

УДК 564.533.3

ОНТОГЕНЕЗ РАКОВИН ЦЕРАТИТОВ *OTOCERAS CONCAVUM* TOZER И ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ОТОЦЕРАТИД

© 2024 г. Р. В. Кутыгин^а, *, А. Н. Килясов^а

^аИнститут геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск, 677000 Россия

*e-mail: rkutygin@mail.ru

Поступила в редакцию 17.11.2023 г.

После доработки 27.12.2023 г.

Принята к публикации 27.12.2023 г.

В результате детального изучения поперечных сечений наиболее древних (позднепермских) представителей рода *Otoceras* Griesbach (*O. concavum* Tozer) из основания некучанской свиты верховьев р. Восточная Хандыга Южного Верхоянья выяснены особенности изменения в онтогенезе формы их раковин. Определены тенденции изменения основных показателей раковины в процессе ее роста, выявлена цикличность сужения и расширения раковины, установлена последовательность изменения формы сечения оборота. Прослежено формирование килей и возникновение трикаринатной формы вентральной стороны. Определение преобразований формы раковины в онтогенезе *O. concavum* способствует диагностике мелкорослых отоцерасов и может послужить основой для последующей реконструкции морфогенетического развития семейства *Otoceratidae*. Установленная на средней стадии онтогенеза пентакаринатная форма внешней части оборота может являться признаком, унаследованным от предка – рода *Avushoceras* Ruzhencev.

Ключевые слова: аммоноидеи, цератиты, *Otoceras*, онтогенез, морфология, терминальная пермь, чансинский ярус, Верхоянье

DOI: 10.31857/S0031031X24030043 EDN: EPGNTU

ВВЕДЕНИЕ

Длительное время нижняя граница триасовой системы и индского яруса фиксировалась по появлению в разрезе представителей рода *Otoceras* Griesbach (Diener, 1897; Spath, 1935; Попов, 1956; Tozer, 1994; Dagys, Ermakova, 1996 и др.). В Бореальной области (Арктическая Канада и Верхоянье) в основании триаса выделялись зоны *Otoceras concavum* и *Otoceras boreale* (Tozer, 1967; Дагис и др., 1986; Дагис, Ермакова, 1993), а в Тетической (Гималаи) – *Otoceras woodwardi* (Diener, 1912). Учитывая тот факт, что время существования рода *Otoceras* в масштабе геологической летописи было незначительным (Tozer, 1989), находка даже неопределимого до вида отоцераса с большой уверенностью позволяла относить вмещающие отложения к базальной части нижнего инда. Однако утверждение нового стратотипа нижней границы индского яруса (Yin et al., 2001) привело к тому, что вертикальное распространение рода *Otoceras* стало соответствовать верхам перми и низам триаса. Обсуждаемый

род вместо сугубо раннеиндского таксона стал транзитным, пережившим пермско-триасовый рубеж. Таким образом, зона *O. concavum* и нижняя часть зоны *O. boreale* были перемещены в чансинский ярус верхней перми, а верхняя часть зоны *O. boreale* осталась в индском ярусе нижнего триаса (Ogg, 2004). Эти представления о возрасте указанных зональных стратонов у составителей регулярных изданий “Geologic Time Scale” сохранились и поныне.

Для выяснения положения границы перми и триаса в Южном Верхоянье были определены изменения изотопного состава органического углерода в разрезе пограничных пермско-триасовых отложений в правобережье р. Сеторым (Захаров и др., 2014; Бяков и др., 2016). Согласно этим данным, в 5 м выше подошвы некучанской свиты проявляется первый отрицательный экскурс, сопоставляемый с первыми минимумами значений $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ и $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$, ранее установленными на границе перми и триаса многих регионов (Захаров и др., 2015). Это послужило важным доводом в проведении Р–Т границы

в низах некучанской свиты возле границы зон *O. concavum* и *O. boreale* (Ядренкин и др., 2020; Zakharov et al., 2020).

Следовательно, для обособления пермских и триасовых отложений крайне важна точная диагностика отоцерасов, в особенности *O. concavum* Tozer и *O. boreale* Spath, являющихся видами-индексами биостратиграфических подразделений, относимых к верхам перми и низам триаса, соответственно. Согласно имеющимся в литературе данным (Tozer, 1967, 1994; Dagys, Ermakova, 1996), виды *O. concavum* и *O. boreale* различаются только по форме раковины внешних оборотов (при диаметре более 100 мм). Взрослые экземпляры первого вида имеют трикаринатную вентральную сторону, а также уплощенные или вогнутые боковые стороны. Последние обороты крупных *O. boreale* характеризуются килеватой вентральной стороной, плавно переходящей в округлые боковые стороны. Также известно, что в онтогенезе взрослых отоцерасов, при переходе *O. concavum* → *O. boreale* склоны вентральной стороны становятся более крутыми (Tozer, 1967). Однако различия между этими видами на внутренних и средних оборотах установлены не были. Онтогенез формы раковины *O. boreale* в общих чертах был реконструирован Ю.Д. Захаровым (1971), тогда как для более древнего вида (*O. concavum*) подобные исследования никем не проводились. С трудностью диагностики двух указанных выше видов мы столкнулись после первых находок мелкорослых отоцерасов в основании некучанской свиты Кобюминской структурно-фациальной зоны (Кутыгин и др., 2019), что во многом инициировало детальные онтогенетические исследования представителей рода *Otoceras* в Южном Верхоянье.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

На протяжении последних лет нами велись целенаправленные поиски аммоноидей в отоцерасовых слоях верховьев р. Восточная Хандыга. В сборах также участвовали Д. Бонд, И.В. Брынько, И.В. Будников, С.С. Бурнатный, А.С. Бяков, И.Л. Ведерников, В.В. Давыдов, Ю.Д. Захаров, А.Р. Кутыгин, В.И. Макошин, А.Н. Наумов, А.М. Попов, В.В. Силантьев и Е.С. Соболев. Всего обнаружено более 250 экз. отоцерасов, из которых на зону *O. concavum* приходится 65 экз. из 13 местонахождений (рис. 1). Ключевые разрезы, содержащие аммоноидей зоны *O. concavum* в Южном Верхоянье, рассмотрены в ряде статей (Dagys, Ermakova,

1996; Бяков и др., 2018; Davydov et al., 2022; Кутыгин и др., 2023 и др.). Созданная коллекция позволяет всесторонне изучить морфологию пермско-триасовых отоцерасов. Ниже рассмотрены результаты первого этапа исследований, посвященного выяснению онтогенетического развития важного межрегионального коррелятива терминальной части морской перми — вида *O. concavum*.

При изучении морфологии аммоноидей первоочередным является измерение раковин, позволяющее установить пределы изменчивости основных показателей. Если выборка представительная и содержит экземпляры различных этапов индивидуального развития, то по массовым замерам можно выявить тенденции изменения формы раковины таксона в онтогенезе (Кутыгин, 2018; Кутыгин, Килясов, 2024, в печати). Однако многие из обнаруженных в зоне *O. concavum* отоцерасов обладают фрагментарной сохранностью — преимущественно это обломки крупных оборотов с характерной трикаринатной вентральной стороной и вогнутыми или плоскими боковыми сторонами. Другая значительная часть образцов была исключена из морфометрического анализа, поскольку заключенные в них относительно целые раковины при внимательном изучении оказались сильно деформированными.

Для выяснения онтогенетических преобразований раковины важным источником данных являются сечения, сделанные поперек плоскости навивания оборотов. Для их изготовления было отобрано шесть экземпляров, внешне сохранивших свою исходную форму. Крупные экземпляры распилены на камнерезном станке, а мелкие — при помощи электрического гравера, оборудованного тонким диском с алмазным напылением. Поскольку заполненные аргиллитом раковины легко разрушаются под воздействием воды, предварительно они были пропитаны цианоакрилатом. Разрезанный экземпляр шлифовался на стекле с использованием абразивных порошков. По мере приближения сечения к оси навивания раковины, образцы регулярно сканировались на планшетном сканере, при этом контакт стекла сканера и плоскости сечения раковины смачивался водой. На завершающей стадии шлифования внутренние обороты фотографировались под микроскопом, оснащенным цифровой фотонасадкой.

У трех более узких экземпляров (*O. aff. concavum*) в поперечных сечениях выявлена сильная сдавленность, произошедшая в процессе

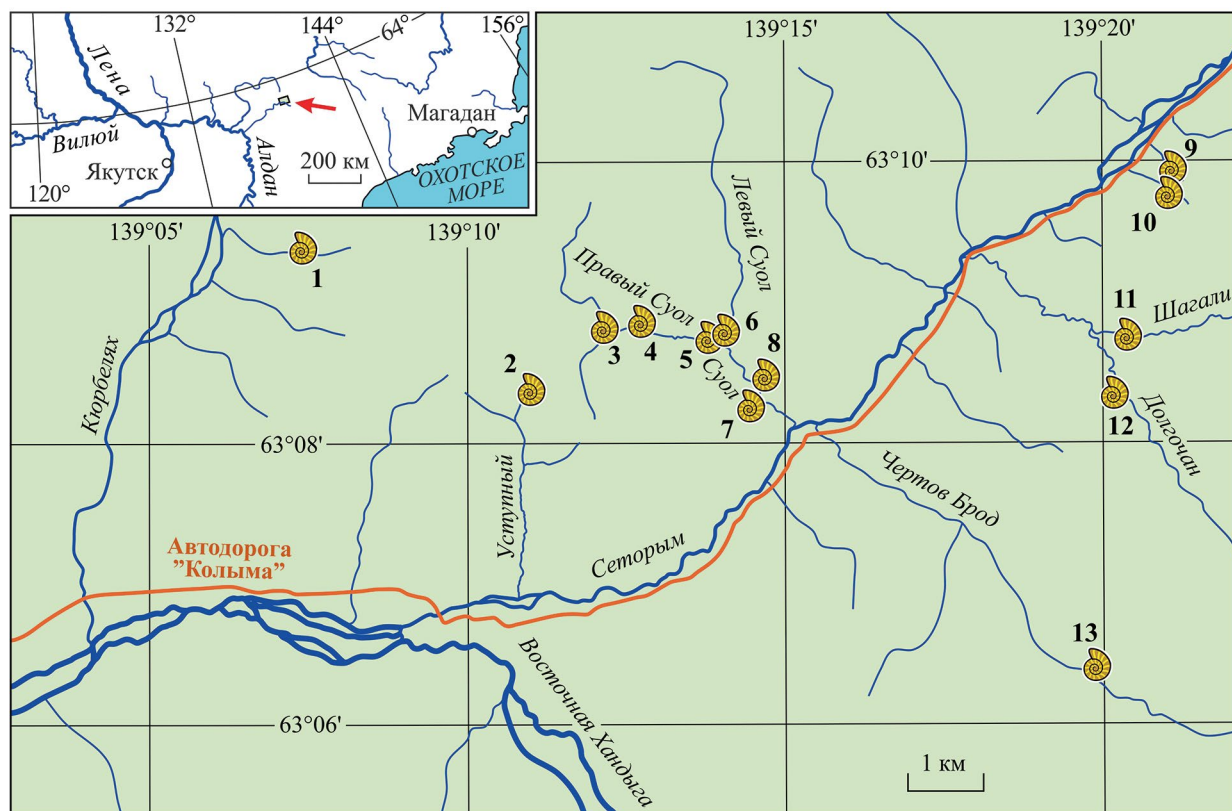


Рис. 1. Местонахождения *Otoceras concavum* Tozer в верховьях р. Восточная Хандыга: 1 – руч. Приютный, 2 – руч. Уступный, 3 – руч. Верхний, 4 – руч. Базальный, 5 – руч. Правый Суол, 6 – руч. Левый Суол, 7 – руч. Нижний, 8 – руч. Скрытый, 9 – руч. Инессин, 10 – руч. Николкин Ключ, 11 – руч. Шагали, 12 – руч. Долгочан, 13 – руч. Чертов Брод.

диагенеза вмещающих пород. Из трех раковин *O. concavum* средние обороты в сечении наблюдаются без искажения формы только у двух. Самые первые обороты и протоконх изучить не удалось, поскольку у всех шести разрезанных образцов они полностью перекристаллизованы или вообще отсутствуют.

Изученные амmonoидеи хранятся в Ин-те геологии алмаза и благородных металлов (ИГАБМ) СО РАН (колл. № 234).

СТРАТИГРАФИЯ

На Северо-Востоке Азии отложения, ранее рассматривавшиеся в качестве зоны *Otoceras*, наиболее широко распространены в Южном Верхоянье (Попов, 1956, 1961; Домохотов, 1960; Вавилов, 1967; Архипов, 1974 и др.). В верховьях р. Восточная Хандыга они представлены пачками 3–6 нижней части некучанской свиты и одноименного регионального горизонта (Киясов, Кутыгин, 2022). Около 98% всех находок отоцерасов приходится на пачку 3, сложенную темно-серыми алевроитовыми аргиллитами и содержащую обильные

карбонатно-кремнисто-глинистые и кремнистые конкреции преимущественно эллипсоидальной и лепешковидной формы. Большинство амmonoидей обнаружено не в конкрециях, а непосредственно в аргиллитах, что во многом и объясняет преобладание в коллекции сильно деформированных раковин. В послойном описании, выполненном А.С. Дагисом и др. (1986), выделяемая нами пачка 3 обозначалась в качестве слоев 1 и 2 суммарной мощностью 19.5 м. Однако указанная мощность является сильно завышенной (Кутыгин, 2021). Измерения пачки 3 в многочисленных разрезах показали, что ее мощность варьирует от 8 м на р. Кюрбелях и 9 м в левобережье р. Сеторым до 9.6–10 м в правобережье р. Сеторым. Основные находки амmonoидей были сделаны в разрезе Суол, расположенном в слиянии ручьев Правый и Левый Суол (рис. 2). В этом разрезе пачка 3 имеет мощность 10 м. Нижние 0.5 м пачки обособляются от вышележащей аргиллитовой толщи горизонтом огромных (иногда достигающих 1–1.2 м в длину) караванов глинисто-известковых конкреций. Этот интервал в басс. р. Восточная Хандыга амmonoидеями не охарактеризован, но южнее,

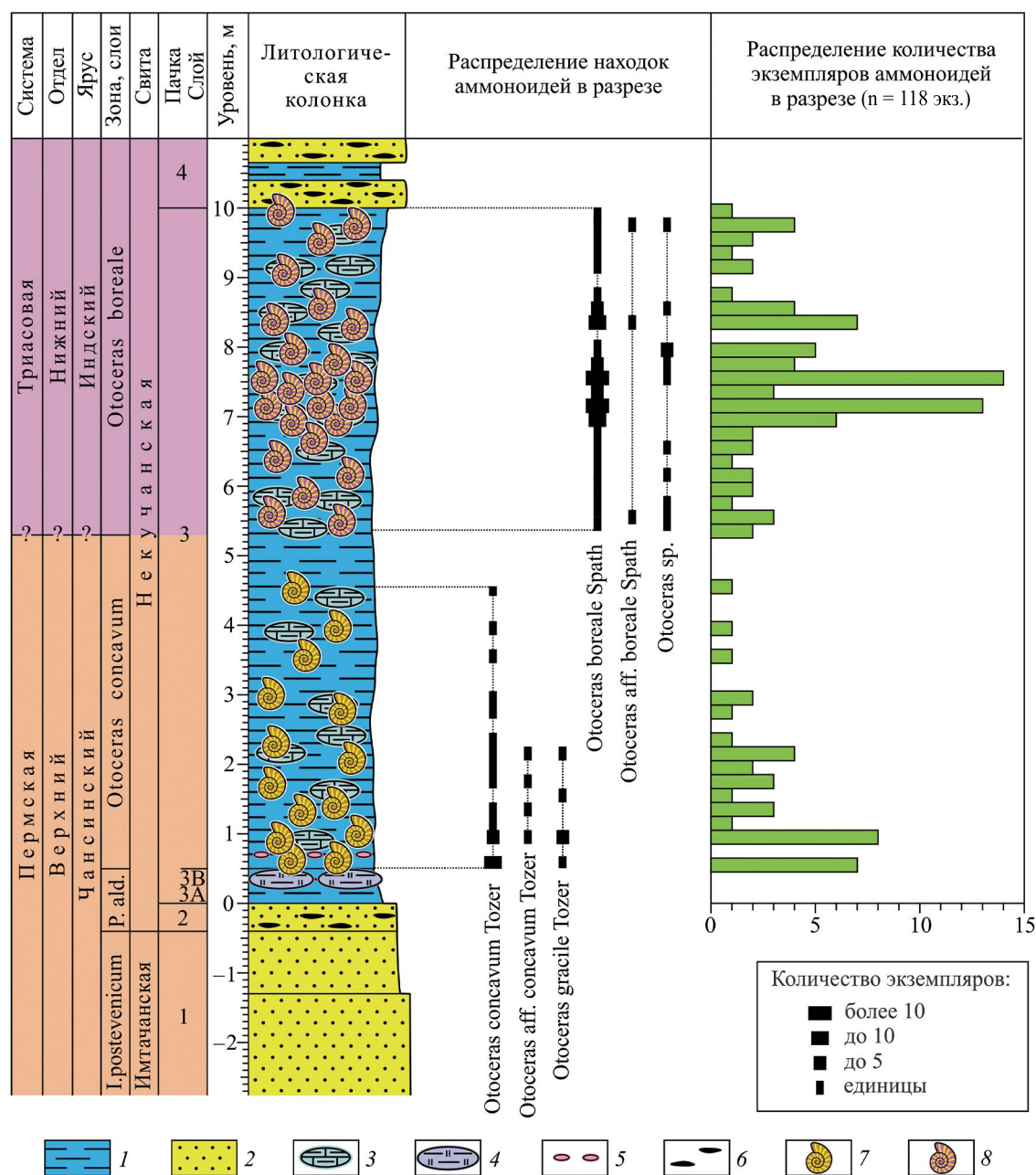


Рис. 2. Распределение аммонойд в разрезе Суол (местонахождения 5 и 6 на рис. 1). Обозначения: 1 – аргиллиты, 2 – песчаники, 3 – карбонатно-кремнисто-глинистые конкреции, 4 – горизонт караваяобразных конкреций, 5 – горизонт кремнистых желваков с конхостраками, 6 – интракласты, 7 – аммонойды группы *Otoceras concavum* Tozer, 8 – аммонойды группы *Otoceras boreale* Spath.

в бассейне р. Дыбы под караваяобразными конкрециями недавно были обнаружены гониатиты *Paramexisoceras aldanense* Porow (Кутыгин, Киясов, 2022), позволяющие относить рассматриваемую часть разреза к слоям с *Paramexisoceras aldanense* (Кутыгин и др., 2023). Первые представители рода *Otoceras* обнаружены непосредственно над горизонтом караваяобразных конкреций (рис. 2) – они отнесены к виду *Otoceras*

concavum, по появлению которых (в 0.5 м выше основания пачки 3) определяется подошва одноименной биостратиграфической зоны. Большинство находок аммонойд в зоне *O. concavum* приходится на интервал 0.5–2.2 м от подошвы пачки 3. Выше по разрезу находки единичны, а самая высокая из них в разрезе Суол приходится на уровень 4.5 м. Далее наблюдается незначительный (4.6–5.3 м) интервал, в котором,

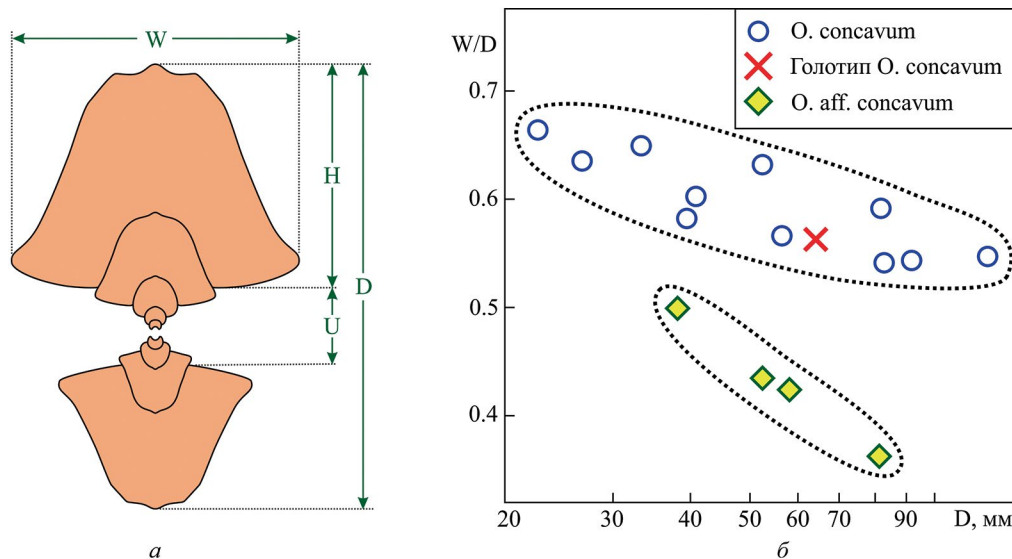


Рис. 3. Основные измерения аммоноидей (а) и диаграмма зависимости W/D от D у *Otoceras concavum* Tozer и *O. aff. concavum* Tozer (б). Измерения: D — диаметр раковины, W и H — ширина и высота оборота, U — диаметр умбо.

несмотря на тщательные многолетние поиски, аммоноидеи не обнаружены. На уровне 5.4 м от подошвы пачки 3 появляются первые представители вида *O. boreale* Spath. Соответственно, граница между зонами *O. concavum* и *O. boreale* проходит в середине пачки 3.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные измерения аммоноидей из зоны *O. concavum* верховьев р. Восточная Хандыга показали дискретность групп, обладающих различной относительной шириной раковины. Наиболее широкие экземпляры на диаграмме зависимости W/D от D (рис. 3) образуют единый кластер и уверенно относятся к виду *Otoceras concavum* Tozer, поскольку, помимо ширины оборотов, обладают и другими признаками, характерными для типовых представителей этого вида из Арктической Канады (Tozer, 1967) — трикаринатной вентральной стороной и вогнутыми или плоскими боковыми сторонами (табл. IV, фиг. 1, 2). Вторая, менее значительная группа (*O. aff. concavum*), обладает аналогичной формой вентральной стороны и боковых сторон, но резко отличается более узкой раковиной (табл. IV, фиг. 3, 4). Ранее, измерив более сотни раковин отоцерасов из нижней части некучанской свиты левобережья р. Сеторым, Захаров (1971) также разделил их на две группы — с узким и широким поперечными сечениями. В дальнейшем эти группы были описаны как морфы вида *O. boreale*, которые, по мнению Захарова, могли

представлять собой женские (morpha A) и мужские (morpha B) особи (Zakharov, 2002, 2003). Для выяснения особенностей онтогенетического развития формы раковин второй группы (morpha A по Захарову) из зоны *O. concavum* мы разрешили два лучших экземпляра, но в их поперечных сечениях выявились серьезные деформации (рис. 4, д, е), с которыми, вероятно, и связано приобретение уплощенной формы. В связи с этим, у нас нет уверенности в том, что группа наиболее узких раковин не представляет собой деформированные (сдавленные) экземпляры вида *O. concavum*.

Еще несколько уплощенных с боков раковин с округлым умбональным краем и плохо выраженной трикаринатной формой вентральной стороны отнесены нами к виду *Otoceras gracile* Tozer. Этот редкий вид до сих пор остается слабоизученным, а его валидность остается предметом для дискуссий (Dagys, Ermakova, 1996).

Из трех разрезанных раковин *O. concavum* один экземпляр (рис. 4, в) оказался деформированным и в дальнейших онтогенетических реконструкциях не использовался. В поперечных срезах двух других экземпляров (рис. 4, а, б) наблюдаются хорошо сохранившиеся обороты, позволившие выявить преобразования формы раковины в онтогенезе. Дополнительное сечение крупной жилой камеры (рис. 4, г) представляет собой терминальную фазу развития цератита, во время которой происходит существенное сужение вентральной стороны, но ее трикаринатная

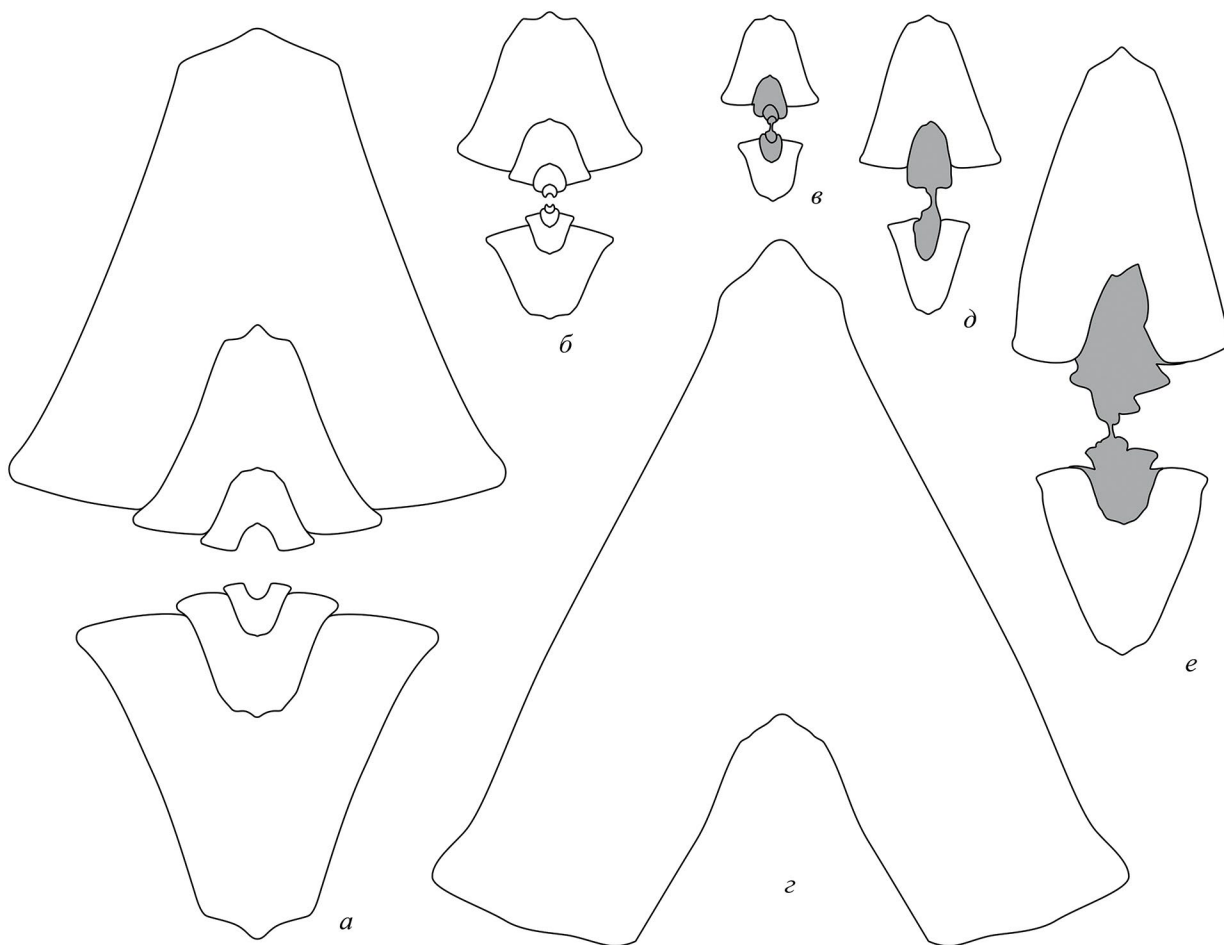


Рис. 4. Поперечные сечения раковин *Otoceras concavum* Tozer (а–г) и *O. aff. concavum* (д, е): а – экз. № 234/241-1 при $D = 122$ мм, руч. Уступный, обр. 17R1-71-1.1р; б – экз. № 234/370-1 при $D = 41$ мм, руч. Правый Суол, обр. 22PS-3-0.5р; в – экз. № 234/250 при $D = 24.7$ мм, руч. Шагали, обр. 16Dolg2-3-2р; г – экз. № 234/200-3, $H = 95$ мм, $D \sim 190$ мм, руч. Левый Суол, обр. 16LS-3-1р; д – экз. № 234/209 при $D = 40$ мм, там же, обр. 17LS-3-1.7р; е – экз. № 234/208, $D = 81.4$ мм, там же, 16LS-3-2р; верхняя пермь, чансинский ярус, верхний подъярус, зона *Otoceras concavum*.

форма продолжает сохраняться. К сожалению, фрагмокон у этого экземпляра не сохранился.

Измерения поперечных сечений показали в онтогенезе *O. concavum* устойчивые увеличение относительной высоты оборота (рис. 5, б) и уменьшение размера умбо (рис. 5, в). Относительная ширина оборота изменяется циклично (рис. 5, а). До фазы максимального сужения ($D = 5.7$ мм) она уменьшается, а после наблюдается интенсивное расширение раковины. Достигнув наибольших значений при $D = 20$ – 30 мм (фаза максимального расширения), в дальнейшем раковина устойчиво сужается. Изменение отношения ширины оборота к его высоте (рис. 5, г) в онтогенезе изученного вида происходит синхронно изменению W/D (рис. 5, а).

Рассмотрим особенности изменения формы раковин в онтогенезе (рис. 6, 7). Внутренние

обороты *O. concavum* умеренно эволютные, с широкой округлой вентральной стороной и относительно узкими выпуклыми боковыми сторонами. При $D = 3.8$ мм появляется угловатость вентрального края, которая к $D = 5.7$ мм преобразуется в хорошо выраженный вентральный киль (рис. 6, а). В фазу максимального сужения ($D = 5.7$ мм) в форме оборота происходит важное изменение – боковые стороны расширяются и слегка уплощаются, а вентральная сторона, напротив, становится более узкой. При этом наибольшая ширина наблюдается возле умбонального края, тогда как ранее она приходилась на середину боковых сторон. При $D = 12$ мм (рис. 6, в) умбональные стенки расширяются и уплощаются, умбональный край становится резким и слегка оттянутым, вентральный киль сужается, вентролатеральный край остается округлым

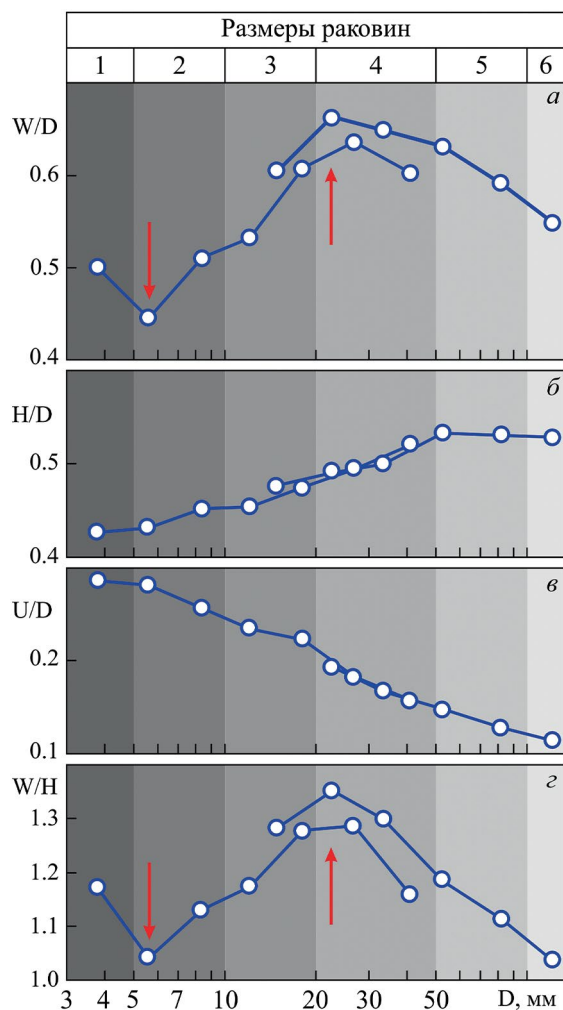


Рис. 5. Диаграммы изменения W/D (а), H/D (б), U/D (в) и W/H (г) в онтогенезе *Otoceras consavum* Tozer. Размеры раковин: 1 – мельчайшая (D до 5 мм), 2 – очень мелкая (D = 5–10 мм), 3 – мелкая (D = 10–20 мм), 4 – средняя (D = 20–50 мм), 5 – крупная (D = 50–100 мм), 6 – очень крупная (D = 100 мм и более). Стрелки, направленные вниз, указывают фазу максимального сужения раковины; направленные вверх – фазу максимального расширения раковины.

и слабовыраженным, а сечение оборота приобретает шлемовидную форму. Трикаринатной ventральная сторона становится при D = 15–18 мм. Вначале наблюдаются хорошо выраженный ventральный киль и отчетливо угловатые ventролатеральные края (рис. 6, з, д), затем эти края быстро превращаются в ventролатеральные кили. При D около 25 мм во внешней зоне боковой стороны появляется невысокий киль (рис. 6, з), который вскоре (к D = 40–45 мм) исчезает. Таким образом, в онтогенезе *O. consavum* при средних размерах раковины имеется непродолжительная фаза пентакаринатной формы внешней части оборота (рис. 7, з, д). У некоторых

экземпляров между ventролатеральным и боковым киями также имеется промежуточный киль, проходящий посередине межкильевой площадки. На последних оборотах боковые стороны становятся очень широкими и отчетливо вогнутыми, а ventральная сторона сужается, сохраняя трикаринатную форму. Области между ventральным и ventролатеральным киями постепенно уплощаются, а сами кили (в особенности ventролатеральные) становятся менее выраженными. Однако у отдельных очень крупных экземпляров межкильевые площадки остаются вогнутыми, а все три отчетливых кили сохраняются до конца жизни моллюска (рис. 4, з).

Выявленные изменения формы раковин *O. consavum* имеют сходные черты с изученным Захаровым (1971) онтогенезом более молодого *O. boreale*. Для обоих видов при D немногим более 3 мм характерно возникновение заостренности центра ventральной стороны, которая быстро преобразуется в ventральный киль. Согласно Захарову, при D более 7 мм у *O. boreale* появляются “боковые” (ventролатеральные) кили, благодаря которым ventральная сторона приобретает трикаринатную форму, тогда как у наших *O. consavum* ventролатеральные кили появляются значительно позже, при D = 15–20 мм. Это может быть важным отличительным признаком, разграничивающим пермских и триасовых отоцерасов на юных стадиях онтогенеза. Однако для полной уверенности нам необходимы новые детальные исследования онтогенетических преобразований раковин *O. boreale*.

О ПРОИСХОЖДЕНИИ ОТОЦЕРАСОВ

Решение вопроса о происхождении рода *Otoceras* может пролить свет на проблему эволюционного развития и палеобиогеографического расселения аммоноидей в конце перми.

Изучив представительные коллекции отоцератойд из окрестностей Джульфы, В.Е. Руженцев (1959) предположил, что предком отоцерасов являлся *Prototoceras*. По его мнению, в момент обособления от араксцератид отоцератиды приобрели резкое заострение ventральной стороны и цератитовую зазубренность в основаниях внутренних лопастей. Позже (Руженцев, 1962) среди позднепермских араксцератид был выделен род *Pseudotoceras*, характеризующийся резко заостренной ventральной стороной (рис. 8, з, д) и рассматривавшийся в качестве

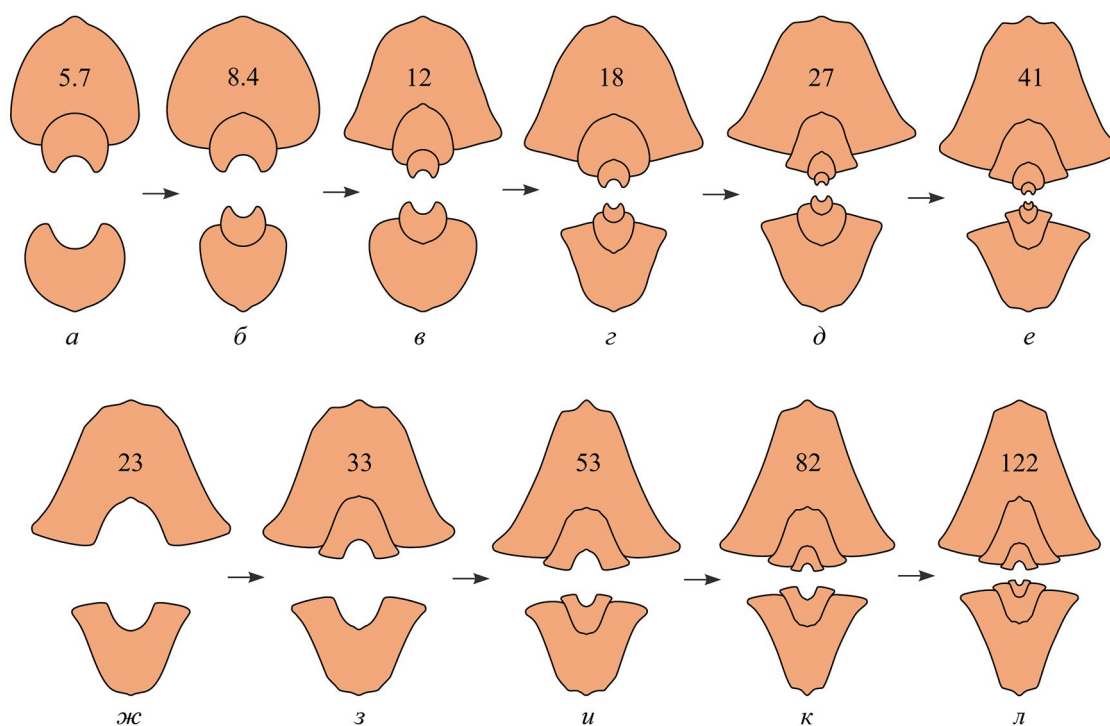


Рис. 6. Изменение поперечного сечения раковин *Otoceras concavum* Tozer в онтогенезе: а–е – экз. № 234/370-1; ж–л – экз. № 234/241-1. На сечениях показан диаметр раковины в мм.

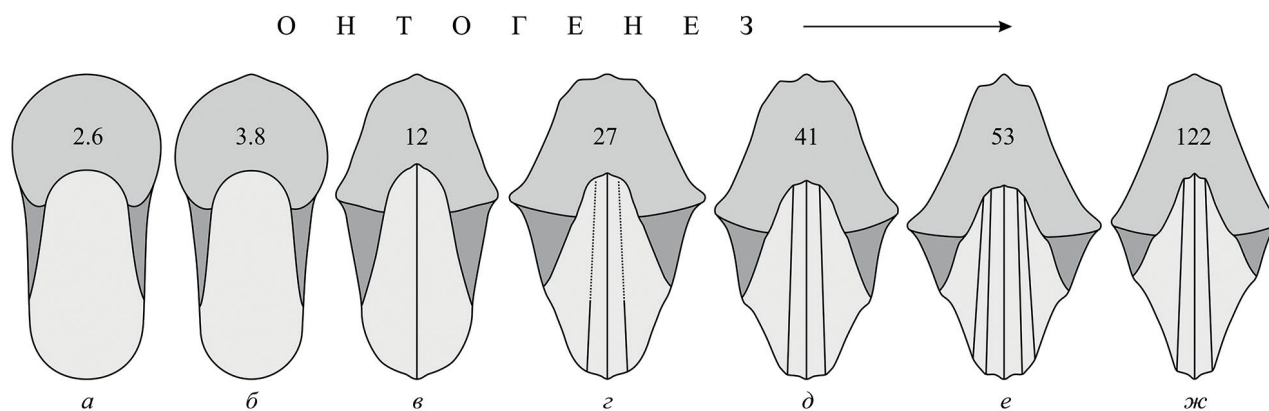


Рис. 7. Реконструкция онтогенеза раковины *Otoceras concavum* Tozer: а–д – экз. № 234/370-1; е, ж – экз. № 234/241-1. Числа указывают диаметр раковины в мм.

вероятного предка отоцерасов (Руженцев, 1963; Руженцев, Шевырев, 1965).

Однако для решения вопроса о происхождении рода *Otoceras* необходимо учитывать его морфогенетическое развитие, о котором до конца 60-х гг. прошлого века ничего не было известно. Лишь после выделения вида *O. concavum*, считающегося исходным таксоном отоцерасов (Tozer, 1967; Ермакова, 2002), стало ясно, что развитие рода происходит по пути изменения вентральной стороны

взрослых раковин от трикаринатной к заостренной. При этом широкие боковые стороны из вогнутых или уплощенных превращаются в отчетливо выпуклые. По мнению Е. Тозера (Tozer, 1967), *O. concavum* наиболее близок к джюльфинскому *Araxoceras tectum* Ruzhencev, обладающему крышевидной вентральной стороной, вогнутыми боковыми сторонами и очень сильно оттянутым умбональным краем. Если согласиться с родством этих видов, то придется признать наличие ряда неизвестных промежуточных форм между

араксоцерасами и отоцерасами, уровень развития лопастных линий которых разительно отличается (Руженцев, 1959, 1962).

Изучив онтогенез верхоянских отоцерасов, Захаров (1971) сделал вывод, что внутренние обороты *O. boreale* в поперечном сечении трудноотличимы от таковых *Vescotoceras parallelum* (Ruzhencev) и *Araxoceras latum* Ruzhencev, но при этом имеются существенные различия в лопастных линиях взрослых особей этих таксонов.

Проанализировав изменение формы раковины (преимущественно вентральной стороны внешних оборотов) представителей надсемейства *Otoceratoidea*, Ю. Бандо построил оригинальную схему их эволюционного развития (Bando, 1973, рис. 2), согласно которой от *Vescotoceras* отделились две филогенетические ветви, завершившиеся независимо (параллельно) возникшими видами *Otoceras woodwardi* Griesbach и *O. boreale* Spath. Предковой формой гималайского вида *O. woodwardi* этот исследователь считал вид *Pseudotoceras djoulfense* (Abich). При этом возникновение бореальных отоцерасов связывалось с видом *Julfotoceras tarazi* Bando, который рассматривался в качестве промежуточного между *Avushoceras jakowlewii* Ruzhencev и *Otoceras concavum* Tozer. Позднее Бандо (Bando, 1980) уточнил и расширил ранее разработанную схему эволюционного развития отоцератоидей. Он предположил, что на протяжении джультинского—раннегрисбахского времени развивалась крупная филогенетическая ветвь *Avushoceras* → *Prototoceras* → *Abadehceras* → *Julfotoceras* → *Otoceras*. При этом в качестве основного эволюционирующего признака рассматривалось морфогенетическое изменение формы вентральной стороны.

По мнению Ю.Д. Захарова и А.М. Павлова (1986), молодые экземпляры *Otoceras boreale* по форме раковины близки к взрослым представителям рода *Avushoceras*, а лопастные линии этих родов имеют общие черты. На этом основании Захаров и Павлов пришли к заключению, что отоцерасы произошли не от *Julfotoceras*, а от *Avushoceras*.

Как видно из этого краткого обзора, при многообразии предполагаемых предков рода *Otoceras*, исследователи сходятся в едином мнении — отоцератиды отделились от араксоцератид Закавказья. Фундаментально к решению обозначенного вопроса подошел Бандо (Bando, 1973, 1980), проанализировавший изменение формы вентральной стороны многочисленных родов и видов отоцератоидей. Однако главное отличие между

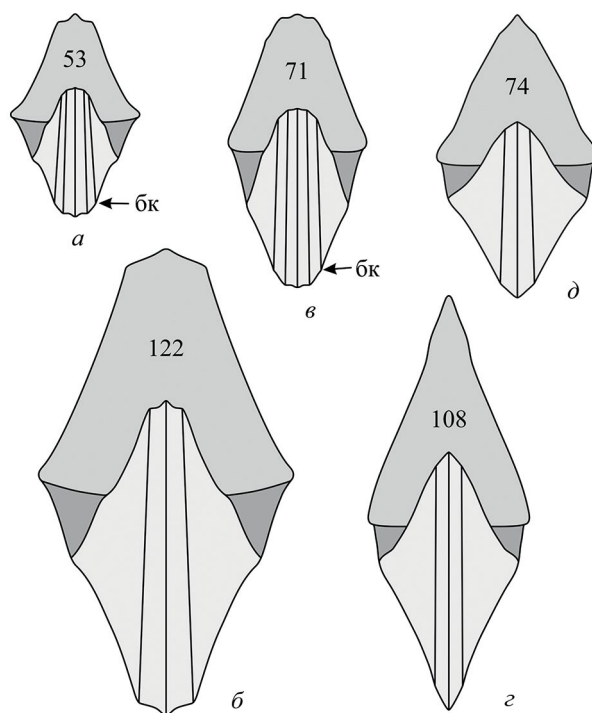


Рис. 8. Форма раковин *Otoceras concavum* Tozer (а, б), *Avushoceras jakowlewii* Ruzhencev (в), *Pseudotoceras djoulfense* (Abich) (з) и *P. armenorum* Ruzhencev (д) со стороны устья ($\times 0.5$): а, б — экз. ИГАБМ, № 234/241—1, реконструкция по поперечному сечению (см. рис. 3, а), Южное Верхоянье, правобережье р. Сеторым, основание некучанской свиты, чансинский ярус, зона *Otoceras concavum*; в — голотип ПИН, № 1425/191, реконструкция по фото (Руженцев, 1962, табл. V, фиг. 5), Закавказье, с. Авуш, верхняя пермь; з — экз. ПИН, № 1425/93, реконструкция по фото (Руженцев, 1963, табл. VI, фиг. 2), Закавказье, Дорашам 2, джультинский ярус; д — голотип ПИН, № 1425/92, реконструкция по фото (Руженцев, 1962, табл. IV, фиг. 5), Закавказье, Веди 2, джультинский ярус. Числа указывают диаметр раковины в мм, бк — боковой киль.

араксоцератидами и отоцератидами заключается не в форме раковины, а в разном уровне развития лопастной линии, который у последних заметно выше (Руженцев, 1962; Zakharov et al., 2020). Утверждение Бандо (Bando, 1973, 1980) о том, что *Julfotoceras tarazi* Bando очень близок к *Otoceras concavum* Tozer, является спорным. При близких размерах раковины у последнего на боковой стороне оборота лопастная линия имеет три глубокие лопасти с длинными зубцами в основании, тогда как у первого (см. Bando, 1973, табл. 38, 39) глубоких лопастей только две, причем их зубцы существенно мельче. Среди араксоцератид по уровню развития лопастной линии наиболее продвинутыми являются *Avushoceras* и *Pseudotoceras* — у них на боковой стороне последних оборотов третья наружная (или вторая умбональная) лопасть углубляется,

а в ее основании появляются единичные зубцы (Руженцев, 1962). При этом в вершине седла, разделяющего вторую и третью наружные лопасти, формируется глубокий зубец, наличие которого характерно для отоцерасов. В лопастной линии *Julfotoceras tarazi* подобного зубца не заметно.

Сравнивая раковины *Pseudotoceras* с древними отоцерасами (рис. 8), можно заметить такие общие черты, как трикаринатная форма вентральной стороны с оттянутой центральной частью и уплощенность боковых сторон крупной раковины (см. рис. 4, *г* и 8, *з*). Однако для псевдотоцерасов характерны крутые склоны вентральной стороны, тогда как у *O. consavum* они покатые, что не согласуется с трендом изменения формы вентральной стороны отоцерасов, направленным в сторону увеличения крутизны ее склонов. У *Avushoceras* (рис. 8, *в*) склоны вентральной стороны более покатые, чем у *O. consavum*, что соответствует выше обозначенному тренду. Благодаря наличию килей на боковых сторонах, взрослые авушоцерасы обладают пентакаринатной формой внешней части оборота. Установленная на средних оборотах *O. consavum* кратковременная фаза пентакаринатной формы сближает ранних отоцерасов с авушоцерасами.

Следовательно, по форме раковины к первым *Otoceras* наиболее близко *Avushoceras*, что хорошо согласуется с выводами о происхождении отоцерасов, сделанными Захаровым с коллегами (Захаров, Павлов, 1986; Zakharov et al., 2008 и др.). Но и в этом случае наблюдается скачкообразный переход от араксоцератид к отоцератидам, поскольку уровень организации лопастной линии у отоцерасов значительно выше, чем у авушоцерасов (Руженцев, 1962; Zakharov et al., 2020), что позволяет предполагать наличие неизвестной промежуточной формы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения поперечных сечений *Otoceras concavum* выявлены основные черты изменения раковины этого вида в онтогенезе. На протяжении индивидуального развития наблюдается непрерывное увеличение относительной высоты оборота (H/D) и уменьшение размера умбо (U/D). Относительная ширина оборота (W/D) изменяется циклично. Вначале она уменьшается до фазы максимального сужения ($D = 5.7$ мм), после которой происходит расширение. Достигнув наибольших значений при $D = 20-30$ мм (фаза максимального расширения), далее в онтогенезе

раковина непрерывно сужается. При $D = 3.8$ мм на середине вентральной стороны появляется угловатый край, который быстро преобразуется в вентральный киль. Характерная для отощеров оттянутость умбонального края проявляется к $D = 12$ мм, а при $D = 15\text{--}20$ мм возникают вентролатеральные кили, благодаря которым вентральная сторона приобретает трикаринатную форму. На боковой стороне средних оборотов ($D = 125\text{--}45$ мм) присутствует киль, благодаря которому внешняя часть оборота приобретает пентакаринатную форму, которая в онтогенезе сохраняется недолго. На последних оборотах вентральная сторона имеет трикаринатную форму, а очень широкие боковые стороны остаются вогнутыми или уплощенными. Пентакаринатная форма средних оборотов, вероятно, является признаком, унаследованным от предполагаемого предка — рода *Avushoceras*.

Выражаем благодарность сотрудникам Кабинета научной организации фондов Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН за оказанную помощь при просмотре монографических коллекций позднепермских араксотерид Закавказья. Мы также очень признательны В.В. Аркадьеву, Санкт-Петербургский государственный ун-т (СПбГУ), А.Г. Константинову, Ин-т нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука (ИНГГ) СО РАН и Т.Б. Леоновой (ПИН РАН) за ценные замечания, способствовавшие улучшению настоящей статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Онтогенез поперечных сечений выполнен за счет Российского научного фонда и Республики Саха (Якутия) (грант № 22-24-20112), <https://rscf.ru/project/22-24-20112/>. Стратиграфическое изучение и морфогенетические реконструкции проведены по государственному заданию Ин-та геологии алмаза и благородных металлов СО РАН (FUGG-2024-0005).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архипов Ю.В. Стратиграфия триасовых отложений Восточной Якутии. Якутск: Книжн. изд-во, 1974. 270 с.
- Бяков А.С., Захаров Ю.Д., Хорачек М. и др. Новые данные о строении и возрасте терминальной перми Южного Верхоянья (Северо-Восток Азии) // Геол. и геофизика. 2016. Т. 57. № 2. С. 353–367.

- Бяков А.С., Кутыгин Р.В., Горячев Н.А. и др. Открытие позднечансинского комплекса двустворчатых моллюсков и два эпизода вымирания фауны в конце перми на Северо-Востоке Азии // Докл. Акад. наук. 2018. Т. 480. № 1. С. 121–124.
- Вавилов М.Н. О зонах в нижнем триасе Западного Верхоянья // Докл. АН СССР. 1967. Т. 175. № 5. С. 1105–1107.
- Дагис А.С., Дагис А.А., Казаков А.М. и др. Биостратиграфия нижнего инда Восточного Верхоянья // Биостратиграфия мезозоя Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1986. С. 21–31.
- Дагис А.С., Ермакова С.П. Схема детальной биостратиграфии бореального нижнего триаса // Стратигр. Геол. корреляция. 1993. Т. 1. № 2. С. 26–36.
- Домохотов С.В. Индский ярус и зона отоцерас Восточного Верхоянья // Матер. по геол. и полезн. ископаемым Якутской АССР. 1960. Вып. 1. С. 111–120.
- Ермакова С.П. Зональный стандарт бореального нижнего триаса. М.: Наука, 2002. 109 с.
- Захаров Ю.Д. Otoceras Бореальной провинции // Палеонтол. журн. 1971. № 3. С. 50–59.
- Захаров Ю.Д. Последовательная смена аммоноидей в нижнем триасе Верхоянья и проблема филологии надсемейств Otocerataceae, Xenodiscaceae и Proptychitaceae // Проблемы эволюции. Т. 5. Владивосток: Дальнаука, 2003. С. 244–262.
- Захаров Ю.Д., Бяков А.С., Рихоц С., Хорачек М. Значение изотопно-углеродных данных по пограничным слоям перми и триаса в Верхоянье для глобальной корреляции базальных слоев триаса // Докл. Акад. наук. 2015. Т. 460. № 1. С. 60–64.
- Захаров Ю.Д., Бяков А.С., Хорачек М. Глобальная корреляция базальных слоев триаса в свете первых изотопно-углеродных свидетельств по границе перми и триаса на Северо-Востоке Азии // Тихоокеанск. геол. 2014. Т. 33. № 1. С. 3–19.
- Захаров Ю.Д., Павлов А.М. Первая находка араксотератид в перми восточной части СССР // Пермо-триасовые события в развитии органического мира Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 74–85.
- Килясов А.Н., Кутыгин Р.В. О литологическом и биостратиграфическом делении отоцерасовых слоев в правобережье р. Сеторым, Южное Верхоянье // Геология и минерально-сырьевые ресурсы Северо-Востока России. Якутск: Изд. дом СВФУ, 2022. С. 61–66.
- Кутыгин Р.В. Clausiuraloceras mechtelense – новый вид аммоноидей из кунгурского яруса Южного Предуралья // Палеонтол. журн. 2018. № 4. С. 16–28.
- Кутыгин Р.В. Отоцерасовые слои в бассейне реки Сеторым и проблема границы перми и триаса в Южном Верхоянье // Палеонтология, стратиграфия и палеогеография мезозоя и кайнозоя бореальных районов. Новосибирск: ИНГГ СО РАН, 2021. С. 110–114.
- Кутыгин Р.В., Будников И.В., Бяков А.С. и др. Первые находки цератитов рода Otoceras в Кобюминской зоне Южного Верхоянья, Северо-Восток России // Учен. зап. Казанск. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2019. Т. 161. № 4. С. 550–570.
- Кутыгин Р.В., Килясов А.Н. Стратиграфическое положение аммоноидей рода Paramexioceras Роров в пермско-триасовых отложениях Южного Верхоянья, Северо-Восток России // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2022. Т. 27. № 4. С. 475–485.
- Кутыгин Р.В., Килясов А.Н. Моделирование онтогенетических изменений поперечного сечения раковин древнейших (позднепермских) представителей рода Otoceras (Ammonoidea) // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2024. № 1 (в печати).
- Кутыгин Р.В., Килясов А.Н., Бяков А.С. Первая находка гониатитов рода Paramexioceras в чансинских отложениях верхней перми Северо-Востока Азии // Докл. РАН. Науки о Земле. 2023. Т. 509. № 1. С. 69–73.
- Попов Ю.Н. Otoceras из нижнего триаса Восточного Верхоянья // Матер. по геол. и полезн. ископ. Северо-Востока СССР. Магадан, 1956. Вып. 10. С. 152–155.
- Попов Ю.Н. Триасовые аммоноидеи Северо-Востока СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1961. 180 с.
- Руженцев В.Е. Классификация надсемейства Otocerataceae // Палеонтол. журн. 1959. № 2. С. 56–67.
- Руженцев В.Е. Классификация семейства Araxoceratidae // Палеонтол. журн. 1962. № 4. С. 88–103.
- Руженцев В.Е. Новые данные о семействе Araxoceratidae // Палеонтол. журн. 1963. № 3. С. 56–64.
- Руженцев В.Е., Шевырев А.А. Аммоноидеи // Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1965. С. 47–57.
- Ядренкин А.В., Бяков А.С., Кутыгин Р.В., Копылова А.В. Новые находки и стратиграфическое распределение фораминифер в пограничных пермско-триасовых отложениях Южного Верхоянья // Тихоокеанск. геол. 2020. Т. 39. № 5. С. 69–82.
- Bando Y. On the Otoceratidae and Ophiceratidae // Sci. Reports Tohoku Univ. 2nd Ser. Geol. 1973. Spec. vol. № 6. P. 337–351.
- Bando Y. On the Otoceratacean ammonoids in the Central Tethys with a note on their evolution and migration // Mem. Fac. Educ. Kagawa Univ. Pt II. 1980. V. 30. № 1. P. 23–49.
- Dagys A., Ermakova S. Induan (Triassic) ammonoids from North-Eastern Asia // Rev. Paléobiol. 1996. V. 15. № 2. P. 401–447.
- Davydov V.I., Budnikov I.V., Kutygin R.V. et al. Possible bipolar global expression of the P3 and P4 glacial events

of eastern Australia in the Northern Hemisphere: Marine diamictites and glendonites from the middle to upper Permian in southern Verkhoyanie, Siberia // *Geology*. 2022. V. 50. № 8. P. 874–879.

Diener C. The Cephalopoda of the Lower Trias // *Palaeontol. Indica. Ser. 15.* 1897. V. 2. Pt 1. P. 1–181.

Diener C. The Trias of the Himalayas // *Mem. Geol. Surv. India.* 1912. V. 36. Pt 3. P. 1–176.

Ogg J.G. The Triassic Period // *A Geologic Time Scale* 2004. Cambridge: Univ. Press, 2004. P. 271–306.

Spath L.F. Additions to the Eo-Triassic invertebrate fauna of East Greenland // *Medd. Grønland.* 1935. Bd 98. № 2. P. 1–115.

Tozer E.T. A standard for Triassic time // *Bull. Geol. Surv. Canada.* 1967. № 156. P. 1–103.

Tozer E.T. Permian–Triassic (P–T) correlation and boundary problems // *Permophiles.* 1989. № 15. P. 17–21.

Tozer E.T. Canadian Triassic Ammonoid Faunas // *Bull. Geol. Surv. Canada.* 1994. № 467. P. 1–663.

Yin H., Zhang K., Tong J. et al. The Global Stratotype Section and Point (GSSP) of the Permian–Triassic boundary // *Episodes.* 2001. V. 24. № 2. P. 102–114.

Zakharov Yu.D. Ammonoid succession of Setorym River (Verkhoyansk Area) and problem of Permian–Triassic boundary in Boreal Realm // *J. China Univ. Geosci.* 2002. V. 13. № 2. P. 107–123.

Zakharov Yu.D., Biakov A.S., Horacek M. et al. Environmental control on biotic development in Siberia (Verkhoyansk Region) and neighbouring areas during Permian–Triassic large igneous province activity // *Morphogenesis, Environmental Stress and Reverse Evolution.* Cham, Switzerland: Springer Nature Switzerland AG, 2020. P. 197–231.

Zakharov Yu.D., Popov A.M., Biakov A.S. Late Permian to Middle Triassic palaeogeographic differentiation of key ammonoid groups: evidence from the former USSR // *Polar Res.* 2008. V. 27. P. 441–468.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1, 2. *Otoceras concavum* Tozer: 1 – экз. ИГАБМ, № 234/241-1: 1а – с ventральной стороны, 1б – сбоку; истоки руч. Уступного, пачка 3 в 1.1 м выше подошвы, сб. Р.В. Кутыгина и А.Н. Килысова 2017 г., обр. 17R1-71-1,1р; 2 – экз. ИГАБМ, № 234/370-1: 2а – сбоку, 2б – с ventральной стороны; левый борт руч. Правый Суол в 190 м выше устья, пачка 3 в 0.5 м выше подошвы, сб. Р.В. Кутыгина 2022 г., обр. 22PS-3-0.5р.

Фиг. 3, 4. *Otoceras aff. concavum* Tozer: 3 – экз. ИГАБМ, № 234/209: 3а – сбоку, 3б – с ventральной стороны; правый борт руч. Левый Суол в 100 м выше устья, пачка 3, в 1.7 м выше подошвы, сб. И.Л. Ведерникова 2017 г., обр. 17LS-3-1,7р; 4 – экз. ИГАБМ, № 234/208: 4а – с ventральной стороны, 4б – сбоку; там же, в 2 м выше подошвы пачки 3, сб. Р.В. Кутыгина и Е.С. Соболева 2016 г., обр. 16LS-3-2р.

Все – верхняя пермь, чансинский ярус, верхний подъярус, некучанский региональный горизонт, некучанская свита, нижняя подсвита. Длина масштабной линейки 10 мм; стрелками показано начало жилой камеры.

Shell Ontogeny of *Otoceras concavum* Tozer (Ceratitida) and the Problem of the Origin of Otoceratids

R. V. Kutygin¹, A. N. Kilyasov¹

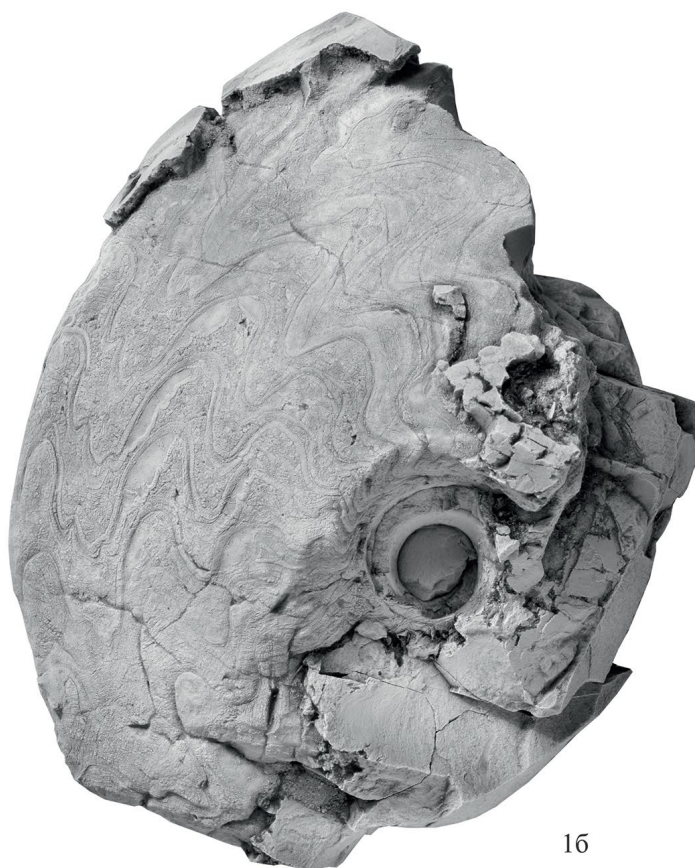
¹*Diamond and Precious Metal Geology Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677000 Russia*

As a result of a detailed study of cross sections of the most ancient (Late Permian) representatives of *Otoceras* Griesbach (*O. concavum* Tozer) from the base of the Nekuchan Formation in the upper reaches of the Vostochnaya Khandyga River in Southern Verkhoyanie, the features of ontogenetic shape changes were clarified. Trends in changes in the main parameters of the shell during its growth have been determined, the cyclical nature of the narrowing and expansion of the shell has been identified, and the sequence of changes in the shape of the whorl cross-section has been established. The formation of carinae and the emergence of a tricarinate form on the ventral side were traced. Identification of shell shape transformations in the ontogenesis of *O. concavum* contributes to the diagnosis of small-sized *Otoceras* and can serve as the basis for subsequent reconstruction of the morphogenetic development of Otoceratidae. The pentacarinat form of the outer whorl, established at the middle stage of ontogenesis, may be a character inherited from the ancestor, the genus *Avushoceras* Ruzhencev.

Keywords: ammonoids, ceratitids, *Otoceras*, ontogenesis, morphology, terminal Permian, Changhsingian, Verkhoyanie



1a



1b



2a



2b



3a



3b



4a



4b

