

На правах рукописи



ЩЕДУХИН
Александр Юрьевич

**РАННЕПЕРМСКИЕ НЕАММОНОИДНЫЕ
ЦЕФАЛОПОДЫ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ШАХТАУ
(ЮЖНЫЙ УРАЛ)**

1.6.2 – палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2023

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук (ПИН РАН)

Научный руководитель:

Леонова Татьяна Борисовна, профессор, доктор геолого-минералогических наук, главный научный сотрудник лаборатории моллюсков ПИН РАН

Официальные оппоненты:

Бизиков Вячеслав Александрович, доктор биологических наук, заместитель директора по научной работе, директор департамента промысловых гидробионтов Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»

Киселёв Дмитрий Николаевич, доктор геолого-минералогических наук, доцент кафедры географии Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского»

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука Сибирского отделения Российской академии наук

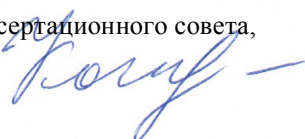
Защита состоится 17 января 2024 г. в 15:00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01) на базе ПИН РАН по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (г. Москва, Ленинский пр-т, д. 33) и на официальном сайте ПИН РАН: <https://www.paleo.ru/upload/medialibrary/4b6/6ufejorxs3t2a3xtvha3q5pk12yuhnr8r.pdf>

Отзывы на автореферат (в двух экземплярах, заверенных печатью) просим направлять по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123, ПИН РАН, ученому секретарю диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01); факс +7 (495) 339-12-66

Автореферат разослан «___» октября 2023 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
к.г.-м.н.



В.А. Коновалова

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Головоногие моллюски известны с позднего кембрия до настоящего времени. Специалисты-палеонтологи используют название «неаммоноидные цефалоподы» для всех групп этого класса за исключением аммоноидей и колеоидей. В отличие от детально исследованных аммоноидей, ископаемые неаммоноидные цефалоподы изучены недостаточно и неравномерно. Поэтому каждое новое исследование этих моллюсков, особенно большого материала, является очень актуальным. Именно слабая изученность не дает возможности полноценно задействовать эту группу для решения вопросов биостратиграфии, биогеографии и филогении. До сих пор нет хорошо обоснованной, принятой всеми специалистами системы ископаемых головоногих. Поэтому всестороннее изучение обнаруженных в Шахтау богатейших комплексов неаммоноидных цефалопод открывает широкие перспективы в различных областях палеонтологии.

Единичные находки ортоцерид из шихана Шахтау были описаны в середине прошлого века В.Н. Шиманским (1954). Указания на скопления крупных раковин наутилид в карьерах появились в 1970-1980-х гг. в работах Д.М. Разуер-Черноусовой и др. (1977), И.К. Королюк (1985). Должного внимания со стороны специалистов они не получили. Активная разработка карьера, продолжающаяся по сей день, позволила обнаружить два очень богатых комплекса неаммоноидных цефалопод. Самые первые результаты исследований (Барсков, Бойко, 2016) указали на необходимость изучения и, в первую очередь, определения таксономического разнообразия и основных свойств ориктоценозов цефалопод из этого местонахождения.

Материал и методы. Коллекция, положенная в основу этой работы, собиралась с 2014 по 2023 гг. сотрудниками лаборатории моллюсков Палеонтологического института РАН им. А.А. Борисяка (ПИН РАН; Москва) А.В. Мазаевым, М.С. Бойко и с 2019 г. – автором диссертации. В настоящий момент коллекция включает 359 экз. цефалопод и хранится в лаборатории моллюсков ПИН РАН. Дополнительно изучались типовые коллекции В.Н. Шиманского по каменноугольным и раннепермским наутилидам, ортоцеридам и бактритидам, хранящимся в фондах ПИН РАН.

При описании таксонов отрядного ранга и выше использована классификация А.А. Шевырёва (2005), который проанализировал и обобщил основные системы, разработанные к началу XXI века. Система таксонов семейственного ранга и ниже в отрядах Nautilida, Bacritida и Orthocerida принята по В.Н. Шиманскому (1967, 1968).

Цель диссертационной работы – характеристика биологического разнообразия двух сообществ неаммоноидных цефалопод Шахтау: ассельско-сакмарского и позднеартинского. Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие **задачи**:

1. Сбор материала, его обработка, определение таксономического состава и описание видов и новых родов.
2. Анализ морфологической и экологической структуры двух разновозрастных сообществ.
3. Выявление жизненных форм наутилид, бактритид, ортоцерид и ортоцерид на основе морфометрических методов Д. Раупа и морфологического анализа и экологической типизации И.С. Барскова.
4. Анализ биогеографического распространения раннепермских неаммоноидных цефалопод.

5. Изучение эмбриональных раковин ортоцератоидей, выявление типов микрокультуры и ее значения для таксономических построений.

Научная новизна. Впервые изучен таксономический состав двух разновозрастных комплексов неаммоноидных цефалопод карьера Шахтау, описано девять новых родов и 21 новый вид. Произведен анализ их морфологической, таксономической и экологической структуры. Выявлены основные морфотипы изученных наутилид и прямораковинных цефалопод. Проведен биогеографический анализ изученных наутилоидей. Получены новые данные о микрокультуре эмбриональных раковин ортоцератоидей.

Теоретическая и практическая ценность исследования. Полученные результаты расширяют наши знания о биологическом разнообразии пермских наутилоидей, об особенностях их экологической роли, биогеографического и стратиграфического распространения, открывают перспективы для более глубокого филогенетического изучения некоторых семейств наутилид, и в итоге – для построения более обоснованной классификации группы. В практическом плане новые данные могут быть использованы для определения новых находок и для оценки возраста вмещающих их пород.

Защищаемые положения:

1. Ассельско-сакмарский рифовый комплекс неаммоноидных цефалопод Шахтау включает 25 видов 21 рода, из которых 18 видов и девять родов описаны впервые. Этот комплекс является самым богатым из известных разновозрастных комплексов мира; он включает несколько форм, известных ранее только из более древних отложений, кроме этого, в нем присутствуют и формы мезозойского облика.

2. Позднеартинский комплекс включает 20 видов 16 родов, из которых 18 видов и 14 родов обнаружены в этом местонахождении впервые; описаны три новых вида наутилид.

3. Экологическая структура цефалоподовых сообществ Шахтау претерпела значительные изменения: в ассельско-сакмарском рифовом преобладали нектобентосные и бентопелагические свернутые формы, в позднеартинском шельфовом их доля сократилась, увеличилось содержание бентосных форм и появились планктонные; почти половину сообщества стали составлять прямораковинные цефалоподы.

Апробация. Результаты работы опубликованы в восьми статьях, шесть из которых входят в перечень ВАК (из них три в соавторстве), шести тезисах докладов и материалов конференций. Основные положения были представлены на Всероссийском литологическом совещании «Геология рифов» (Сыктывкар, 2020), международной конференции Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting (Казань, 2019, 2020), совещании «Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия» (Москва, 2021), конференции Палеострат-2022, Годичном собрании секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН (Москва, 2022) и Всероссийской школе молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2022).

Личный вклад. Автор принимал участие в полевых работах и сборе ископаемых материалов в карьере Шахтау с 2019 по 2023 гг., в результате чего была сформирована коллекция неаммоноидных цефалопод Шахтау (359 экз.). Соискателем было отпрепарировано около 250 раковин цефалопод, зарисованы их перегородочные линии, сфотографированы все образцы, описанные в работе, таксономические описания выполнены самостоятельно и в соавторстве,

проведен морфологический, экологический и биогеографический анализ наутилид, ортоцерид и бактритид. Проведено исследование скульптуры эмбриональных раковин под сканирующим электронным микроскопом.

Структура и объем диссертации. Работа состоит из Введения, девяти глав, заключения и списка литературы из 165 наименований (в том числе на иностранных языках – 64), 24 рисунков, 15 фототаблиц и 7 текстовых таблиц. Общий объем работы 185 стр.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю Т.Б. Леоновой за советы, рекомендации по выполнению работы и методике работы с материалом, замечания к рукописи, предложения по ее улучшению, постоянную поддержку; А.В. Мазаеву за организацию экспедиций и обучение навыкам полевых исследований, а также за переданные для изучения раковины цефалопод; М.С. Бойко за переданный для изучения материал и советы при анализе жизненных форм; всем сотрудникам лаборатории моллюсков ПИН РАН; Е.С. Соболеву за консультацию по определениям цефалопод и информацию по триасовым наутилидам; генеральному директору АО «Сырьевая компания» А.В. Шкурко за предоставленную возможность работы в карьере Шахтау и экземпляр *Otmorphoceras igori*; родным и близким за поддержку. Эта работа была бы невозможна без И.С. Барскова, который первым отметил уникальность фауны цефалопод из Шахтау и высказал много интересных идей относительно особенностей ее состава.

Работа поддержана грантом РФФИ, проект № 22-24-00099 «Эволюция сообществ моллюсков раннепермского рифа Шахтау».

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РАННЕПЕРМСКИХ НЕАММОНОИДНЫХ ЦЕФАЛОПОД

Позднепалеозойские неаммоноидные цефалоподы известны из многих частей земного шара, однако специальных работ по этой группе моллюсков опубликовано немного. Первые описания наутилоидей из пермских отложений появились в середине XIX в. В монографии по геологии европейской России и Уральских гор (Murhison, Verneuil, Keyserling, 1845) были описаны находки каменноугольных и артинских наутилид и прямораковинных головоногих с Южного Урала и территории нынешней Свердловской области. Э. Эйхвальд опубликовал описания как новых, так и известных ранее, преимущественно каменноугольных, наутилоидей – всего около 40 видов (Eichwald, 1860). Первоначально уральские виды полностью отождествлялись с видами, известными из верхнего карбона Великобритании. Первыми, кто указал на их различие, стал В.И. Мёллер (1862) и А.П. Карпинский (1874).

В Америке изучение пермских неаммоноидных цефалопод было начато во второй половине XIX в. Первые данные были опубликованы Г.К. Сваллоу и Ф. Хоуном (Swallow, Hawn, 1858), Ф.Б. Миком и Ф.В. Хайденом (Meek, Hayden, 1865).

Описание нижнепермских цефалопод Тимора было опубликовано К. Ганиэлем (Haniel, 1915). В.Н. Шиманский (1954) отметил большое сходство фауны неаммоноидных цефалопод Тимора и Южного Урала. Только в начале XXI в. из пограничных ассельско-сакмарских отложений Восточного Тимора коллектив японских исследователей описал три вида прямых головоногих (Niko et al., 2000).

В 1920-х гг. в свет вышли две монографии М.В. Круглова (1925, 1928). В наиболее крупной из них (Круглов, 1928) автор опубликовал результаты большой работы по определению и ревизии наутилид с территории России, а также замечания об их онтогенезе, эволюции и палеогеографическом распро-

странении. В результате описанные виды были распределены между семью семействами, в разное время выделенными А. Хайетом (Руженцев, Шиманский, 1954). Это Trigonoceratidae, Triloboceratidae, Pleuronautilidae, Rhinoceratidae, Tainoceratidae, Koninoceratidae, Solenocheilidae. Эта работа внесла большой вклад в понимание разнообразия и развития нижнепермских наutilus. Более поздние представления Круглова о системе и составе наутилоидей были опубликованы, к сожалению, уже посмертно, в русскоязычном переиздании Основ палеонтологии К. Циттеля (1934).

В своих первых работах по этой теме Шиманский (1948, 1949, 1951) изучил прямораковинных головоногих из верхнего карбона и артинского яруса Южного и Среднего Урала. Шиманский пришел к выводу о важности комплексов наутилоидей для биостратиграфии. На основе особенностей положения сифона и протоконха он установил новый отряд цефалопод – Vactritida. В 1954 г. были опубликованы две монографии Шиманского (1954) и В.Е. Руженцева и Шиманского (1954) по неаммоноидным цефалоподам нижней перми Южного Урала. Авторы провели масштабную ревизию известных таксонов и описали множество новых наутилоидов. Было описано 26 родов и 48 видов наутилид (Руженцев, Шиманский, 1954) и 17 родов и 26 видов прямораковинных цефалопод (псевдортоцератида, бактритоидеи) (Шиманский, 1954). В отряде Vactritida выделено три семейства – Vactritidae, Stenobactritidae и Parabactritidae. В 1962 г. вышел том «Основ палеонтологии», посвященный наутилоидеям и родственным группам. В нем была пересмотрена систематика и опубликованы новейшие данные по родовому составу палеозойских наутилоидей (Шиманский, 1962).

В 1949 г. была опубликована сводная работа по всем известным к тому времени пермским неаммоноидным цефалоподам Америки (Miller, Youngquist, 1949). В ней описано 17 родов и почти 60 видов наутилид. А.К. Миллер и У. Янгквист отмечали, что общепринятая в то время классификация наутилоидей далека от идеальной и нуждается в пересмотре. Тем не менее, в своей монографии они продолжали руководствоваться этой схемой.

Новый взгляд на систему наутилоидей американские исследователи изложили в крупной работе “Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K” (1964). Основным отличием от вышедшей практически в то же время советской сводки «Основы палеонтологии», является возведение актиноцератоидей, эндоцератоидей, наутилоидей и бактритоидей на уровень подклассов, а не надотрядов, а также выделением в составе наутилоидей отряда Barrandeocerida из отряда Tarphycerida. Авторами “Treatise...” (1964) был приведен полный родовой состав семейств неаммоноидных цефалопод. Некоторые роды, описанные с территории СССР, были сведены в синонимы американских родов.

В работе по наутилидам карбона Шиманский (1967) предложил новую схему их классификации. Вместо принятых в «Основах палеонтологии» пяти подотрядов в новой классификации их осталось только три – Rutoceratina, Liroceratina и Nautilina. В монографии, посвященной обзору исторического развития и изучению наутилид, Шиманский (1979) обобщил все имеющиеся данные о родовом составе этого отряда, его географическом распространении по различным системам фанерозоя.

Меньше всего изучена раннепермская фауна головоногих Японии, Китая и Малайзии (Yabe, Mabuti, 1935; Ehiro, 1995; Niko et al., 2005). Наутилоидей Австралии описали К. Тейхерт и Б.Ф. Гленистер (Teichert, Glenister, 1952). Всего из этих регионов описано немногим более 15 видов.

Относительно недавно коллективом авторов (Barskov et al., 2008) была выполнена масштабная работа по анализу роли головоногих моллюсков

в морских экосистемах палеозоя. Для всех основных отрядов цефалопод был проведен анализ жизненных форм всех известных морфотипов и отмечены изменения структуры их сообществ на протяжении геологической истории. Отдельная глава посвящена морфогенезу каменноугольных и раннепермских цефалопод Урала.

Как можно видеть из данного обзора, крупных работ по неаммоидным цефалоподам за почти два века их изучения было опубликовано не так много. Вероятно, такая слабая изученность является одной из причин, по которым пока не совсем ясна взаимосвязь между отдельными крупными группами этих моллюсков. Наиболее подробно нижнепермские цефалоподы были изучены на территории России (преимущественно Южный Урал) и США (штаты Канзас, Вайоминг, Техас, Нью-Мехико). Помимо этого, раннепермские наутилиты описаны из Китая, Японии, Австралии, Малайзии и Тимора. Всего к началу предлагаемого исследования из пермских и пермско-каменноугольных отложений мира было описано 67 родов и не менее 150 видов неаммоидных цефалопод.

ГЛАВА 2. СТРАТИГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

Изученное местонахождение Шахтау находится на западном склоне Южного Урала, в Стерлитамакском районе республики Башкортостан, в 5.5 км на восток по трассе Стерлитамак – Белорецк (Р316) (рис. 1). Массив Шахтау входил в состав цепочки из четырех шиханов (гор-одиночек), которые в ранней перми были представлены крупными рифовыми сооружениями. Полоса нижнепермских рифов протягивается субмеридианально вдоль границы Восточ-



Рис. 1. Схема расположения Башкирских шиханов. Местонахождение Шахтау отмечено звездочкой.

но-Европейской платформы и западного борта Предуральского краевого прогиба от Полярного Урала до Прикаспийской низменности (Горожанина, Горожанин, 2019). Большинство из этих массивов перекрыто осадками и погружено на большую глубину. Еще в середине XX в. Шахтау возвышался между шиханами Куштау и Тратау (рис. 1). В настоящее время он почти полностью уничтожен разработкой карьера, за исключением отдельных фрагментов нижних частей склонов на юге и западе. В общем плане он представлял собой слабо вытянутый с юго-востока на северо-запад, смятый в антиклинальную складку риф, осложненный многочисленными разломами (Мазаев, 2019).

Рифообразование на этой территории началось в гжельское время (Мазаев, 2019). Наибольшее развитие рифовые постройки получили в асселе, и продолжали свой рост до конца сакмарского века (Чувашов, 1995). В конце раннеартинского времени тектонический блок с рифами был поднят, происходила денудация накопившихся отложений. В позднеартинское время Шиханский блок вновь начал погружение, на поверхности денудационного рельефа происходило накопление мергелей. В связи с постепенным закрытием Уральского пролива в кунгурское время накапливались мощные (до 1000 м) толщи гипсов, ангидритов и солей (Чувашов и др., 1996). На протяжении большей части мезозойской и кайнозойской эры биогермы были погружены на большую глубину, и только в результате тектонических движений в конце неогена были подняты на поверхность (Горожанина, Горожанин, 2019).

Впервые Стерлитамакские шиханы упоминаются в литературе в 1840-х годах в работах Ф. Вангенгейма фон Квалена (1843), Р.И. Мурчисона, Э. Вернейля и А.А. Кейзерлинга (1845). Происхождение этих гор интересовало множество исследователей. Мурчисон (1845) описал внешний вид горы и интерпретировал Шахтау как брахиантиклинальную складку. Н.П. Герасимов рассматривал шиханы как эрозионные останцы, не связанные с рифовыми фациями (по: Чувашов, 1995). Впервые мысль о рифовом происхождении Шахтау была высказана Д.В. Наливкиным (1932, по: Королюк, 1985). Дальнейшее изучение литологии позволило подтвердить его точку зрения. Возраст пород, слагающих Шахтау, а также стратотип стерлитамакского горизонта был установлен по комплексам фораминифер (Раузер-Черноусова и др., 1977). И.К. Королюк детально изучила рифовые отложения шихана Шахтау и опубликовала результаты своих исследований в монографии (1985). В работе откартированы основные фации рифовых отложений, описаны разности карбонатных пород, дан схематический разрез Шахтау, сделано краткое описание встречающейся фауны. В результате изучения фораминифер Королюк (1985) было установлено, что ядро Шахтау составляют рифогенные известняки ассельского яруса. По направлению на север, северо-запад и северо-восток они выклиниваются и перекрываются отложениями сакмарского яруса (Королюк, 1985). Верхнеартинские мергели с размывом перекрывают нижележащие слои, заполняя понижения и плащеобразно залегают на краевых частях рифа. Наиболее поздние исследования рассматривали генезис и возраст многочисленных тектонических нарушений в массиве (Чувашов, 1995; Горожанин, Горожанина, 2022).

В 2015 г. были впервые проведены полевые работы лаборатории моллюсков в карьере Шахтау под руководством А.В. Мазаева. Наряду с раковинами моллюсков с 2015 по 2018 гг. в разных частях карьера были отобраны образцы породы для анализа на микрофауну. Изучение комплексов фузулинид дало неожиданные результаты. Отложения, ранее считавшиеся определенно ассельскими, показали смешанный характер микрофауны и рассматриваются теперь как пограничные ассельско-сакмарские (Мазаев, 2019; Исакова и др., 2020). Как следует из данных нового исследования (Исакова и др., 2020), известные ранее

лена перегородками на многочисленные камеры. Газово-жидкостные камеры, выполняющие функцию поплавка, составляют фрагмокон. Последняя камера, занимающая от 3/4 до почти половины оборота раковины, называется жилой камерой, т. к. в ней помещалось тело моллюска. Все перегородки пронизаны выростом задней части тела – сифоном. С помощью сифона камеры фрагмокона наполнялись газом или жидкостью для изменения глубины погружения моллюска в толще воды. Морфологическое разнообразие пермских неаммоноидных цефалопод довольно велико. Среди них встречаются как прямые – очень медленно расширяющиеся (угол 3–10° у *Vacritida*, *Pseudorthoceridae*), узкоконические, или ширококонические с довольно большим углом расширения (до 44° у *Dentoceras*); так и свернутые, планоспиральные (большинство *Nautilida*), а также согнутые, с несоприкасающимися оборотами (род *Barskoceras*).

У каждой раковины выделяют вентральную, дорсальную и две латеральные стороны. По аналогии с современным наутилусом, предполагается, что на вентральной стороне была расположена воронка (гипоном), мантийная полость и мантийный комплекс органов (Шиманский, 1962). Месту крепления воронки на раковине соответствует гипономический синус (краевая часть устья раковины, отогнутая назад). Дорсальная – спинная – сторона противоположна вентральной. Латеральные стороны расположены по бокам раковины. Перегиб между вентральной и латеральной стороной называется вентральным краем, а перегиб между латеральной и дорсальной стороной – умбиликальным. На дорсальной стороне у некоторых наутилид выделяют вогнутую зону, называемую дорсальным желобком, которая облекает предыдущий оборот. Если один оборот частично или полностью перекрывает предыдущий, такая раковина называется инволютной, если перекрытие незначительное, или обороты едва соприкасаются между собой, такая раковина называется эволютной.

Умбиликом называют углубление на боковых сторонах свернутой раковины, образуемое оборотами спирали. По форме он бывает ступенчатым, воронкообразным и замкнутым, а по ширине – от очень широкого у эволютных раковин до закрытого у инволютных. Также у наутилид выделяют умбиликальное отверстие (рис. 2), возникающее из-за неплотной свернутости первого оборота.

В строении начальной части неаммоноидных цефалопод выделяют эмбриональную раковину – часть раковины, сформированную до выхода моллюска из яйца. Выделяются два типа строения эмбриональной раковины: с протоконхом – вздутой, отделенной пережимом первой камерой фрагмокона и с цикатриксом (Шиманский, 1962). Цикатрикс представляет собой рубчик, оставшийся после формирования раковины на самых ранних этапах эмбрионального развития (Kröger, Mapes, 2004). Протоконховые эмбрионы известны у прямораковинных цефалопод, они называются ортоцерелла (Барсков, 1989) или бакрителла (Догужаева, 2006), в зависимости от таксономической принадлежности изучаемой раковины (рис. 3, фиг. 4, 5). Беспроотоконховое развитие характерно для наутилоидей и псевдортоцератид. У наутилид выделяют два варианта эмбриональной раковины: наута и семинаута. Семинаутой (рис. 3, фиг. 2) называют эмбриональную согнутую раковину, которая занимала от половины до двух третей длины оборота. Также этот термин употребляют для эмбриональных раковин псевдортоцератид с цикатриксом (рис. 3, фиг. 3). По-видимому, в дальнейшем должен быть предложен специальный термин для раковин последнего типа. Наутой (рис. 3, фиг. 1) принято называть эмбрион, состоящий из полного первого оборота (Шиманский, Журавлёва, 1961).

На поверхности раковин развита разнообразная скульптура. Это лиры (тонкие продольные ребрышки), струйки нарастания, бугорки, шипы, ребра

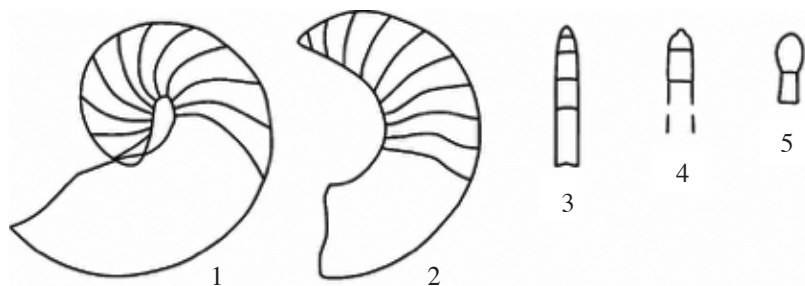


Рис. 3. Эмбриональные раковины неаммоидных цефалопод Шахтау. Ориентировка раковин выполнена в предполагаемом прижизненном положении. 1 – наута *Shikhanonautilus siphonovertralis*; 2 – семинаута *Pseudotemnocheilus cosswae*; 3 – семинаута *Dolorthoceras stiliforme* (по Шиманскому, 1954 с изменениями); 4 – ортоцерелла *Shikhnoceras sphaerophorum* (пунктиром обозначена часть раковины, достраивающаяся на более поздних стадиях онтогенеза); 5 – бактрителла (по Барскову, 2012, с изменениями).

(поперечные и косые), кили (продольные ребра, расположенные на вентральном крае и вентральной стороне) и продольные борозды (вогнутые зоны на сторонах раковины). Ребра, бугорки и шипы зачастую отражаются и на внутреннем ядре. У прямораковинных цефалопод иногда встречаются пережимы, которые можно наблюдать только на внутреннем ядре. Функциональное значение таких структур не совсем ясно.

Важным систематическим признаком является очертание перегородочной линии. Она представляет собой след прикрепления перегородок к внутренней стороне раковины, поэтому ее можно изучить только при определенной степени сохранности внутреннего ядра. В строении перегородочной линии выделяют две структуры – лопасть и седло. Лопастей – это изгибы края перегородки, направленные своей вершиной от устья, а седла – направленные в сторону устья.

За всю историю изучения неаммоидных цефалопод было сформулировано множество способов описания их раковин. Больше всего описательных терминов было предложено отечественными авторами (Шиманский, 1954, 1962; Руженцев, Шиманский, 1954; Журавлёва, 1976, 1978). Однако в отличие от родственной группы – аммоидей, для наутилид каждый автор предлагал свою терминологию, не всегда указывая четкие границы выделения того или иного параметра в виде соотношений размеров.

В настоящий момент мы не можем принять ни одну из использовавшихся терминологических схем полностью. В настоящей работе для характеристики формы планоспиральной раковины и ширины умбилика была применена устоявшаяся система описания, предложенная Руженцевым (Руженцев, Богословская, 1971) для аммоидей. По этой схеме выделяется несколько типов раковин: платиконы ($Ш/Д < 0.31$), субплатиконы ($Ш/Д = 0.31 - 0.5$), пахиконы ($Ш/Д = 0.51 - 0.7$), субсфероконы ($Ш/Д = 0.71 - 0.9$) и сфероконы ($Ш/Д > 0.9$). Ширина умбилика характеризуется отношением умбиликального диаметра к диаметру раковины. Он бывает: очень узким ($Ду/Д < 0.11$), узким ($Ду/Д = 0.11 - 0.20$), умеренно узким ($Ду/Д = 0.21 - 0.30$), средних размеров ($Ду/Д = 0.31 - 0.40$), умеренно широким ($Ду/Д = 0.41 - 0.50$), широким $Ду/Д = 0.51 - 0.60$ и очень широким ($Ду/Д > 0.60$) (Ружен-

цев, Богословская, 1971). Инволютность раковины устанавливается по степени перекрытия предыдущих оборотов последним, а также по ширине умбилика. Раковина наутилоид может быть инволютной (последний оборот перекрывает предыдущий более чем на половину, умбилик от узкого до очень узкого), полуинволютной (последний оборот перекрывает предыдущий на половину, или практически на половину, умбилик умеренно узкий, средних размеров или умеренно широкий) и эволютной (обороты соприкасаются, но перекрывают друг друга менее чем на половину, умбилик от широкого до очень широкого).

ГЛАВА 4. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Коллекция, положенная в основу этой работы, собиралась с 2014 по 2023 гг. из девяти точек в карьере Шахтау. Она состоит из двух частей, ассельско-сакмарские цефалоподы из биогермных и рифовых известняков и позднеартинские из мелководных шельфовых отложений: 213 раковин наутилоидей, семь – ортоцератоидей и две раковины бактритоидей ассельско-сакмарского возраста; 62 раковины наутилоидей, 72 – ортоцератоидей и трех – бактритоидей позднеартинского возраста (всего 359 экз.). В коллекции цефалопод 15–20% всех экземпляров имеют хорошую сохранность, почти 70% – удовлетворительную и порядка 10% – неудовлетворительную. В большинстве случаев установить таксономическую принадлежность можно по внешнему строению раковин. Внутренние структуры у ортоцератоидей обычно плохо сохраняются вследствие перекристаллизации, поэтому изучить строение сифона не всегда возможно. Эта особенность несколько усложняет, а в некоторых случаях делает невозможным их определение.

Очистка раковин от вмещающей породы выполнялась с использованием гравировальной машинки и пневматического гравировочного карандаша (пневмоштихель). Распиливание раковин и изготовление пришлифовок производилось на шлифовальном станке. Все измерения производились с помощью штангенциркуля. Измерения углов выполнены с помощью электронного угломера и транспортира, как на самом материале, так и на перенесенных на бумагу очертаниях раковины.

Фотографирование производилось на фотоаппарат Sony Alpha 7, объектив FE 2.8/50 MACRO. Раковины перед съемкой напылялись с использованием порошка хлорида аммония (NH_4Cl). Полученные фотографии обрабатывались в программах Zerene Stacker и Gimp. Рисование лопастных линий производилось под микроскопом Motic, а в некоторых случаях по фотографиям ядра раковины с разных сторон и путем отрисовки в программе CorelDRAW 2019.

ГЛАВА 5. ОПИСАТЕЛЬНАЯ ЧАСТЬ

При описании таксонов отрядного ранга использована классификация, опубликованная А.А. Шевырёвым (2005, 2006), который проанализировал и обобщил основные системы, разработанные к началу XXI в. Система таксонов семейственного ранга и ниже в отрядах Nautilida, Bactritida и Orthocerida принята по В.Н. Шиманскому (1967; 1968).

В данной главе приводятся описания всех видов, обнаруженных к настоящему моменту в Шахтау и описания родов, выделенных автором лично и в соавторстве. (Впервые описанные виды и роды выделены **цветом**).

ПОДКЛАСС NAUTILOIDEA

ОТРЯД NAUTILIDA AGASSIZ, 1848

ПОДОТРЯД RUTOCERINA HYATT, 1883

НАДСЕМЕЙСТВО TEMNOCHEILATOIDEA MOJSISOVICS, 1902

СЕМЕЙСТВО TEMNOCHEILIDAE MOJSISOVICS, 1902

Род *Temnocheilus* M'Coy, 1884

Temnocheilus sp.

Род *Alexoceras Leonova et Shchedukhin, 2020*

Alexoceras mazaevi Leonova et Shchedukhin, 2020

СЕМЕЙСТВО GZHELOCERATIDAE Ruzhencev et Shimansky, 1954

Род *Gzheloceras Ruzhencev et Shimansky, 1954*

Gzheloceras sp.

НАДСЕМЕЙСТВО TAINOCERATOIDEA HYATT, 1883

СЕМЕЙСТВО TAINOCERATIDAE HYATT, 1883

ПОДСЕМЕЙСТВО TAINOCERATINAE HYATT, 1883

Род *Metacoceras Hyatt, 1884*

Metacoceras parartiense Ruzhencev et Shimansky, 1954

Metacoceras kruglovi Ruzhencev et Shimansky, 1954

Род *Pseudotemnocheilus Ruzhencev et Shimansky, 1954*

Pseudotemnocheilus kosswae (Kruglov, 1928)

СЕМЕЙСТВО MOSQUOCERATIDAE RUZHENCEV ET SHIMANSKY, 1954

Род *Mosquoceras Ruzhencev et Shimansky, 1954*

Mosquoceras planum Leonova et Shchedukhin, 2020

СЕМЕЙСТВО RHIPHAEOCERATIDAE RUZHENCEV ET SHIMANSKY, 1954

Род *Pararhiphaoceras Ruzhencev et Shimansky, 1954*

Pararhiphaoceras tastubense (Kruglov, 1928)

Pararhiphaoceras aktastense Ruzhencev et Shimansky, 1954

Pararhiphaoceras parvum Shchedukhin, 2022

Pararhiphaoceras sp.

Род *Sholakoceras Ruzhencev et Shimansky, 1954*

Sholakoceras formosum Leonova et Shchedukhin, 2020*

Род *Eximioceras Shchedukhin, 2022*

Eximioceras venustum Shchedukhin, 2022

ПОДОТРЯД LIROCERINA FLOWER, 1955

НАДСЕМЕЙСТВО LIROCERATOIDEA MILLER ET YOUNGQUIST, 1949

СЕМЕЙСТВО EPHIPPOCERATIDAE MILLER ET YOUNGQUIST, 1949

Род *Megaglossoceras Miller, Dunbar et Condra, 1933*

Megaglossoceras barskovi Leonova et Shchedukhin, 2020*

СЕМЕЙСТВО LIROCERATIDAE MILLER ET YOUNGQUIST, 1949

Род *Liroceras Hyatt, 1984*

Liroceras shakhtauense Leonova et Shchedukhin, 2020

Род *Leniceras Leonova et Shchedukhin, 2020*

Leniceras ovale Leonova et Shchedukhin, 2020

Род *Shikhanonutilus Leonova et Shchedukhin, 2020*

Shikhanonutilus compressus Shchedukhin, 2023

Shikhanonutilus compressus Shchedukhin, 2023

Род *Hemiliroceras Ruzhencev et Shimansky, 1954*

?*Hemiliroceras artum* Shchedukhin et Leonova, 2020

Род *Condraoceras Miller, Lane et Unklesbay, 1947*

Condraoceras procerum Shchedukhin et Leonova, 2020

СЕМЕЙСТВО PERMONAUTILIDAE BARSKOV ET SHILOVSKY, 2014

Род *Thyoceras Leonova et Shchedukhin, 2020*

Thyoceras involutum Leonova et Shchedukhin, 2020
 НАДСЕМЕЙСТВО CENTROCERATOIDEA HYATT, 1900
 СЕМЕЙСТВО GRYPOCERATIDAE HYATT, 1900
 ПОДСЕМЕЙСТВО DOMATOCERATINAE MILLER ET YOUNGQUIST, 1949
Род *Domatoceras* Hyatt, 1891
Domatoceras (Domatoceras) sterlitamakense Leonova et Shchedukhin, 2020
Domatoceras (Domatoceras) bashkiricum Leonova et Shchedukhin, 2020
Род *Omorphoceras* Leonova et Shchedukhin, 2023
Omorphoceras igori Leonova et Shchedukhin, 2023
Род *Stenopoceras* Hyatt, 1893
Подрод *Leptodomatoceras* Leonova et Shchedukhin, 2023
Stenopoceras (Leptodomatoceras) bashkiricum Leonova et Shchedukhin, 2023
Род *Shatoceras* Leonova et Shchedukhin, 2020
Shatoceras umbilicatum Leonova et Shchedukhin, 2020
Род *Neodomatoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954
Neodomatoceras delicatum Shchedukhin et Leonova, 2020
 СЕМЕЙСТВО PERMOCERATIDAE MILLER ET COLLINSON, 1953
Род *Foveroceras* Leonova et Shchedukhin, 2023
Foveroceras magnum Leonova et Shchedukhin, 2023
 НАДСЕМЕЙСТВО TRIGONOCERATOIDEA HYATT, 1884
 СЕМЕЙСТВО TRIGONOCERATIDAE HYATT, 1884
 ПОДСЕМЕЙСТВО THRINCOCERATINAE RUZHENCEV ET SHIMANSKY, 1954
Род *Neothrincoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954
Neothrincoceras aff. *soshkinae* Ruzhencev et Shimansky, 1954
 НАДСЕМЕЙСТВО KONINCKIOCERATOIDEA HYATT, 1893
 СЕМЕЙСТВО KONINCKIOCERATIDAE HYATT, 1900
Род *Millkoninckioceras* Kummel, 1963
 ?*Millkoninckioceras* sp.
 НАДСЕМЕЙСТВО RUTCERATOIDEA HYATT, 1884
 СЕМЕЙСТВО DENTOCERATIDAE RUZHENCEV ET SHIMANSKY, 1954
Род *Dentoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954
Dentoceras magnum Ruzhencev et Shimansky, 1954
Dentoceras latum Ruzhencev et Shimansky, 1954
 СЕМЕЙСТВО SCYPHOCERATIDAE RUZHENCEV ET SHIMANSKY, 1954
Род *Scyphoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954
Scyphoceras angulatum Ruzhencev et Shimansky, 1954
 ОТРЯД ONCOCERIDA?
 INSERTA FAMILIA
Род *Barskoceras* Leonova et Shchedukhin, 2020
Barskoceras mirum Leonova et Shchedukhin, 2020
 ПОДКЛАСС ORTHOCERATOIDEA KUHN, 1940
 ОТРЯД ORTHOCERIDA KUHN, 1940
 СЕМЕЙСТВО PSEUDORTHOCERATIDAE FLOWER ET CASTER, 1935
Род *Uralorthoceras* Shimansky, 1951
Uralorthoceras tzwetaevae Shimansky, 1951
Uralorthoceras verneuili (Möller, 1862)
Род *Dolorthoceras* Shimansky, 1954
Dolorthoceras stiliforme Shimansky, 1948

Dolorthoceras siphocentrale (Krotow, 1885)

Род *Shikhanoceras* Shimansky, 1954

Shikhanoceras sphaerophorum Shimansky, 1954

Род *Bitaunioceras* Shimizu et Obata, 1936

Bitaunioceras krotowi Dewingthall, 1951

Род *Kionoceras* Hyatt, 1900

Kionoceras serenum Shimansky, 1954

ПОДКЛАСС ВACTRITOIDEA SHIMANSKY, 1951

ОТРЯД ВACTRITIDA SHIMANSKY, 1951

СЕМЕЙСТВО ВACTRITIDAE SHIMANSKY, 1951

Род *Ctenobactrites* Shimansky, 1951

Ctenobactrites costatus Shimansky, 1951

Род *Hemibactrites* Shimansky, 1954

Hemibactrites ellipsoidalis Shimansky, 1954

ГЛАВА 6. ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ, ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КОМПЛЕКСОВ НЕАММОНОИДНЫХ ЦЕФАЛОПОД ШАХТАУ

Местонахождение раннепермских неаммоноидных цефалопод в Шахтау является самым богатым из известных на сегодняшний день. В других районах мира, как правило, в одном местонахождении отмечают два-три, редко пять таксонов. В Шахтау ассельско-сакмарский комплекс содержит 25 видов 21 рода, а позднеартинский – 20 видов 16 родов.

Морфологический состав сообществ находится в прямой зависимости от условий их существования. Ассельско-сакмарское рифовое сообщество (рис. 4) характеризовалось высоким содержанием свернутых наutilus – 80% (среди которых большинство эволютных и скульптурированных цефалопод). Кроме того, сравнение рифового комплекса Шахтау со среднепермским рифовым сообществом Волго-Урала (Барсков, Бойко, 2016) показывает сходное соотношение свернутых к прямым формам – 20:5 и 18:2 соответственно. Значительно большее число прямораковинных форм (до 45% от всего сообщества) характерно для обстановок открытого моря, которые сформировались на территории Шахтау в позднеартинское время (рис. 4). Среди позднеартинских наutilus возросла доля эволютных форм (с 50 до 70%) и значительно сократилось

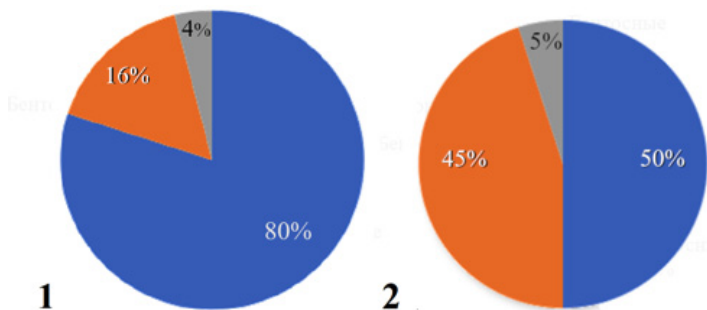


Рис. 4. Соотношение разных морфогрупп в ассельско-сакмарском (1) и позднеартинском (2) цефалоподовых комплексах Шахтау по числу видов.

количество involutory (с 40 до 10%). В целом, артинские цефалоподы характеризуются менее скульптурированными раковинами. В таксономическом плане ассельско-сакмарское сообщество Шахтау наиболее близко к одновозрастным сообществам Южного Урала и Северной Америки. К пострифовому сообществу цефалопод Шахтау наиболее близко сообщество Жиль-Тау в Казахстане.

ГЛАВА 7. АНАЛИЗ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Для анализа жизненных форм использовались морфометрические методы, предложенные Д. Раупом (Raup, 1967) и критерии выделения жизненных форм по Барскову (Барсков, 1989; Barskov et al., 2008). Этот подход состоит в проведении нескольких измерений на боковой и фронтальной проекциях раковины (рис. 5). По полученным данным вычисляются их отношения, которые выражают: S – форму поперечного сечения ($S=b/a$), D – степень объемности оборотов (эволютность раковины) ($D=c/d$), W – скорость расширения оборотов ($W=(d/e)^2$). На основе значений W и D строятся графики с изолиниями, которые отражают плотности распределения формы раковин (рис. 5). Метод Раупа был дополнен и впервые применен к большинству известных на тот момент отрядов ископаемых планоспиральных цефалопод. Исследования, проведенные И.С. Барсковым (1989), в значительной степени дополняют морфометрические методы Раупа (Raup, 1967). В морфологических полях наутилоидей Барсковым (1989) было установлено четыре максимума (морфологические области), которые соответствуют разным морфотипам. Результаты анализа позволили сопоставить получившиеся морфологические области с несколькими жизненными формами, впервые установленными Барсковым у ископаемых цефалопод. Он предложил ряд критериев для отнесения ископаемых цефалопод к одной из пяти жизненных форм: нектонной, бенто-пелагической, нектобентосной, бентосной и планктонной (Барсков, 1989). К этим критериям автор отнес: степень

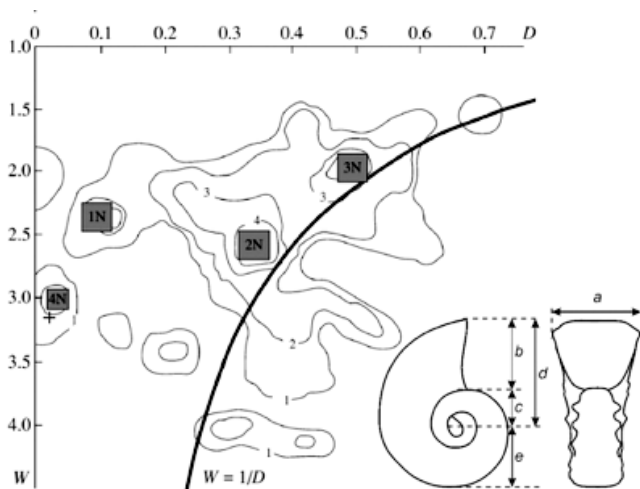


Рис. 5. Морфологические области (ограниченные изолиниями), морфологические поля (1N-4N) палеозойских наутилоидей и методика измерения раковин для анализа жизненных форм (по Barskov et al., 2008, с изменениями). Условные обозначения: крестиком (+) в области 4N отмечено положение современного *Nautilus pompilius*; a, b, c, d, e – измеряемые параметры раковины.

плавучести, активность плавания, способы поддержания и изменения плавучести и ориентированного положения в воде, возможности сохранения равновесного положения, обтекаемость раковины. Барсков отметил, что к одной и той же жизненной форме могут принадлежать виды, имеющие разную морфологию раковины, но имеющие определенные черты, характерные для той или иной категории.

В более поздней работе Барскова с соавторами (Barskov et al., 2008) число жизненных форм, выделяемых для наутилид, было уменьшено до четырех за счет исключения нектонной формы. Авторы обосновывают это тем, что у животных, имеющих газово-жидкостный поплавок (раковина с камерами и сифоном), возможности активного движения, например, для охоты за добычей, сильно ограничены (Barskov et al., 2008). Для определения жизненной формы в этой работе применяются четыре критерия:

1. Степень плавучести. Для свернутых форм этот показатель находится в прямой зависимости от скорости расширения оборотов (W), а для прямораковинных – от угла расширения раковины.
2. Способы поддержания ориентировки в воде (внутрикамерные и внутрисифонные отложения, характер скульптуры (выросты и шипы)).
3. Активность плавания (зависит от объема и формы жилой камеры, степени выраженности вороночного синуса).
4. Обтекаемость раковины (определяется ее формой и скульптурой).

Было установлено, что экологическая структура двух цефалоподовых сообществ существенно различается. Главное отличие заключается в изменении доли бентопелагических форм. В ассельско-сакмарское время эта жизненная форма составляла треть от всех цефалопод (рис. 6, табл. 1). В артинское время число бентопелагических форм сократилось на 11% и составило 22% (рис. 6, табл. 2). В рифовом сообществе доля нектобентоса составляла 57%. В артинском веке эти формы продолжали играть главную роль в сообществе, но по сравнению с ассельско-сакмарским временем их доля немного сократилась и теперь составляла только половину от всех членов сообщества. Появление планктонных форм, связанных с верхней частью пелагиали (как свернутых – *Milloninckioceras*, так и прямораковинных – *Vitaunioceras*), наиболее ярко характеризует произошедшие изменения. Бентосные формы, уже присутствовавшие в ассельско-сакмарском обществе, стали занимать более значимое место в новом биоценозе. Они были представлены тремя видами, которые составляли 17% от всех позднеартинских неаммоноидов.

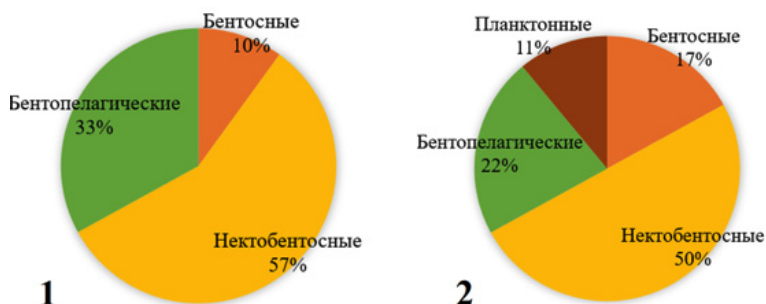


Рис. 6. Экологическая структура ассельско-сакмарского (1) и позднеартинского (2) сообществ неаммоноидных цефалопод (по числу видов).

Таблица 1. Жизненные формы ассельско-сакмарских планоспиральных наутилид.

		W	D	S	Жизненная форма
1	<i>Alexoceras mazaevi</i>	2.03	0.34	0.56	2N, бентопелагическая
2	<i>Mosquoceras planum</i>	3.18	0.39	0.85	2N, нектобентосная
3	<i>Pararhiphaeoceras tastubense</i>	2.33	0.25	1.68	2N, нектобентосная
4	<i>Pararhiphaeoceras parvus</i>	2.64	0.34	0.6	2N, бентопелагическая
5	<i>Pararhiphaeoceras</i> sp.	2.68	0.36	0.51	2N, бентопелагическая
6	<i>Sholakoceras formosum</i>	2.35	0.37	0.92	2N, нектобентосная
7	<i>Eximioceras venustum</i>	3.02	0.33	0.85	2N, нектобентосная
8	<i>Foveroceras magnum</i>	3.05	0.37	0.86	2N, нектобентосная
9	<i>Megaglossoceras barskovi</i>	3.28	0.15	0.48	2N, бентопелагическая
10	<i>Leniceras ovale</i>	3.14	0.19	0.64	2N, бентопелагическая
11	<i>Liroceras shakhtanense</i>	3.55	0.07	0.63	4N, бентопелагическая
12	<i>Omorphoceras igori</i>	2.83	0.29	1.59	2N, нектобентосная
13	<i>Shikhanonautilus siphonoventralis</i>	2.14	0.08	1.05	1N, бентопелагическая
14	<i>Stenopoceras (Leptodomatoceras) bashkiricum</i>	2.41	0.36	1.24	2N, нектобентосная
15	<i>Domatoceras sterlitamakense</i>	2.29	0.38	0.73	2N, бентопелагическая
16	<i>Domatoceras bashkiricum</i>	2.96	0.3	0.81	2N, нектобентосная
17	<i>Shatoceras umbilicatum</i>	2.39	0.33	0.87	2N, нектобентосная

Таблица 2. Жизненные формы планоспиральных позднеартинских наутилид.

		W	D	S	Жизненная форма
1	<i>Metacoceras parartiense</i>	2.87	0.37	0.65	2N, бентопелагическая
2	<i>Metacoceras kruglowi</i>	3.24	0.33	0.87	2N, нектобентосная
3	<i>Pararhiphaeoceras aktastense</i>	2.43	0.31	0.61	2N, нектобентосная
4	<i>Hemiliroceras artum</i>	3.13	0.21	0.76	2N, бентопелагическая
5	<i>Neodomatoceras delicatum</i>	2.93	0.26	0.82	2N, нектобентосная
6	<i>Neothrinoceras soshkinae</i>	3.33	0.23	1.01	2N, бентопелагическая
7	<i>Millkoninckioceras</i> sp.	2.26	0.49	1.08	3N, планктонная
8	<i>Condraoceras procerum</i>	2.37	0.06	0.99	4N, бентопелагическая

ГЛАВА 8. БИОГЕОГРАФИЯ

Ассельско-сакмарские наутилиды, бактритоидеи и ортоцератоидеи известны из пяти биогеографических областей (рис. 7): Уральской, Тетической, Американской, Арктической и Австралийской (Леопова, 2011). Южноуральское сообщество неаммоноидных цефалопод насчитывает не менее 47 видов, принадлежащих 34 родам. Из них к эндемикам относятся представители 24 родов, т. е. около 70%. Вероятно, такое высокое содержание эндемичных родов связано со слабой изученностью раннепермских неаммоноидов. Для сравнения, одновозрастные комплексы аммоноидей показывают степень эндемичности не более 19% (Леопова, 2018). Роды-космополиты немногочисленны, они составляют до 30% от всего сообщества. Наибольшее сходство обнаруживается

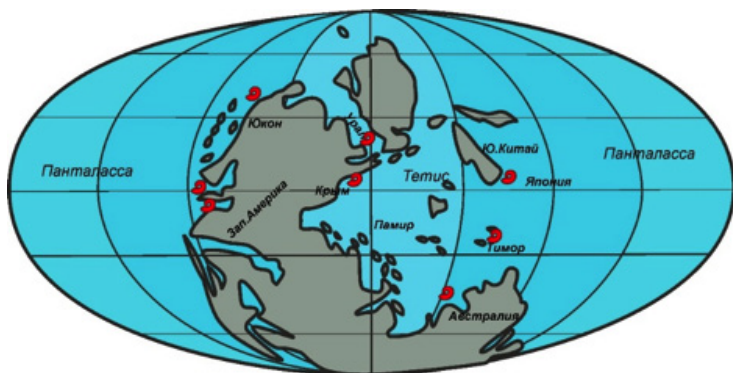


Рис. 7. Распространение ассельско-сакмарских неаммоидных цефалопод (по Ziegler et al., 1996, с изменениями).

в родовом составе сообществ Южного Урала и Северной Америки. Их объединяет присутствие родов *Temnocheilus*, *Liroceras*, *Stenopoceras*, *Pseudorthoceras*, *Mooreoceras* и *Bitaunioceras*. Также общие роды известны из Донбасса (*Kionoceras*, *Temnocheilus*), Австралии (*Mooreoceras*, *Pseudorthoceras*, *Domatoceras*), Тимора и Японии (*Bactrites*) и Арктической Канады (*Liroceras*). Следует отметить, что все перечисленные роды, за исключением *Bitaunioceras*, перешли в раннюю пермь из карбона. Японская фауна также, как Уральская отличается от остальных высокой степенью эндемичности. Роды-эндемики в ней составляют 67%. Малое число общих форм может быть связано как со слабой изученностью неаммоидных цефалопод этого стратиграфического интервала, так и необходимостью ревизии уже известных родов, описанных более века назад из Донбасса и Тимора. В ассельско-сакмарское время в Уральском бассейне появилось 18 родов. Роды-иммигранты здесь представлены 16 родами.

Самый крупный комплекс артинских неаммоидных цефалопод известен из Уральской области. В других районах они очень редки. Несмотря на то, что Уральский пролив в позднеартинское время уже закрылся, от бывших связей с Тетической областью осталось несколько общих форм: это *Bitaunioceras*, *Aktastioceras* и *Peripetoceras* с острова Тимор (рис. 8). Род *Domatoceras*, обитав-

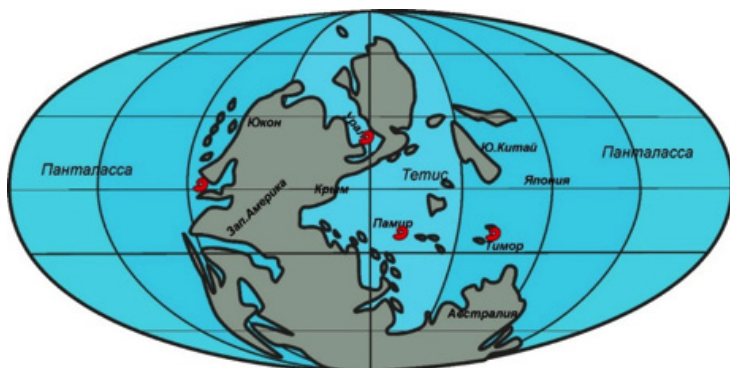


Рис. 8. Палеогеографическое распространение артинских неаммоидных цефалопод (по Ziegler et al., 1996, с изменениями).

ший в Уральском бассейне с конца каменноугольного периода по сакмарский век, в верхнеартинских отложениях этого региона не известен. Представители этого рода сохранились только в бассейнах Северной Америки и Тимора. Находки самых поздних *Domatoceras* происходят из верхней перми Закавказья. Одновозрастная австралийская фауна цефалопод не известна. Уральские абригены в артинском веке представлены 11 родами. Число вселенцев в этом веке насчитывает 11 родов.

Степень эндемичности изученных сообществ очень высокая, в ассельско-сакмарское время она составляла 70%, а в позднеартинское время увеличилась до 80%.

ГЛАВА 9. СТРОЕНИЕ И СКУЛЬПТУРА ЭМБРИОНАЛЬНЫХ РАКОВИН

Установлено четыре типа скульптуры на эмбриональных раковинах ортоцератоидей (рис. 9) поперечно-струйчатая (*Bitaunioceras krotowi*), сетчатая (*D. stiliforme*, *D. siphocentrale*), сетчатая ячеистая (*S. sphaerophorum*), ячеистая с продольными лирами (*Ps. neumannae*). В настоящий момент мы не можем в полной мере установить степень систематической значимости этих признаков, но, по-видимому, микроскульптура указывает на отличия, как минимум, на родовом уровне. Использование современных методов изучения ископаемого материала может помочь в определении важных особенностей морфологии, которые необходимы для построения обоснованной системы цефалопод.

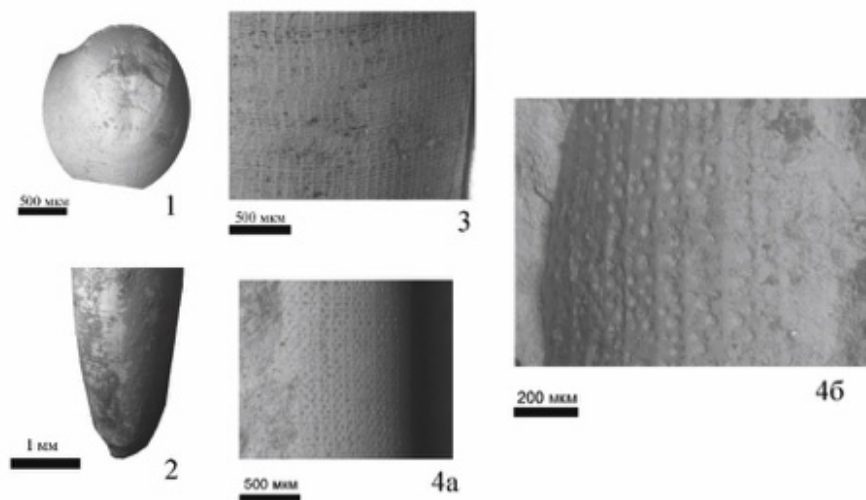


Рис. 9. Эмбриональные части и скульптура раковин неаммонидных цефалопод. Фиг. 1-3 – *Dolorthoceras siphocentrale* экз. ПИН, №5668/104: 1 – с вершины апикального конца, 2 – с латеральной стороны, 3 – скульптура под большим увеличением; фиг. 4 – *Pseudorthoceras neumannae* экз. ПИН, № 442/9482: 4a – общий вид скульптуры, 4b – скульптура под большим увеличением.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Впервые описаны неаммоидные цефалоподы Шахтау. Выделено два комплекса: ассельско-сакмарский и позднеартинский (описан 21 новый вид, около 150 было известно ранее из нижнепермских отложений мира).

2. В нижнепермских отложениях впервые обнаружены представители каменноугольных родов наутилид – *Temnocheilus*, *Megaglossoceras*. Обнаружение *Barskoceras mirum*, которого мы относим к отряду Oncocerida, значительно продлевает существование этого отряда.

3. В рифовом сообществе подавляющее большинство цефалопод обладало свернутой скульптурированной раковиной. В конце артинского века стали преобладать гладкие, прямораковинные формы. Присутствие прогрессивных форм (*Foveroceras*) дополнительно подчеркивает уникальность этого комплекса.

4. Ассельско-сакмарские цефалоподы представлены преимущественно нектобентосными, а также бентопелагическими формами. Большинство составляли бентосные цефалоподы. В артинское время появились планктонные формы, нектобентосных и бентопелагических стало меньше, однако число бентосных увеличилось.

5. Данные по наутилидам не противоречат выводу, сделанному по другим группам морских беспозвоночных о том, что в начале перми существовали устойчивые морские связи с другими бассейнами. В позднеартинское время эти связи сократились; эндемичность фауны возросла с 70 до 80%.

6. При изучении эмбриональных раковин ортоцератоидей на сканирующем электронном микроскопе выделено четыре типа микроскульптуры.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, рекомендуемых ВАК

1. *Leonova T.B., Shchedukhin A.Yu.* Asselian-Sakmarian Nautiloids of the Shakh-Tau Reef (Bashkortostan) // *Paleontol. Journ.* 2020. Vol. 54. No 10. P. 1113–1134. DOI: 10.1134/S0031030120100044
2. *Shchedukhin A.Yu., Leonova T.B.* Late Artinskian Nautiloids of the Shakh-Tau Reef (Bashkortostan) // *Paleontol. Journ.* 2020. Vol. 54. No 10. P. 1135–1151. DOI: 10.1134/S003103012010007X
3. *Щедухин А.Ю.* Первая находка Vactritoidea в ассельско-сакмарских отложениях рифа Шахтау (Башкортостан) // *Палеонтол. журн.* 2022. №5. С. 29–36. DOI: 10.31857/S0031031X22050117
4. *Щедухин А.Ю.* Новые Rhiphaeoceratidae (Nautilida, Cephalopoda) из нижнепермских отложений Шахтау (Башкортостан) // *Палеонтол. журн.* 2022. №6. С. 14–19. DOI: 10.31857/S0031031X22060095
5. *Щедухин А.Ю.* Новые данные о роде *Shikhanonautilus* (Liroceratidae, Nautilida) из раннепермского рифа Шахтау // *Палеонтол. журн.* 2023. № 5. С. 26–30. DOI: 10.31857/S0031031X23050082
6. *Леонова Т.Б., Щедухин А.Ю.* Новые наутилиды из ассельско-сакмарского рифового комплекса Шахтау // *Палеонтол. журн.* 2023. №4. С. 26–36. DOI: 10.31857/S0031031X23040074

Статьи в сборниках и прочих изданиях

7. *Leonova T., Shchedukhin A.* Cephalopods of the Early Permian Shakh-Tau reef // *Proc. of Kazan Golovkinsky Young Scientists' Stratigraphic Meeting, 2019* / Ed. Nurgaliev D. Bologna. Filodiritto Editore – Proceeding. 2019. P. 156–158. DOI: 10.26352/D924F5026

8. *Shchedukhin A.Y., Leonova T.B.* Non-ammonoid cephalopod assemblages of the Early Permian Shakh-Tau Reef // Proc. of Kazan Golovkinsky Young Scientists' Stratigraphic Meeting, 2020 / Ed. Nurgaliev D. Bologna. Filodiritto Editore – Proceeding. 2020. P. 246–249.
9. *Леонова Т.Б., Щедухин А.Ю.* Цефалоподовые сообщества раннепермского рифа Шах-Тай (Башкортостан) // Геология рифов. Материалы Всеросс.совещания (Сыктывкар, 25-26 июня 2020 г.) Сыктывкар, ИГ Коми НЦ УрО РАН, 2020. С. 1–73.
10. *Щедухин А.Ю.* Позднеартинские прямораковинные цефалоподы Шах-Тай, Башкортостан // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания (Москва, 25–27 октября 2021 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой и В.В. Митта. М.: ПИН РАН. 2021. Вып. 6. С. 58–63.
11. *Щедухин А.Ю.* Неаммоидные цефалоподы ассельско-сакмарских отложений рифа Шахтау (республика Башкортостан) // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2022. Т. 164. Кн. 2. С. 318–327. DOI: 10.26907/2542-064X.2022.2.318-327
12. *Щедухин А.Ю.* Раннепермские неаммоидные цефалоподы Стерлитамакских шиханов // Геологический вестник. Уфа. 2023. №2. С. 124–131. DOI: 10.31084/2619-0087/2023-2-9

Тезисы докладов

13. *Shchedukhin A.Yu., Leonova T.B.* Non-ammonoid cephalopod assemblages of the Early Permian Shakh-Tau Reef // Международная молодежная стратиграфическая конференция Головкинского, 2020 «Осадочные планетарные системы: стратиграфия, геохронология, углеводородные ресурсы». Казань, 26-30 октября 2020 г. Сборник тезисов. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 2020. С. 66.
14. *Щедухин А.Ю.* Первая находка Vactritoidea в ассельско-сакмарских отложениях рифа Шахтау (Башкортостан) // Палеострат-2022. 31 января-2 февраля 2022 г. Тезисы докладов. ПИН РАН М., 2022. С. 69.
15. *Щедухин А.Ю.* Микроскульптура некоторых раннепермских Orthoceratoidea и Vactritoidea // Современная палеонтология: Классические и новейшие методы. XIV Всерос. Науч. Школа молодых ученых-палеонтологов. Москва, 17–19 октября 2022 г. Тезисы докладов. ПИН РАН: М., 2022. С. 46–47.

Подписано в печать 10 октября 2023 г. Формат 60x84/16.
Бумага офсетная. Печать офсетная.
Тираж 100 экз.

Отпечатано в ИТО ПИН РАН
Москва, Профсоюзная, 123