1, фиг. 1, 2), также обладают простой трапециевидной формой сечения оборота без отчетливых боковых борозд и вентролатеральных валиков. Поскольку среди кунгурских неоудденитов подобное сечение оборота характерно лишь для верхоянского *N. andrianovi*, можно предположить, что последний вид являлся предковым для волго-уральских неоудденитов.

ВЫВОДЫ

Реконструкция поперечных сечений двух экземпляров типового вида *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev, 1961 из кунгурского яруса Западного Верхоянья позволила выявить особенности онтогенетического развития его формы раковины. Для него характерно медленное растяжение медиальной спирали (M/D увеличивается от 0.27 до 0.33), которое прекращается лишь на последнем обороте. Раковина в онтогенезе изменяется от

очень широкой на первом обороте до очень узкой на последнем (непрерывно уменьшается W/D). Умбо в начале индивидуального развития моллюска незначительно расширяется, благодаря чему раковина становится эволютной. В дальнейшем умбо интенсивно сужается, и на последних оборотах раковина становится совершенно инволютной. В онтогенезе наблюдаются существенные изменения в форме поперечного сечения оборотов, а также степени объемлемости, что позволяет для полуоборотов 5–13 выделить четыре последовательных стадии развития: “Eo-canites” → “Pronorites” → “Prouddenites” → → “Neouddenites”, каждая из которых обладает специфическими особенностями формы раковины.

* * *

Выражаю искреннюю благодарность Т.Б. Леоновой и С.В. Николаевой (ПИН РАН) за ценные замечания. Палеонтологические исследования выполнены по госзаданию ИГАБМ СО РАН (FUEM-2019-0002); биостратиграфическое обоснование проведено за счет гранта Российского научного фонда № 22-77-10028, <https://rscf.ru/project/22-77-10028/>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреанов В.Н. Верхнепалеозойские отложения Западного Верхоянья. М.: Наука, 1966. 133 с.
- Андреанов В.Н. Пермские и некоторые каменноугольные аммоноидеи северо-востока Азии. Новосибирск: Наука, 1985. 180 с.
- Богословская М.Ф. Класс Cephalopoda // Пермские беспозвоночные Южной Монголии. М.: Наука, 1991. С. 139–141.
- Захаров Ю.Д. Онтогенез пермских Pronoritidae и Medlicottiidae и проблема происхождения цератитов // Систематика и эволюция беспозвоночных Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 23–40.
- Кутигин Р.В. Методика изучения формы раковин аммоноидей на примере пермских гониатитов северо-востока Азии // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. М.: ПИН РАН, 2006а. С. 96–98.
- Кутигин Р.В. Особенности внешней формы протоконов и аммонителл пермских гониатитов Северо-Востока Азии // Отечеств. геология. 2006б. № 5. С. 105–109.
- Кутигин Р.В. Методика изучения формы медиальной спирали аммоноидей // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Вып. 2. М.: ПИН РАН, 2009. С. 127–130.
- Кутигин Р.В. Пермские аммоноидеи семейства Medlicottiidae в Верхоянье // Палеонтол. журн. 2020. № 6. С. 13–25.
- Кутигин Р.В., Князев В.Г. Об онтогенезе позднеокеанского вида аммонитов *Amoeboeceras transitorium* Spath, 1935 // Золотой век российской малакологии. Сб. трудов Всеросс. науч. конф. М., Саратов: ПИН РАН, СГТУ, “Кузница рекламы”, 2016. С. 153–158.
- Кутигин Р.В., Князев В.Г. Особенности онтогенетического развития формы раковин ранних представителей позднеюрского рода *Amoeboeceras* (Ammonoidea) // Наука и образование. 2017. № 1. С. 20–28.
- Кутигин Р.В., Рожин С.С. Основные этапы и события в истории развития биот Верхоянского бассейна пермского периода // Разведка и охрана недр. 2015. № 11. С. 9–12.
- Леонова Т.Б. Онтофилогенетические исследования палеозойских аммоноидей // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. № 2. С. 237–248.
- Леонова Т.Б., Кутигин Р.В., Шиловский О.П. Новые данные о составе и развитии пермского надсемейства *Roranoecerataceae* (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2005. № 5. С. 20–29.
- Михайлова И.А. Методика онтогенетического изучения аммоноидей // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1982. Т. 57. Вып. 3. С. 107–114.
- Решения Третьего межведомственного регионального стратиграфического совещания по докембрию, палеозою и мезозою северо-востока России / Ред. Корень Т.Н., Котляр Г.В. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2009. 268 с.
- Руженцев В.Е. Систематика и эволюция семейств *Pronoritidae* Frech и *Medlicottiidae* Karpinsky. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 206 с.
- Руженцев В.Е. Верхнекаменноугольные аммониты Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 220 с.
- Руженцев В.Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 331 с.
- Руженцев В.Е. Первые аммоноидеи из пермских отложений Верхоянья // Палеонтол. журн. 1961. № 2. С. 50–63.
- Шульга-Нестеренко М.И. О спиралях артинских аммонитов // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1925. Т. 3. № 1–2. С. 124–146.
- Barskov I.S., Leonova T.B., Shilovsky O.P. Middle Permian cephalopods of the Volga–Ural Region // Paleontol. J. 2014. V. 48. № 13. P. 1331–1414.
- Budnikov I.V., Kutygin R.V., Shi G.R. et al. Permian stratigraphy and paleogeography of Central Siberia (Angaraland) – A review // J. Asian Earth Sci. 2020. V. 196. P. 1–21.
- Furnish W.M., Glenister B.F., Kullmann J., Zhou Z. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt L. Mollusca 4. Revised. V. 2. Carboniferous and Permian Ammonoidea (Goniatitidae and Prolecanitida). Lawrence, Kansas: Univ. Kansas, Paleontol. Inst., 2009. 258 p.
- Klug C. Life-cycles of some Devonian ammonoids // Lethaia. 2001. V. 34. № 3. P. 215–233.
- Korn D. Devonische und karbonische Prionoceraten (Cephalopoda, Ammonoidea) aus dem Rheinischen Schiefergebirge // Geol. und Paläontol. in Westfalen. 1994. Bd 30. S. 1–85.
- Korn D. Morphospace occupation of ammonoids over the Devonian–Carboniferous boundary // Paläontol. Z. 2000. V. 74. № 3. P. 247–257.
- Kutygin R.V. Permian ammonoid associations of the Verkhoyansk Region, Northeast Russia // J. Asian Earth Sci. 2006. V. 26. № 3–4. P. 243–257.

Leonova T.B. Permian ammonoids: Classification and phylogeny // *Paleontol. J.* 2002. V. 36. Suppl. 1. P. S1–S114.

Moseley H. On the geometrical forms of turbinated and discoid shells // *Phil. Trans. R. Soc. London.* 1838. Pt 2. P. 351–370.

Nassichuk W.W., Furnish W.M., Glenister B.F. The Permian ammonoids of Arctic Canada // *Geol. Surv. Canada.* 1965. Bull. 131. P. 1–56.

Naumann C.F. Ueber die Spiralen der Ammoniten // *Annalen der Physik.* 1840. Bd 60. № 10. S. 245–259.

Naumann C.F. Ueber die Spiralen der Conchylien // *Abh. bei Begründ. d. Kön. Sächs. Gesell. d. Wiss. Leipzig,* 1846. S. 151–196.

Nikolaeva S.V. The Carboniferous ammonoids from the Gilbertson Collection described by John Phillips // *Palaeontogr. Soc. Monogr.* 2008. Publ. № 626. P. 1–70.

Raup D.M. Geometric analysis of shell coiling: General problems // *J. Paleontol.* 1966. V. 40. № 5. P. 1178–1190.

Vöhringer E. Die Goniatiten der unterkarbonischen Gattendorfia-Stufe im Hönnetal (Sauerland) // *Fortschr. Geol. Rheinland und Westfalen.* 1960. Bd 3. № 1. S. 107–196.

Shell Ontogeny of the Type Species of the Genus *Neouddenites* (Ammonoidea, Medlicottiidae) from the Kungurian of Western Verkhoyanie

R. V. Kutugin

Diamond and Precious Metal Geology Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677000 Russia

Reconstructions of the cross sections of two specimens of the type species of *Neouddenites*, *N. andrianovi* Ruzhencev from the Kungurian of Western Verkhoyanie revealed features of its ontogenetic development. The species is characterized by slow extension of the medial spiral, which only stops at the last whorl. The shell shape continuously changes from very wide at the first whorl to very narrow at the last whorl. The umbilicus at the beginning of ontogeny expands slightly, making the shell evolute. The umbilicus then strongly narrows, and at the last whorls the shell acquires a completely involute shape. Significant changes in the shape of the whorl cross section are observed throughout ontogeny allowing recognition of four successive stages, designated as “*Eocanites*”, “*Pronorites*”, “*Prouddenites*”, and “*Neouddenites*”. *Neouddenites andrianovi* was found to lack lateral grooves and ventrolateral ridges, previously considered to be diagnostic characters of the genus *Neouddenites*.

Keywords: ammonoids, prolecanitids, *Neouddenites*, ontogeny, morphology, Permian, Verkhoyanie