

Научная статья

УДК 564.533:551.736.1 (470.5)

DOI: 10.31084/2619-0087/2023-2-2

РАННЕПЕРМСКИЕ АММОНОИДЕИ СТЕРЛИТАМАКСКИХ ШИХАНОВ

Т. Б. Леонова^{1, @}, С. Е. Вдовиченко^{1, 2}

1 — Москва, Палеонтологический институт им. А. А. Борисьяка РАН;

2 — Москва, МГУ им. М. В. Ломоносова

В статье кратко рассмотрена история изучения Стерлитамакских шиханов и обнаруженных там раннепермских аммоноидей от экспедиции Мурчисона, Вернейля и Кейзерлинга в начале 40-х годов XIX века до наших дней. Первое описание небольшой коллекции ассельско-сакмарских аммоноидей из шиханов было опубликовано Н. П. Герасимовым в 1937 г., а затем эти материалы были переизучены В. Е. Руженцевым в 1938 и 1951 годах. Позднеартинские аммоноидеи из шиханов были упомянуты среди прочих в монографии Руженцева 1956 года. Во время полевых работ лаборатории моллюсков Палеонтологического института им. А. А. Борисьяка РАН под руководством А. В. Мазаева 2015–2022 гг. была собрана представительная коллекция аммоноидей с обоих стратиграфических уровней (ассельско-сакмарского и позднеартинского), включающая более 400 экз. Этот материал был обработан и описан сотрудниками лаборатории. В результате изучения были выявлены таксономические, морфологические, палеоэкологические и биогеографические особенности каждого из этих двух комплексов аммоноидей. Более древний рифовый комплекс является на сегодняшний день самым богатым в таксономическом отношении среди всех разновозрастных местонахождений мира. В морфологическом плане он очень информативен, т. к. содержит все типы раковин: инволютные, полуинволютные и эволютные, от платиконов и пахионов до кадиконов и офиоконов; лопастные линии от простых «гониятитовых» до сложнейших «аммонитовых» (*Properrinites sp.*). Размеры раковин также колеблются в широких пределах. По экологической структуре рифовое сообщество отличается от сообществ открытого моря большим содержанием нектобентосных форм. Комплекс содержит ультра-эндемиков *Shikhanites singularis* и *Protopopanoceras sublahuseni*, несколько эндемичных видов, что свидетельствует о его обособленности от окружающих бассейнов. Присутствие тетического рода *Properrinites* говорит о существовании связей с тетическими бассейнами. Позднеартинское сообщество аммоноидей шиханов демонстрирует близость с другими южноуральскими сообществами и по таксономическому составу, и по морфофункциональным характеристикам. На прекращение морских связей с океаном Палеотетис указывает полное отсутствие ранее широко распространенного рода *Agathiceras* и доминирующее положение, занимаемое представителями семейства Paragastrioceratidae, получившего наибольшее развитие в уральских раннепермских бассейнах.

Ключевые слова: Башкортостан, Стерлитамакские шиханы, аммоноидеи, таксономический состав, морфология, жизненные формы, биогеография, нижняя пермь, ассельский ярус, сакмарский ярус, артинский ярус, верхнеартинский подъярус

Благодарности: Авторы выражают свою искреннюю благодарность А. В. Мазаеву, организатору полевых работ на Шахтау в 2015–2022 гг., в результате которых была собрана коллекция аммоноидей. Кроме этого, мы очень признательны нашим рецензентам, их замечания и предложения позволили улучшить качество статьи. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ, проект № 22-24-00099 «Эволюция сообществ моллюсков раннепермского рифа Шахтау».

Для цитирования: Леонова Т. Б., Вдовиченко С. Е. Раннепермские аммоноидеи Стерлитамакских шиханов // Геологический вестник. 2023. № 2. С. 26–42. DOI: 10.31084/2619-0087/2023-2-2

For citation: Leonova T. B., Vdovichenko S. E. Early Permian ammonoids of the Sterlitamakian Shikhans. *Geologicheskii vestnik*. 2023. No. 2. P. 26–42. DOI: 10.31084/2619-0087/2023-2-2

© Т. Б. Леонова, С. Е. Вдовиченко, 2023

Original article

EARLY PERMIAN AMMONOIDS OF THE STERLITAMAKIAN SHIKHANS**T. B. Leonova¹, S. E. Vdovichenko^{1, 2}***1 — Moscow, Borissiak Paleontological Institute RAS;**2 — Moscow, Lomonosov Moscow State University*

This paper briefly reviews the history of the study of the Sterlitamak shikhans and the Early Permian ammonoids discovered there in the time span from the expedition of Murchison, Verneuil and Keyserling in 1841–1842 to the present day. The first description of a small collection of Asselian-Sakmarian ammonoids from the Shikhans was published by Gerasimov in 1937, and these materials were then re-examined by Ruzhencev in 1938 and 1951. Late Artinskian ammonoids from the shikhans were mentioned among others in Ruzhencev's 1956 monograph. During the 2015–2022 fieldwork of the laboratory of mollusks of the Borissiak Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences led by A. V. Mazaev, representative ammonoid material comprising more than 400 specimens was collected from both stratigraphic levels (Asselian-Sakmarian and late Artinskian). This material was examined and described by colleagues from the laboratory of mollusks, showing the taxonomic, morphological, paleoecological and biogeographic features of each of these two ammonoid assemblages. The older reef assemblage is by far the richest taxonomically among all coeval assemblages in the world. It is very diverse morphologically, containing various morphotypes: involute, semi-involute and evolute, from platonic and pachyonic to cadiconic and ophioconic; sutures vary from simple “goniatitic” to the most complex “ammonitic” (*Properrinites* sp.). Shell sizes also vary widely. The ecological structure of the reef assemblage differs from the open sea communities in a higher proportion of nektobenthic forms. The assemblage contains the ultra-endemic species *Shikhanites singularis* and *Protopanoceras sublahusei* and several endemic species suggesting its isolation from the adjacent basins. The presence of the Tethyan genus *Properrinites* suggests connections with the Tethyan basins. The Late Artinskian Shikhan ammonoid assemblage is similar in taxonomic, morphological, and functional characteristics to other South Ural assemblages. The complete absence of the previously widespread genus *Agathiceras* combined with the dominance of the family Paragastrioceratidae, which became most abundant in the Ural Early Permian basins, indicates the closure of seaways with the Paleotethyan Ocean.

Keywords: Bashkortostan, Sterlitamakian Shikhans, Ammonoidea, taxonomic composition, morphology, life forms, biogeography, Lower Permian, Asselian, Sakmarian, Artinskian, Upper Artinskian

Acknowledgements The authors express their sincere gratitude to A. V. Mazaev, the organizer of fieldwork at Shakhtau in 2015–2022, when the studied ammonoid collection was assembled. In addition, we are very grateful to our reviewers, whose comments and suggestions improved the quality of the paper. This work was financially supported by the Russian Science Foundation, project no. 22-24-00099 “Evolution of Molluscan Communities in the Early Permian Shakhtau Reef”.

Введение

Геологическое изучение Стерлитамакских шиханов началось в XIX веке с экспедиции Р. И. Мурчисона, Ф. Э. П. де Вернейля и А. А. Кейзерлинга в 1841–1842 гг. За три года до публикации монографии [Murchison et al., 1845], в 1842 году, Ф. Ф. Вангенгейм фон Квален, сопровождавший экспедицию Мурчисона, выпустил заметку «Об открытии горного известняка между формациями Западного Урала» [Wangenheim von Qualen, 1842], которая стала первым упоминанием шиханов в геологической литературе. Позднее он опубликовал ещё несколько работ по Стерлитамакским шиханам [Вангенгейм фон

Квален, 1843; Wangenheim von Qualen, 1844]. Во время экспедиций Вангенгейм фон Квален собрал богатые палеонтологические коллекции (в основном брахиоподы) и передал их для изучения С. С. Куторге и В. И. Мёллеру.

А. Нёшель [Nöschel, 1852–1953] в работе, посвящённой пермским отложениям Южного Урала, дал орографическую характеристику шиханов, привёл геологическую карту района и схему строения одного из шиханов как замка складки.

В последующие годы Стерлитамакские шиханы исследовали, главным образом, горные инженеры, занимавшиеся поисками полезных ископаемых. Всё это время холмы считались ядрами антиклинальных складок [Герасимов, 1929]. Только в 30-е

годы XX века Д. В. Наливкин впервые интерпретировал шиханы как древние рифы [Наливкин, 1932]. Позднее эта точка зрения была твёрдо обоснована и широко принята как основная.

В 1930-х и 1940-х гг. XX века в ходе стратиграфических исследований, проведённых при поисках нефти в Приуралье, из района Стерлитамакских шиханов были подробно изучены фораминиферы, мшанки и брахиоподы.

В 1950 году началась разработка шихана Шахтау открытым способом на содовый известняк. Началось детальное изучение Шахтау, были пробурены многочисленные разведочные скважины, на карьере работали многие геологи и палеонтологи. Наиболее полной и фундаментальной является работа И. К. Королюк [1985].

Первое систематическое изучение головоногих моллюсков Стерлитамакских шиханов было выполнено Н. П. Герасимовым [1937]. К началу 1930-х гг. Н. П. Герасимов собрал коллекцию аммоноидей из ассельских и сакмарских известняков Стерлитамакских шиханов. В нее вошли его собственные сборы, а также несколько экземпляров из коллекций других исследователей. Н. П. Герасимов [1937] описал тринадцать форм, среди которых выделил пять новых видов. Основная часть коллекции Н. П. Герасимова происходила из шихана Тратау (Торатау). Впоследствии этот материал был передан В. Е. Руженцеву для более подробного изучения. В. Е. Руженцев [1938, 1951] переписал и изобразил часть аммоноидей из коллекции Н. П. Герасимова. В результате этих исследований стало известно десять видов десяти родов: *Sakmarites postcarbonarius tetragonus* (Karpinsky), *Neopronorites rotundus* (Maximova), *Artinskia subartiensis* (Gerassimov), *Medlicottia subdorbignyi* Gerassimov, *Shikhanites singularis* Ruzhencev, *Agathiceras uralicum* (Karpinsky), *Prothalassoceras biforme* (Gerassimov), *Somoholites shikhanensis* Ruzhencev, *Paragastrioceras sterlitamakense* Gerassimov, *Protopopanoceras sublahusenii* (Gerassimov).

В монографии, посвящённой артинским аммоноидеям, В. Е. Руженцев [1956] привёл довольно большой список аммоноидей, найденных в данном районе, но специальных разъяснений по поводу этих местонахождений не дал. С шихана Шахтау указано три вида: *Sakmarites vulgaris* (Karpinsky), *Artinskia artiensis* (Grunewaldt), *Uraloceras fedorowi* (Karpinsky). С шихана Тратау (Торатау) — семь видов: *Daraelites elegans* Tchernow, *Thalassoceras gemmellaroi* Karpinsky, *Paragastrioceras kirghizorum*

Voinova, *Uraloceras fedorowi* (Karpinsky), *U. suessi* (Karpinsky), *Popanoceras annae* Ruzhencev, *Crimites subkrotowi* Ruzhencev. С холма Шиханчик, расположенного рядом с Тратау, приведено девять видов: *Daraelites elegans* Tchernow, *Neopronorites permicus* (Tchernow), *Medlicottia orbignyana* (Verneuil), *Paragastrioceras kirghizorum* Voinova, *Uraloceras fedorowi* (Karpinsky), *Eothinites aktastensis* Ruzhencev, *Popanoceras annae* Ruzhencev, *Marathonites (Almites) pamiricus* Toumansky, *Crimites subkrotowi* Ruzhencev. На данный момент это наиболее полный опубликованный список верхнеартинских аммоноидей Стерлитамакских шиханов.

В 1960–1970-е годы из стенок карьера и керна многочисленных скважин И. К. Королюк отобрала несколько экземпляров аммоноидей и передала их для изучения М. Ф. Богословской. В результате было определено: четыре вида из ассельского и сакмарского ярусов: *Agathiceras uralicum* (Karpinsky), *Uraloceras* sp., *Preshumardites* sp. и *Neopronorites* sp. и один вид *Waagenina subinterrupta* (Krotow) из артинского яруса [Раузер-Черноусова и др., 1977; Королюк, 1985].

Современный этап изучения аммоноидей Шахтау связан с новыми исследованиями, проводимыми сотрудниками ПИН РАН под руководством А. В. Мазаева в карьере на месте бывшего шихана с 2015 года по настоящее время. На сегодняшний день детально изучен рифовый ассельско-сакмарский комплекс аммоноидей [Леонова, 2019а; 2019б; 2021; Leonova, 2018; 2020; 2022; Leonova, Boiko, 2018; Леонова и др., 2022]. Байгенджинский комплекс аммоноидей стерлитамакских шиханов после работ В. Е. Руженцева [1956], Д. М. Раузер-Черноусовой и коллег [1977] и И. К. Королюк [1985] не описывался, однако в ходе экспедиций лаборатории моллюсков ПИН РАН 2015–2022 годов был отобран богатый материал, который позволил расширить список байгенджинских аммоноидей шиханов.

Общая характеристика цефалопод подкласса Ammonoidea

Подкласс Ammonoidea класса головоногих моллюсков включает в себя цефалопод, обладающих преимущественно планоспиральной раковинной, состоящей из многокамерного поплавка — фрагмокона — и жилой камеры, в которой помещалось тело моллюска. Раковины аммоноидей разделяются на морфологические группы в соответствии с соотношением их основных параметров: диаметра раковины, диаметра умбилика, высоты

и ширины оборота. Платиконами и дискоконами называются раковины с высокими и относительно узкими оборотами и уплощенными боковыми сторонами, к пахиконам относят раковины с близкими значениями высоты и ширины оборота и узким умбиликом, кадиконами называются бочонкообразные раковины с широким или умеренно широким умбиликом, формы с очень широким умбиликом со змеевидным навиванием относят к офиоконам, а сфероконами — шарообразные раковины с очень узким умбиликом. Как и у современного наутилуса, от задней части тела через все камеры до самой первой тянулся вырост в виде тонкой трубки, внутри которой находились кровеносные сосуды, и которая являлась инструментом изменения плавучести моллюска. Камеры фрагмокона разделялись перегородками, которые строились задней частью мантии и состояли из нескольких слоев кальцита. Линия соединения края перегородки с раковиной называется лопастной линией или сутурой (швом (лат.)). Эта линия имеет сложную форму, которая стабильно выдерживается для представителей одного таксона (рис. 1).



Рис. 1. Фрагмокон *Neopronorites tenuis* (Karpinsky) с хорошо видимыми лопастными линиями, экз. ПИН 5615/4, тастубский горизонт, карьер Шахтау

Fig. 1. Fragment of *Neopronorites tenuis* (Karpinsky) with clearly visible lobelined lines, specimen PIN no. 5615/4, Sakmarian, Tastubian horizon, Shakhtau

Свое название эта линия получила от наименования изгибов: направленные в сторону начальной камеры обозначаются как лопасти, а направленные в сторону устья — седла. Лопастная линия каждого таксона состоит из строго определенного числа лопастей и седел, которые, в свою очередь, характеризуются своей особой формой. Такая сложная морфология позволяет с большой точностью проследить эволюционные изменения раковин в определенные отрезки геологического времени. В дополнение к этому аммоноидеи, являясь пелагическими организмами, были способны к активному движению и широко расселялись в акваториях прошлого. Все это объясняет ведущую роль этих организмов для определения геологического возраста пород и корреляций разного масштаба, а также для решения вопросов биогеографии и палеоэкологии.

Таксономический состав комплексов аммоноидей

Раннепермские аммоноидеи Стерлитамакских шиханов (Торатау, Шахтау, Куштау и Юрактау) принадлежат двум наиболее распространенным палеозойским отрядам: Prolecanitida Miller et Furnish, 1954 (четыре семейства: Daraelitidae Tchernow, 1907, Pronoritidae Frech, 1901 и Medlicottiidae, Karpinsky, 1889) и Goniatitida Hyatt, 1884 (10 семейств: Agathiceratidae Arthaber, 1911, Thalassoceratidae Hyatt, 1900, Somoholitidae Ruzhencev, 1938, Paragastrioceratidae Ruzhencev, 1951, Metalegoceratidae Plummer et Scott, 1937, Adrianitidae Schindewolf, 1931, Perrinitidae Miller et Furnish, 1940, Marathonitidae Ruzhencev, 1938, Neostacheoceratidae Toumanskaya, 1939, Popanoceratidae Hyatt, 1900). Среди них четко выделяются два комплекса — позднеассельский-раннесакмарский и позднеартинский.

Ассельско-сакмарский рифовый комплекс

Комплекс аммоноидей из ассельско-сакмарских рифовых известняков Стерлитамакских шиханов включает 16 видов 15 родов девяти семейств. Из них шесть видов пролеканитид (*Neopronorites tenuis* (Karpinsky), *Sakmarites postcarbonarius* (Karpinsky), *S. asaphus* (Ruzhencev), *Shikhanites singularis* Ruzhencev, *Artinskia subartiensis* (Gerassimov) и *Medlicottia subdorbignyi* Gerassimov) и 10 видов гониатитид (*Agathiceras uralicum* (Karpinsky), *Prothalassoceras bifforme* (Gerassimov),

Somoholites shikhanensis Ruzhencev, *Svetlanoceras serpentinum* (Maximova), *Paragastrioceras sterlitamakense* Gerassimov, *Uraloceras* aff. *limatum* Ruzhencev, *Properrinites* sp., *Crimites* cf. *glomulus* Ruzhencev и *Protopopanoceras sublahuseni* (Gerassimov), *Propopanoceras* sp.) (табл. 1, рис. 2).

Комплекс аммоноидей из рифовых отложений при всем своем разнообразии очень немногочислен — каждый таксон представлен одним-тремя экземплярами. Исключение составляют только *Somoholites shikhanensis* (10 экз.) и *Agathiceras uralicum* (8 экз.). Тем не менее, в морфологическом плане он очень информативен, т. к. содержит все типы раковин: инволютные, полуинволютные и эволютные, от платиконов и пахиконов до кади-конов и офиоконов; лопастные линии от простых «гонииатитовых» (*Paragastrioceras sterlitamakense*) до сложнейших «аммонитовых» (*Properrinites* sp.). Размеры раковин также колеблются в широких пределах. Комплекс содержит несколько эндемич-

ных форм: ультра-эндемики *Shikhanites singularis* и *Protopopanoceras sublahuseni* (рис. 3), эти роды нигде более не найдены, и пяти эндемичных видов: *Sakmarites asaphus*, *Artinskia subartiensis*, *Medlicottia subdorbignyi*, *Paragastrioceras sterlitamakense*, *Prothalassoceras biforme*.

Позднеартинский комплекс

Этот комплекс видов очень разнообразен, в изученной коллекции присутствуют аммоноидеи 24 видов 17 родов десяти семейств (табл. 2). Он несколько уступает по разнообразию местонахождению горы Жиль-Тау (Актюбинская область, Казахстан) (19 родов, 39 видов), но превосходит комплексы из типичных разрезов Южного Урала: по правобережью р. Жаман-Каргала на западном крыле Белогорской антиклинали (12 родов, 14 видов) и по водоразделу рек Ассель и Ускалык (9 родов, 15 видов), а также местонахождение по ле-

Таблица 1 Распространение и разнообразие аммоноидей ассельско-сакмарского комплекса в Стерлитамакских шиханах

Table 1 Distribution and diversity of the Asselian-Sakmarian ammonoids community at Sterlitamakian shikhans

Семейство	Вид	1	2	3	4	5
Отряд Prolecanitida Семейство		Торатау	Шахтау	Куштау	Юрактау	М. Шихан
<i>Pronoritidae</i>	<i>Neopronorites tenuis</i> (Karpinsky, 1889)	+	+			
	<i>Sakmarites postcarbonarius</i> (Karpinsky, 1874)	+	+			+
	<i>S. asaphus</i> (Ruzhencev, 1938)	+	+			
<i>Medlicottiidae</i>	<i>Shikhanites singularis</i> Ruzhencev, 1938	+				
	<i>Artinskia subartiensis</i> (Gerassimov, 1937)	+	+		+	
	<i>Medlicottia subdorbignyi</i> Gerassimov, 1937	+	+			
Отряд Goniatitida Семейство						
<i>Agathiceratidae</i>	<i>Agathiceras uralicum</i> (Karpinsky, 1874)	+	+	+	+	+
<i>Thalassoceratidae</i>	<i>Prothalassoceras biforme</i> (Gerassimov, 1937)	+				
<i>Somoholitidae</i>	<i>Somoholites shikhanensis</i> Ruzhencev, 1938	+	+			+
<i>Paragastrioceratidae</i>	<i>Svetlanoceras serpentinum</i> (Maximova, 1948)	+				
	<i>Paragastrioceras sterlitamakense</i> Gerassimov, 1937	+	+			+
	<i>Uraloceras</i> aff. <i>limatum</i> Ruzhencev, 1938		+			
<i>Perrinitidae</i>	<i>Perrinites</i> sp.		+			
<i>Adrianitidae</i>	<i>Crimites</i> cf. <i>glomulus</i> Ruzhencev, 1952		+			
<i>Popanoceratidae</i>	<i>Protopopanoceras sublahuseni</i> (Gerassimov, 1937).	+	+			
Всего родов/видов		11/12	11/12	1/1	2/2	4/4

вому берегу р. Кураша около казахской могилы Байгендже, стратотип байгенджинского горизонта, (8 родов, 9 видов). Сравнение на видовом уровне между комплексами аммоноидей Шахтау и других южноуральских разрезов проводилось с помощью коэффициентов сходства Жаккара, Сёренсена-Чекановского и Стургена-Радулеску. Данные о комплексах классических южноуральских разрезов приводятся по монографии В. Е. Руженцева [1956].

На родовом уровне комплекс шихана Шахтау близок к другим южноуральским комплексам. Наибольшее сходство при этом он имеет с комплексом горы Жиль-Тау. Сравнение на родовом уровне проводилось с помощью индексов сходства Симпсона и Лонга.

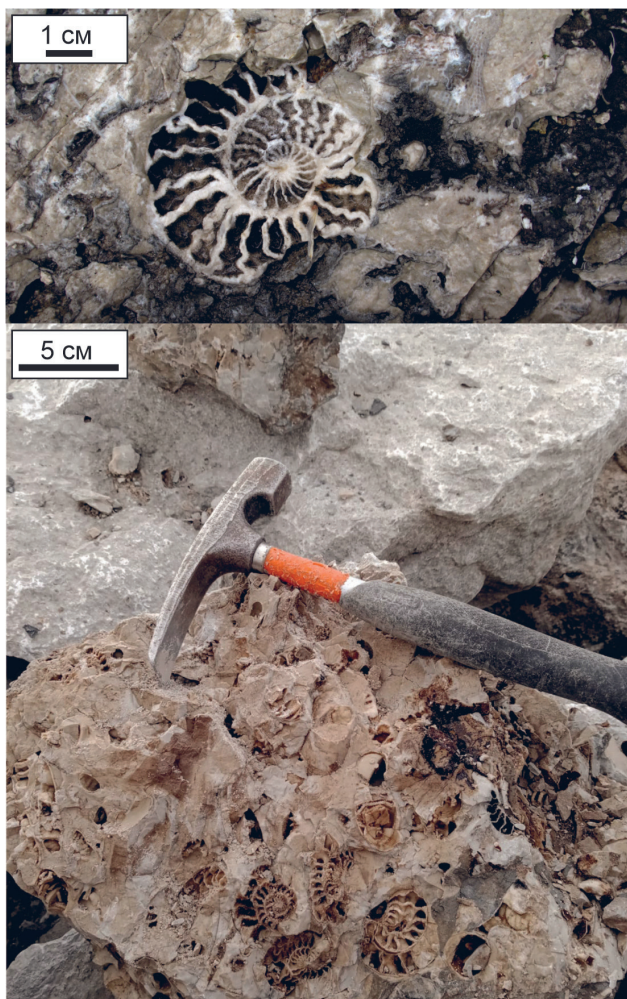


Рис. 2. Раковины аммоноидей в ассельско-сакмарских рифовых известняках шиханов Юрактау (вверху) и Шахтау (внизу)

Fig. 2. Ammonoid shells at Asselian-Sakmarian reef limestones of shikhans Yuraktaу (above) and Shakhtaу (below)

Эндемичных родов и видов в изученном комплексе не обнаружено.

Максимальное распространение имеют представители семейств Paragastrioceratidae (рис. 4) (род *Uraloceras*, четыре вида, 81 экземпляр, в меньшей степени *Paragastrioceras*, два вида, шесть экземпляров), Pronoritidae (род *Neopronorites*, один вид, 48 экземпляров и род *Sakmarites*, один вид, 58 экземпляров), а также *Metalegoceras* (один вид, 12 экземпляров, рис. 5).

Самыми редко встречающимися родами являются *Waagenina* (единственная известная находка отмечена И. К. Королюк [1985]); в изученной коллекции — *Propinacoceras* (1 экземпляр плохой сохранности), *Thalassoceras* (2 экземпляра), *Popanoceras* (один вид, 3 экземпляра), *Neocrimites* (один вид, 3 экземпляра), *Almites* (один вид, 5 экземпляров), *Paragastrioceras* (два вида, 6 экземпляров). Примечательно, что при этом второй

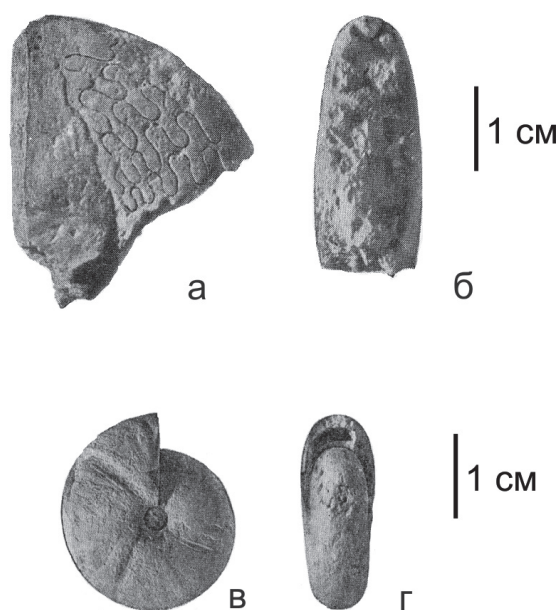


Рис. 3. *Shikhanites singularis* Ruzhencev голотип ПИН № 472/59 и *Protopopanoceras sublahuseni* (Gerassimov), голотип ПИН № 472/151 59, верхняя часть ассельского яруса, шихан Торатау по Руженцеву [1951]

Условные обозначения: а – вид сбоку, б – со стороны устья; в – вид сбоку, г – со стороны устья

Fig. 3. *Shikhanites singularis* Ruzhencev holotype PIN no. 472/59 and *Protopopanoceras sublahuseni* (Gerassimov) holotype PIN no. 472/151 59, Upper Asselian, shikhan Torataу [Ruzhencev, 1951]

Legend: а – lateral view, б – apertural view, в – lateral view, г – apertural view.

род семейства Paragastrioceratidae — *Uraloceras*, встречающийся в верхнеартинских отложениях шиханов, является наиболее распространённым в этом комплексе. Как и в более ранних сборах из местонахождений Южного Урала, нужно отметить полное отсутствие широко распространённого в более древних отложениях верхнего карбона — первой половины нижней перми *Agaticeras uralicum* Karpinsky, что связано, по-видимому, с закрытием морских связей с океаном Палеотетис и обмелением Уральского бассейна. В других биогеографических областях представители рода

Agaticeras продолжали существовать и в средней перми, в вордском веке.

Раковины разнообразны по форме и размеру. Присутствуют крупные инволютные дискоконы *Medlicottiidae* (например, *Medlicottia*, *Artinskia*), крупные субкадиконы (*Metalegoceras*), небольшие субдискоконы (*Neopronorites*, *Sakmarites*), различные по размерам субплатиконы, субофиоконы (*Uraloceras*, *Paragastrioceras*, *Eothinites*), пахиконы (*Kargalites*, *Thalassoceras*), мелкие сфероконы и субсфероконы (*Crimites*, *Neocrimites*). Преобладают раковины мелких и средних размеров,

Таблица 2. Распространение и разнообразие аммоноидей позднеартинского комплекса в Стерлитамакских шиханах

Table 2. Distribution and diversity of the Late Artinskian ammonoids community at Sterlitamakian shikhans

	Вид	1	2	3	4	5
Отряд Prolecanitida Семейство		Торагау	Шахтау	Куштау	Юрактау	М. Шихан
Daraelitidae	<i>Daraelites elegans</i> Tchernow	+	+			+
Pronoritidae	<i>Neopronorites permicus</i> (Tchernow)		+			+
	<i>Sakmarites vulgaris</i> (Karpinsky, 1889)		+			
Medlicottiidae	<i>Artinskia artiensis</i> (Grünwaldt, 1860)		+			
	<i>Medlicottia orbignyana</i> (Verneuil, 1845)		+			+
	<i>Propinacoceras</i> sp.		+			
Отряд Goniatitida Семейство						
Thalassoceratidae	<i>Thalassoceras gemellaroi</i> Karpinsky, 1889	+	+			
Paragastrioceratidae	<i>Paragastrioceras jossae</i> (Verneuil, 1845)		+			
	<i>Paragastrioceras plicatum</i> Ruzhencev, 1956		+			
	<i>Paragastrioceras kirghizorum</i> (Voinova, 1934)	+	+			+
	<i>Uraloceras involutum</i> (Voinova, 1934)		+			
	<i>Uraloceras</i> aff. <i>U. fedorowi</i> (Karpinsky, 1889)	+	+			+
	<i>Uraloceras posterum</i> Bogoslovskaya et Boiko, 2002		+			
	<i>Uraloceras bichense</i> Bogoslovskaya et Boiko, 2002		+			
Metalegoceratidae	<i>Metalegoceras tchernyshewi</i> (Karpinsky, 1889)		+			
	<i>Metalegoceras sogurense</i> (Ruzhencev, 1933)		+			
	<i>Metalegoceras ajdaralense</i> (Ruzhencev, 1933)		+			
	<i>Eothinites aktastensis</i> Ruzhencev, 1933		+			+
Marathonotidae	<i>Kargalites typicus</i> (Ruzhencev, 1933)		+			
	<i>Cardiella ruzhencevi</i> Leonova, 1981		+			+
	<i>Almites invariabilis</i> (Ruzhencev, 1933)		+			+
Vidrioceratidae	<i>Waagenina subinterrupta</i> (Krotow, 1885)		+			
Adrianitidae	<i>Crimites subkrotowi</i> Ruzhencev, 1938	+	+			+
	<i>Crimites</i> sp.		+			
	<i>Neocrimites fredericksi</i> (Emeliancev, 1929)		+			
Popanoceratidae	<i>Popanoceras annae</i> Ruzhencev, 1940	+	+			+
Всего родов/видов		6/6	18/25	-	-	10/10

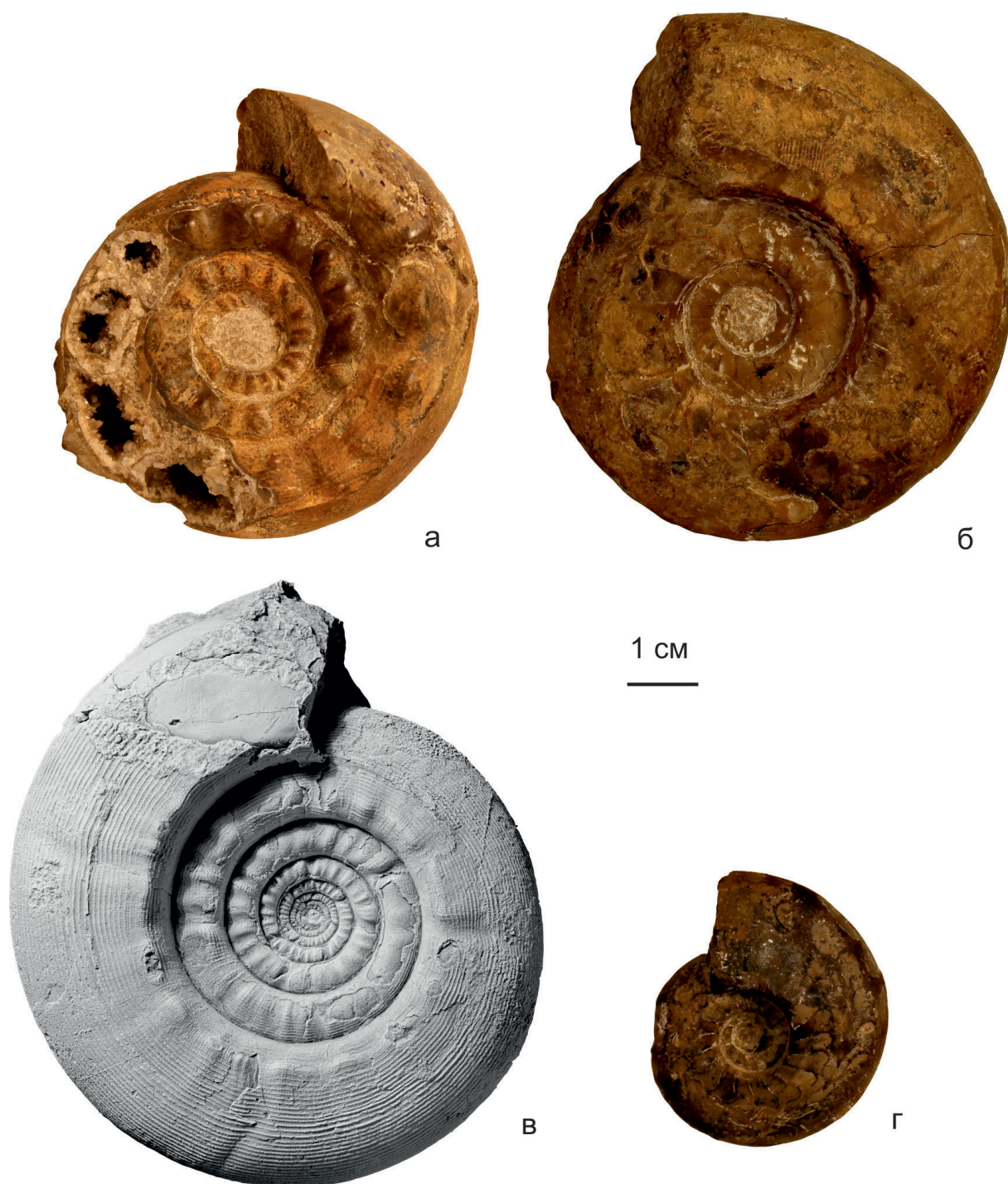


Рис. 4. Paragastrioceratidae

Условные обозначения: а — *Paragastrioceras jossae* (Verneuil, 1845), экз. ПИН № 5615/94; б — *Uraloceras involutum* (Voinova, 1934), экз. ПИН № 5615/96; в — *Paragastrioceras plicatum* Ruzhencev, 1956, экз. ПИН № 5615/95; г — *Uraloceras* aff. *U. fedorowi* (Karpinsky, 1889), экз. ПИН № 5615/97; верхнеартинский подъярус, Шахтау. Все изображения — вид сбоку.

Fig. 4. Paragastrioceratidae

Legend: а — *Paragastrioceras jossae* (Verneuil, 1845), specimen PIN no. 5615/93; б — *Uraloceras involutum* (Voinova, 1934), specimen PIN no. 5615/96; в — *Paragastrioceras plicatum* Ruzhencev, 1956, specimen PIN no. 5615/94; г — *Uraloceras* aff. *U. fedorowi* (Karpinsky, 1889), specimen PIN no. 5615/97; Upper Artinskian, Shakhtau. All images — lateral view.

что типично для ориктоценозов нижнепермских аммоноидей. Тем не менее, примечателен факт, что некоторые раковины достигают очень крупных для данных видов размеров. Так, например, особый интерес вызвала хорошо сохранившаяся раковина *Neopronorites permicus* необычайно большого для этого вида диаметра.

Скульптура представлена всеми основными типами: поперечной, сетчатой и гладкой.

Лопастные линии изученных аммоноидей очень разнообразны, наблюдаются все модификации, известные для пермских форм. Лопастные линии протеканитид от очень простых (*Sakmarites vulgaris*) до очень сложных, с большим числом адвентивных лопастей (*Medlicottia orbignyana*, *Artinskia artiensis*). Лопастные линии гониатитид

от простых восьмиллопастных (*Paragastrioceratidae*) до сложных зазубренных (*Popanoceratidae*).

Можно с определенностью утверждать, что дальнейшие исследования на Стерлитамакских шиханах позволят расширить списки раннепермских аммоноидей.

Стратиграфическое распространение

Ярусная шкала нижней перми была разработана В. Е. Руженцевым на основании смены комплексов аммоноидей. Он установил три больших последовательно сменяющихся комплекса: ассельский, сакмарский и артинский. Уже к середине XX века Руженцев создал основу стратиграфической шкалы, которая служит фундаментом для био-стратиграфических построений по сей день.

Ассельский ярус

По аммоноидеям ассельский ярус делится на два горизонта: холодноложский и шиханский. В холодноложском горизонте присутствует еще много каменноугольных форм, в более молодом, шиханском, их доля снижается и появляются новые роды, характерные для следующих ярусов нижней перми.

Для ассельского яруса в целом наиболее характерны виды следующих родов: *Boesites* Miller et Furnish, 1940; *Daixites* Ruzhencev, 1941; *Neopronorites** Ruzhencev, 1936; *Artinskia* Karpinsky, 1926; *Agathiceras* Gemmellaro, 1887; *Prothalassoceras* Bose, 1917; *Glaphytites* Ruzhencev, 1938; *Eoasianites* Ruzhencev, 1933; *Svetlanoceras* Ruzhencev, 1974; *Emilites* Ruzhencev, 1939; *Properrinites* Elias, 1938; кроме этого, для шиханского горизонта характерны *Sakmarites* Ruzhencev, 1936; *Shikhanites* Ruzhencev, 1938; *Tabantalites* Ruzhencev, 1952; *Protopopanoceras* Ruzhencev, 1938; первые редкие *Paragastrioceras* Tchernow, 1907 и впервые найденная на этом уровне *Medlicottia* Waagen, 1880.

*Жирным шрифтом отмечены роды, представители которых обнаружены в шиханах Торатау, Шахтау, Юрактау, Куштау и/или Малый Шихан (здесь и далее).

Сакмарский ярус

По аммоноидеям сакмарский ярус делится на два горизонта: тастубский и стерлитамакский. Тастубский комплекс содержит много форм, общих с шиханскими. Стерлитамакский комплекс по таксономическому составу ближе к артинскому.

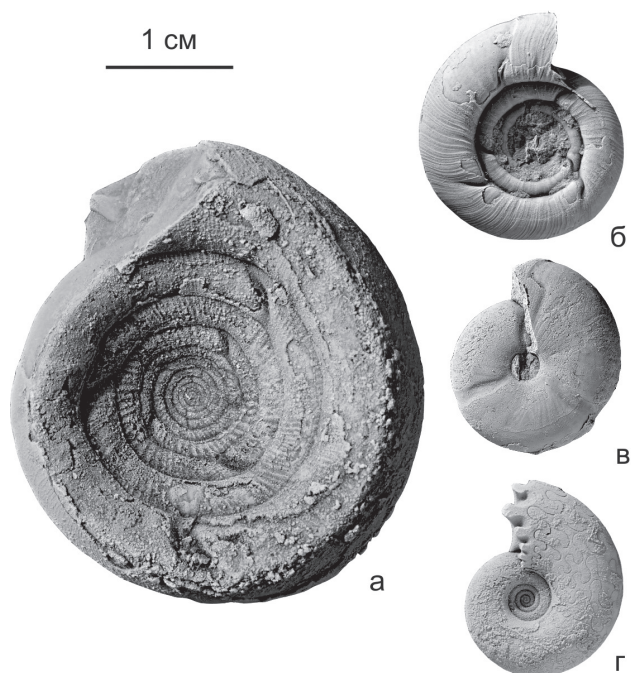


Рис. 5. Позднеартинские аммоноидеи Шахтау

Условные обозначения: *a* — *Metalegoceras sogurense* (Ruzhencev, 1933), экз. ПИН № 5615/90; *б* — *Eothinites aktastensis* Ruzhencev, 1933, экз. ПИН № 5615/91; *в* — *Popanoceras annae* Ruzhencev, 1940, экз. ПИН № 5615/92; *г* — *Daraelites elegans* Tchernow, экз. ПИН № 5615/92; артинский ярус, верхнеартинский подъярус, Шахтау. Все изображения — вид сбоку.

Fig. 5. Late Artinskian ammonoids of Shakhtau

Legend: *a* — *Metalegoceras sogurense* (Ruzhencev, 1933), specimen PIN no. 5615/90; *б* — *Eothinites aktastensis* Ruzhencev, 1933, specimen PIN no. 5615/91; *в* — *Popanoceras annae* Ruzhencev, 1940, specimen PIN no. 5615/92; *г* — *Daraelites elegans* Tchernow, specimen PIN no. 5615/92; Upper Artinskian, Shakhtau. All images — lateral view.

Для сакмарского яруса в целом характерны виды следующих родов: *Boesites* Miller et Furnish, 1940; *Neopronorites* Ruzhencev, 1936; *Sakmarites* Ruzhencev, 1936; *Artinskia* Karpinsky, 1926; *Agathiceras* Gemmellaro, 1887; *Somoholites* Ruzhencev, 1938; *Prothalassoceras* Bose, 1917; *Juresanites* Maximova, 1940; *Svetlanoceras* Ruzhencev, 1974; *Paragastrioceras* Tchernow, 1907; *Uraloceras* Ruzhencev, 1936; *Tabantalites* Ruzhencev, 1952; *Properrinites* Elias, 1938; *Propopanoceras* Toumanskaya, 1938; *Crimites* Toumanskaya, 1937; кроме этого, для стерлитамакского горизонта характерны *Synartinskia* Ruzhencev, 1939; *Medlicottia* Waagen, 1880; *Metalegoceras* Plummer et Scott, 1937; *Thalassoceras* Gemmellaro, 1887; *Andrianovia* Boardman, Work et Mapes, 1994; *Synuraloceras* Ruzhencev, 1952 и многочисленные виды *Paragastrioceras* и *Uraloceras*.

Как следует из этих списков, виды аммоноидей, обнаруженные в рифовых известняках Стерлитамакских шиханов, являются характерными для шиханского горизонта ассельского яруса и тастубского горизонта сакмарского яруса.

Артинский ярус

По аммоноидеям артинский ярус делится на два подъяруса: нижний и верхний (по Руженцеву [1956] — актастинский и байгенджинский горизонты).

В целом для артинского яруса наиболее характерны виды родов: *Daraelites* Gemmellaro, 1887; *Neopronorites* Ruzhencev, 1936; *Artinskia* Karpinsky, 1926; *Medlicottia* Waagen, 1880; *Artioceras* Ruzhencev, 1947; *Thalassoceras* Gemmellaro, 1887; *Paragastrioceras* Tchernow, 1907; *Uraloceras* Ruzhencev, 1936; *Kargalites* Ruzhencev, 1938; *Almites* Toumanskaya, 1941; *Popanoceras* Hyatt, 1884. Кроме этого, исключительно для актастинского комплекса характерно присутствие *Aktubinskia* Ruzhencev, 1947; *Agathiceras* Gemmellaro, 1887; *Neoshumardites* Ruzhencev, 1938, а для байгенджинского — *Propinacoceras* Gemmellaro, 1887; *Eothinites* Ruzhencev, 1933; *Waagenina* Krotow, 1888; *Cardiella* Pavlov, 1967 и *Neocrimites* Ruzhencev, 1940. Именно в байгенджинском комплексе исчезает широко распространенный в гжельском — раннеартинском интервале *Agathiceras uralicum* Karpinsky, 1874.

Как видно из приведенного списка, аммоноидеи из артинских отложений шиханов являются типичными для позднеартинского (байгенджинского) времени.

Для межрегиональных сопоставлений важную роль играют виды таких родов, как *Medlicottia*, *Neocrimites*, *Eothinites*, *Popanoceras* и других, имеющих широкое географическое распространение и обладающих направленным развитием (увеличением морфологической сложности). Ортогенетические ряды, состоящие из видов

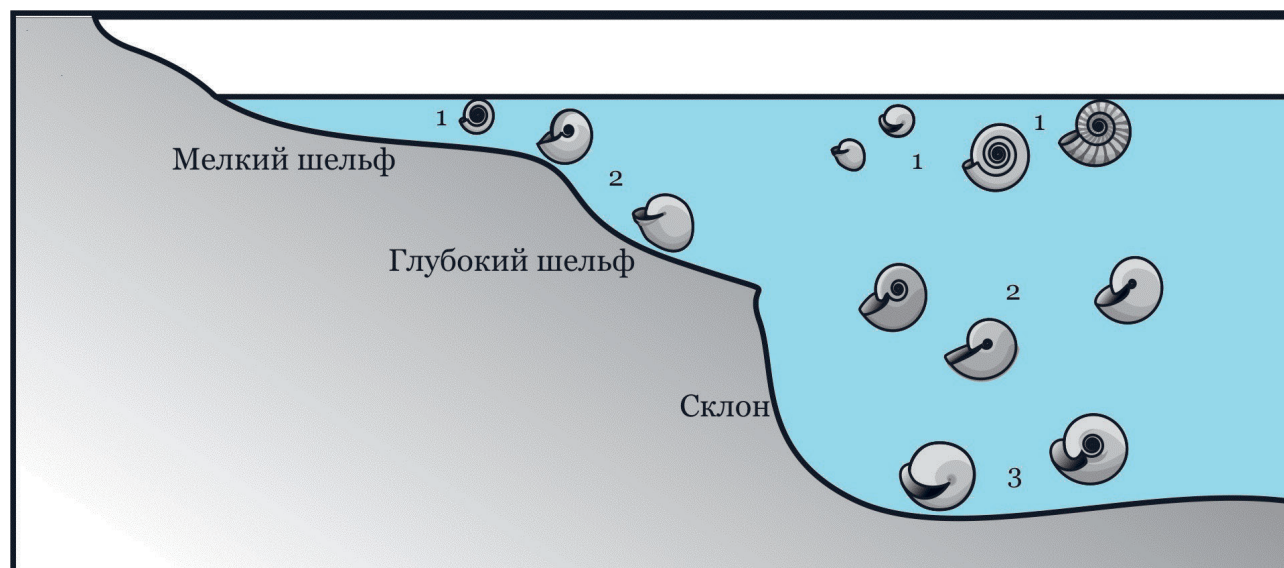


Рис. 6. Экологическая структура пермских аммоноидных сообществ

Условные обозначения: 1 — планктон (эволютные и инволютные формы), 2 — нектобентос, 3 — бентопелагические формы (по Leonova [2009]).

Fig. 6. Ecological structure of the Permian ammonoid communities

Legend: (1) planktonic life forms (evolute — plankton-1 and involute — plankton-2), (2) nektobenthic, (3) benthopelagic [Leonova, 2009].

Medlicottia (*M. subdorbignyi* ® *M. orbignyana*), *Popanoceras* (*P. tschernowi*® *P. annae* ® *P. sobolewskyanum* ® *P. polypetale*) и других родов, служат хорошим инструментом для определения возраста. Стадии морфологических преобразований в этих рядах (в других биогеографических провинциях — в рядах параллельных видов) достаточно четко фиксируют последовательные фазы сакмарского и артинского веков.

Образ жизни или условия обитания

Аммоноидеи — активно-плавающие морские организмы — занимали практически всю пелагиаль от придонных (бентопелагические формы) до поверхностных слоев (эпипланктон), что выразилось в соответствующей морфологии раковин; на этой основе были выделены жизненные формы, для обозначения которых использовалась терминология [Barskov et al., 2008] (рис. 6).

Два разновозрастных сообщества аммоноидей Стерлитамакских шиханов существовали в разных палеообстановках: ассельско-сакмарское — в зоне рифов, а позднеартинское — на открытом шельфе неглубокого моря. Эти различия хорошо прослеживаются как в их таксономическом составе, так и в экологической структуре.

Ассельско-сакмарское сообщество аммоноидей

Для ассельско-сакмарского рифового сообщества экологическая структура выглядит следующим образом: нектобентосные формы — 69%; планктонные — 25%; (из них: 19% планктон-1, эволютные и 6% планктон-2, инволютные) и 6% бентопелагические формы (рис. 7 а).

По сравнению с экологической структурой других одновозрастных комплексов из более глубоководных, флишоидных фаций Южного Урала рифовое сообщество отличается заметно большим содержанием нектобентосных форм — 69% против 48% и значительно меньшим процентом бентопелагических — 6% против 24%. Доли планктонных форм близки в обоих типах местонахождений — 25% и 28% соответственно (см. рис. 7 б) (по материалам Руженцева [1951, 1952]).

Очень большая доля нектобентосных форм объясняется присутствием разнообразных пролеканитид со специфической платиконовой формой раковины, часто с продольными киями. Для этой группы характерны сложные, сильноскладчатые перегородки, которые свидетельствуют о способности животного быстро изменять глубину погружения. Кроме того, такие септы увеличивали прочность раковины, что позволяло существовать в широком диапазоне глубин. Обтекаемая форма

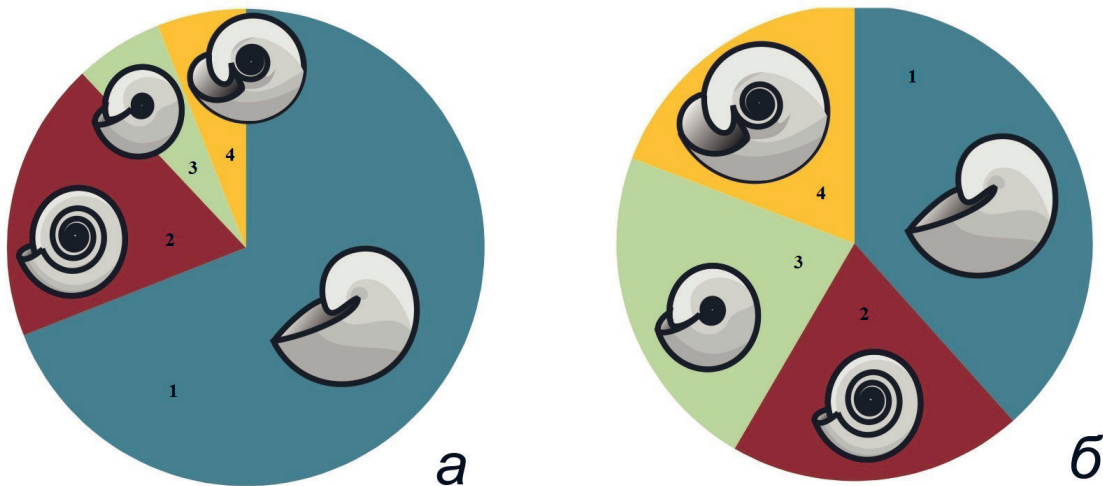


Рис. 7. Экологическая структура ассельско-сакмарских комплексов аммоноидей Стерлитамакских шиханов (а) и Южноуральского бассейна (б)

Условные обозначения: 1 — нектобентос, 2 — планктон-1, 3 — планктон-2, 4 — бентопелагические формы.

Fig. 7. Ecological structure of the Asselian-Sakmarian ammonoid communities at (a) Sterlitamak shikhans, and (б) South Urals basin

Legend: 1 — nektobenthic, 2 — plankton-1, 3 — plankton-2, 4 — benthopelagic forms

раковины с киями давала возможность успешно маневрировать в разнообразных обстановках рифового комплекса.

В качестве особенности сообщества Шахтау нужно отметить и значительное число крупных раковин *Somoholites shikhanensis* (рис. 8), представляющего здесь бентопелагическую жизненную форму. В целом находок пермских *Somoholites* по всему миру очень мало, их местонахождения редки, и в каждом они представлены единичными экземплярами. Шахтау в этом плане является исключением. Кроме десяти экземпляров, имеющих в изучаемой коллекции, в карьере было обнаружено еще несколько необычайно крупных раковин этого вида, диаметром до 400 мм. К сожалению, их не удалось извлечь из породы. По-видимому, в районе рифа Шахтау было прижизненное поселение этих гигантских бочонкообразных сомоголитид. На всей остальной территории Уральского раннепермского бассейна от р. Шолак-Сай на юге и до р. Харута на севере было найдено всего три экземпляра *Somoholites*, которые можно отнести к этому виду. Два из них первоначально были описаны как *Somoholites beluensis* (Haniel) [Руженцев, 1952].

В количественном отношении коллекция ассельско-сакмарских аммоноидей Шахтау очень невелика, поэтому не было возможности проанализировать ее статистическими методами. Большинство форм представлено одним-двумя экземплярами. Этот факт косвенно указывает на то, что массовых поселений аммоноидей на самом рифе не было.

Заметным отличием от одновозрастных бассейновых сообществ в рифовом комплексе является присутствие очень крупных, а порой даже гигантских представителей аммоноидей. В первую очередь это касается бентопелагических сомоголитов, но также и нектобентосных медликоттий (отряд Prolecanitida) [Леонова, 2019а, 2019б]. Здесь нужно упомянуть, что и среди наутилид встречаются необычайно крупные формы [Леонова и др., 2022]. Как отмечает Королук [1985], некоторые находки наутилид достигали 0.7 м в диаметре. Эти гиганты часто находятся в одном захоронении с мелкими и средне-размерными формами из этих же или других таксонов.

По сравнению с пририфовым сообществом аммоноидей среднепермского (роудского) Волго-

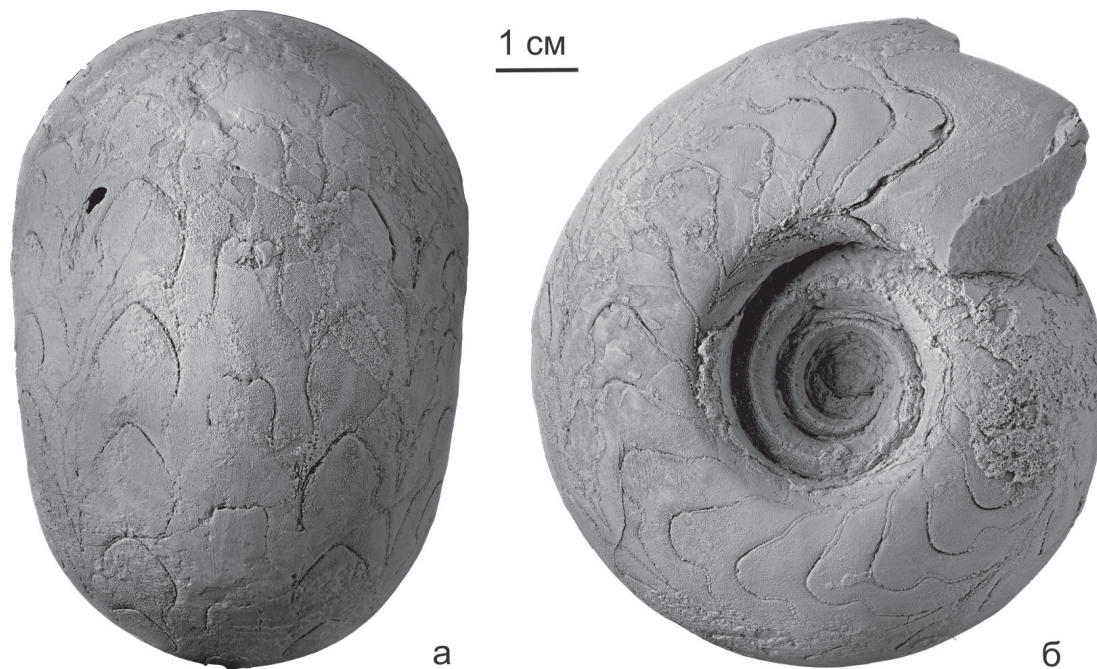


Рис. 8. *Somoholites shikhanensis* Ruzhencev экз. ПИН № 5615/31

Условные обозначения: а — вид с вентральной стороны, б — вид сбоку; тастубский горизонт, Шахтау

Fig. 8. *Somoholites shikhanensis* Ruzhencev specimen PIN no. 5615/31

Legend: a — ventral view, б — lateral view; Sakmarian, Tastubian horison, Shakhtau.

Уральского региона (Кировская область и республика Марий-Эл) сообщество Шахтау представляется гораздо более сбалансированным. В роудском комплексе доля нектобентосных жизненных форм составляет 88%, а планктонных — 12% [Barskov et al., 2014]. Вероятно, в данном случае сказалось и вдвое меньшее таксономическое разнообразие последнего. По-видимому, условия обитания в районе этих двух рифов значительно отличались, теплое ассельско-сакмарское мелководье было более благоприятно для аммоидных популяций. Нельзя не учитывать и общий тренд развития пермских аммоидей в Уральском бассейне. После кунгурского кризиса вымерли практически все южноуральские и тетические компоненты, создающие богатейшее таксономическое и морфологическое разнообразие, а значительно более бедные роудские комплексы были представлены немногочисленными арктическими формами.

Позднеартинское сообщество аммоидей

В позднеартинском комплексе из карбонатно-глинистых фаций, сходных с южноуральскими, нектобентосных форм — 45%, бентопелагических — 5%, а планктонных — 50% (планктон-1—21%

и планктон-2—29%). В целом этот комплекс по своей экологической структуре довольно близок к распространенному на всем Южном Урале, обобщенный состав которого включает 52 вида 19 родов из 13 семейств. Нектобентосные виды составляют 39% всего разнообразия, планктона-1—21% и 27% — планктона-2; бентопелагических видов — 13%. Такое сближение показателей свидетельствует о выравнивании условий обитания после разрушения и погружения рифа (рис. 9).

Многочисленные остатки древесины, большое количество песчаного материала в породе и значительное содержание часто разрушенных раковин нектобентосных форм различных размеров говорят о прибрежных, мелководно-морских условиях. Вероятно, территория шиханов в позднеартинское время представляла собой ряд мелководных бухт или полузамкнутых лагун, куда прибойными волнами и придонными течениями приносило раковины аммоидей.

Уникальность местонахождения

Наибольший интерес представляет ассельско-сакмарский рифовый комплекс аммоидей, который по видовому разнообразию превосходит

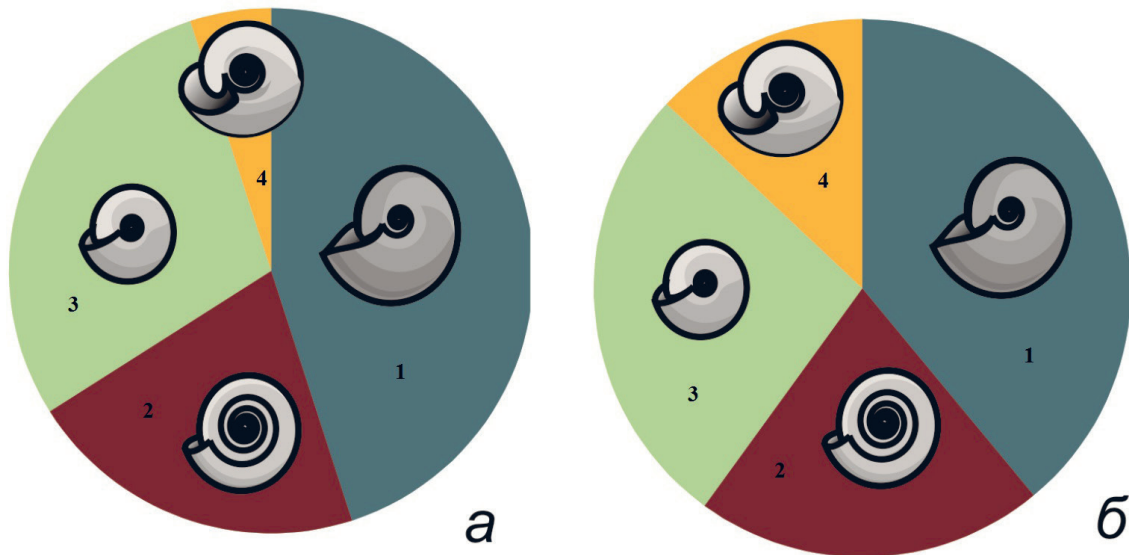


Рис. 9. Экологическая структура позднеартинских комплексов Стерлитамакских шиханов (а) и Южноуральского бассейна (б)

Условные обозначения: 1 — нектобентос, 2 — планктон-1, 3 — планктон-2, 4 — бентопелагические формы.

Fig. 9. Ecological structure of the Late Artinskian ammonoid communities at (a) Sterlitamak shikhans, and (б) South Urals basin

Legend: 1 — nektobenthic, 2 — plankton-1, 3 — plankton-2, 4 — benthopelagic forms

все наиболее богатые разновозрастные сообщества не только из других районов Южного Урала, но и всего мира (см. табл. 1). Из самых известных местонахождений аммоноидей Южного Урала этого же стратиграфического уровня было указано по 8–10 видов 8–9 родов [Руженцев, 1951; 1952], а в местонахождениях шиханов Шахтау и Торатау на сегодняшний день выявлено 16 видов 15 родов. При этом наблюдаются значительные различия

между бассейновыми сообществами Южного Урала и околорифовыми, здесь отмечено только около половины общих родов. Число общих видов еще меньше, лишь четверть. В других южноуральских местонахождениях этого возраста сходство родового состава около 80–100%, а видового — более половины (на основе анализа материалов В. Е. Руженцева [1951; 1952]).

На шиханах Торатау и Шахтау найдены представители двух родов-ультраэндемиков: *Shikhanites singularis* (1 экз.) и *Protopanoceras sublahusenii* (3 экз.), которые не встречаются нигде за пределами этой зоны. Голотипы этих форм хранятся в Палеонтологическом институте им. А. А. Борисяка РАН (колл. ПИН №472) (см. рис. 3). На Шахтау обнаружен *Properrinites* sp. (рис. 10 б), эта находка является уникальной, до наших исследований представители семейства Perrinitidae Miller et Furnish были известны только из Тетической и Американской биогеографических областей. Кроме этого, здесь на границе ассели и сакмары обнаружена *Medlicottia subdorbignyi* (см. рис. 10 а). Благодаря этой находке, *M. subdorbignyi* оказался самым древним представителем рода *Medlicottia*; ранее считалось, что этот род возник на целый век позже, только в конце стерлитамакского времени [Руженцев, 1951].

Ассельско-сакмарский комплекс Стерлитамакских шиханов наиболее близок к раннесакмарскому сообществу цефалопод с Юкона, в котором также присутствует древняя *Medlicottia* и *Properrinites* [Nassichuk, 1971]. Памирский ассельско-сакмарский комплекс аммоноидей из ташказлыкской свиты, описанный В. Е. Руженцевым [1978] и М. Ф. Богословской [1978], гораздо богаче башкирского, но при этом половина родов для них общие. В слоях Сомоголе на о. Тимор [Haniel, 1915], а также в ассельско-сакмарских формациях Техаса и Мексики содержатся комплексы, в которых почти половина родов являются общими с комплексом шиханов. Умеренное сходство обнаруживают аммоноидеи из южнокитайских разрезов соответствующего возраста [Zhou, 1987].

Позднеартинский комплекс содержит 25 видов 17 родов (см. табл. 2), из них 18 видов, общих с другими частями Южноуральского бассейна [Руженцев, 1956]. Этот комплекс характеризуется полным спектром морфологических черт и высоким таксономическим разнообразием. По таксономическому разнообразию он сравним с комплексами горы Жиль-Тау (19 родов, 39 видов), которому несколько уступает, при этом превосходит ме-



а



б

Рис. 10. *Medlicottia subdorbignyi* Gerassimov ПИН экз. № 5615/2 (а) и *Properrinites* sp. ПИН экз. № 5615/1 (б), пограничные ассельско-сакмарские известняки Шахтау. Вид сбоку

Fig. 10. *Medlicottia subdorbignyi* Gerassimov specimen PIN no. 5615/2 (a), and *Properrinites* sp. specimen PIN no. 5615/1 (b), boundary Asselian-Sakmarian limestones, Shakhtau. Lateral view

стонахождение по левому берегу р. Кураша около казахской могилы Байгендже (стратотип байгенджинского горизонта) (8 родов, 9 видов), а также комплексы из типичных разрезов Южного Урала: по правобережью р. Жаман-Каргала на западном крыле Белогорской антиклинали (12 родов, 14 видов) и по водоразделу рек Ассель и Ускалык (9 родов, 15 видов).

Из других близких по возрасту местонахождений позднеартинский комплекс Стерлитамакских шиханов наиболее близок яхташскому (позднеартинскому) комплексу Памира и Дарваза (10 общих родов), также он содержит общие роды с комплексами из формации Лонжин Южного Китая (5 общих родов), слоев Атсабе о-ва Тимор (5 общих родов), из формаций Скинер Рэнч и частично Хесс (5 общих родов). Аммоноидеи Арктической области менее разнообразны, они коррелируются с южноуральскими по присутствию родов *Paragastrioceras* и *Uraloceras* (Арктическая Канада, средняя часть формации Jungle Creek и Верхоянье, верхняя часть эчийского горизонта, мысовская свита).

Заключение

Как следует из вышеизложенного, данные по аммоноидеям из шиханов позволяют проводить корреляции как на региональном уровне, так и в глобальном масштабе. Они обосновывают выводы о биогеографических связях с тетическими бассейнами, сохранявшихся до середины ранней перми. Кроме этого, они помогают восстанавливать особенности палеобстановок южноуральского моря в первой половине пермского периода. Дополнительные исследования на шиханах Торатау, Юрактау и Куштау несомненно обогатят наши знания об аммоноидеях этого региона.

Список литературы

Богословская М. Ф. Систематика и филогения семейств Marathonitidae и Vidrioceratidae (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 1978. № 1. С. 53–68.

Вангенгейм фон Квален Ф. Ф. Об открытии горного известняка между формациями Западного Урала // Горный журнал. 1843. № 4. С. 28–42.

Герасимов Н. П. Брахиоподы Стерлитамакского известняка // Ученые записки Казанского ун-та, 1929. Отд. оттиск из тома 89, кн. 5–6. С. 779–872.

Герасимов Н. П. Уральский отдел пермской системы. Уч. записки Казан. гос. ун-та. 1937. Т. 97. — Кн. 3–4. Геология. Вып. 8–9. С. 3–68.

Королюк И. К. Методы и результаты изучения пермского рифогенного массива Шахтау. — М.: Наука, 1985. — 111 с.

Леонова Т. Б. Классификация позднепалеозойского семейства Medlicottiidae Karpinsky, 1889 (Ammonoidea) // Палеонтологический журнал. 2019а. № 4. С. 31–42. DOI: 1134/S0031031X1904007X

Леонова Т. Б. Новые данные о биогеографии пермского семейства аммоноидей Perrinitidae // Палеонтологический журнал. 2019б. № 5. С. 33–38. DOI: 1134/S0031031X19050076

Леонова Т. Б. Особенности комплекса аммоноидей из ассельско-сакмарских рифовых известняков Стерлитамакских шиханов // Сб. «Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия». Материалы совещания (Москва, 25–27 октября 2021 г.) Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН; ред. Т. Б. Леонова и В. В. Митта. М.: ПИН РАН, 2021. С. 27–31.

Леонова Т. Б., Кутыгин П. В., Борисенков К. В. О позднепалеозойском роде Somoholites Ruzhencev (Somoholitidae, Ammonoidea) // Палеонтологический журнал. 2022. № 6. С. 20–32. DOI: 10.31857/S0031031X22060071

Наливкин Д. В. Учение о фациях. М. Л. Гос. науч.-тех. горно-геол. изд-во, 1932. С. 1–208.

Раузер-Черноусова Д. М., Иванова Е. А., Королюк И. К., Морозова И. П., Фотиева Н. Н. К характеристике стратотипа стерлитамакского горизонта (нижняя пермь, массив Шахтау, Башкирия) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1977. Т. 52 (6). С. 24–37.

Руженцев В. Е. Аммоидеи сакмарского яруса и их стратиграфическое значение // Пробл. палеонтологии. 1938. Т. 4. С. 187–285.

Руженцев В. Е. Нижнепермские аммониты Южного Урала. 1. Аммониты сакмарского яруса. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 188 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 33).

Руженцев В. Е. Биостратиграфия сакмарского яруса в Актюбинской области Казахской ССР // Тр. ПИН АН СССР. 1952. Т. 42. 85 с.

Руженцев В. Е. Нижнепермские аммониты Урала: II. Аммониты артинского яруса // Тр. ПИН АН СССР. 1956. Т. 60. 271 с.

Руженцев В. Е. Ассельские аммоноидеи на Памире // Палеонтол. журн. 1978. № 1. С. 36–52.

Barskov I. S., Boiko M. S., Konovalova V. A., Leonova T. B., Nikolaeva S. V., Cephalopods in the Marine Ecosystems of the Paleozoic // Paleontol. J. Suppl., 2008. V. 42. № 11. P. 1167–1284. DOI: 10.1134/S003103010811

Barskov I. S., Leonova T. B., Shilovsky O. P. Middle Permian Cephalopods of the Volga-Ural region // Paleontol. J. 2014. V. 48. № 13. P. 1331–1414. DOI: 10.1134/S0031030114130012

Haniel C. A. Die Cephalopoden der Dyas von Timor // Paläontol. von Timor. 1915. Lief. 3. P. 1–153.

Leonova T. B. Ammonoid Evolution in Marine Ecosystems before Global P/T Crisis // Paleontol. Journ. 2009. V. 43. № 8. P. 858–865. DOI: 10.1134/S0031030109080036

Leonova T. Biogeography of the Permian Ammonoids of the Uralian Paleoocean // Proceedings of Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting, 2017. Advances in

Devonian, Carboniferous and Permian Research: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources. Kazan, Russian Federation, 19–23 September 2017, Nurgaliev, D. Ed., Filodiritto Editore — Proceedings. 2018. P. 305–309.

Leonova T. B. Asselian-Sakmarian ammonoids of the Early Permian Reef Shakh-Tau (Bashkortostan) // *Paleontol. Journ.* 2020. V. 54. № 10. P. 1095–1112. DOI: 10.1134/S0031030120100044

Leonova T. B. Ecological analysis of the Asselian-Sakmarian ammonoid assemblage of the Sterlitamak shikhans // Abstract of Kazan Golovkinsky Young Scientists' Stratigraphic Meeting, 2022. Изд-во КГУ. P. 26. DOI: 10.26907/KGSM

Leonova T., Boiko M. A unique Find of Perrinitids (Ammonoidea) in the Early Permian Shakh-Tau Reef (Bashkortostan) // Proceedings of Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting, 2017. Advances in Devonian, Carboniferous and Permian Research: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources. Kazan, Russian Federation, 19–23 September 2017, Nurgaliev, D. Ed., Filodiritto Editore — Proceedings. 2018. P. 163–166.

Murchison R., Verneuil E., Keyserling A. Geology de la Russie d'Europe et des montagnes de l'Oural. Vol. II. Paléontologie. 1845. Londres, Paris. P. 1–512.

Nassichuk W. W. Permian ammonoids and nautiloids, Southeastern Eagle Plaine, Yukon Territory // *J. Paleontol.* 1971. V. 45. № 4. P. 1001–1021.

Nöschel A. Geognostische Beiträge zur Kenntniss des Permischen Systems und der Jura-Ablagerungen // *Verh. der R.-K. Mineralog. Gesellsch., Jahrb.* 1852–1853. — P. 271–273.

Wangenheim von Qualen F. F. Übersicht geologischer Verhältnissen des Gouvernements Orenburg // *Verh. der R.-K. Mineralog. Gesellsch., Jahrb.* 1842. P. 41.

Wangenheim von Qualen F. F. Fragmentarische Ergänzungen den Ablagerungs. Verhältnissen der Formationen des westlichen Theils des Orenburg Gouvernements // *Verh. der R.-K. Mineralog. Gesellsch., Jahrb.* 1844. P. 8–11.

Zhou Z. First discovery of Asselian ammonoid fauna in China // *Acta palaeontol. sin.* 1987. V. 26. № 2. P. 131–148.

Reference

Bogoslovskaya M. F. (1978). Sistematika i filogeniya semeistv Marathonitidae i Vidrioceratidae (Ammonoidea) [Systematics and phylogeny of the families Marathonitidae and Vidrioceratidae (Ammonoidea)]. *Paleontol. Zh.*, (1), 53–68. (In Russian).

Wangenheim von Qualen F. F. (1843). Ob otkrytii gornogo izvestnyaka mezhdou formatsiyami Zapadnogo Urala [On the discovery of mountain limestone between the formations of the Western Urals]. *Gornyi Zhourn.* (4), 28–42. (In Russian).

Gerassimov N. P. (1929). Brachiopody Sterlitamaksogo izvestnyaka [Brachiopods of the Sterlitamakian limestone]. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta*, 89 (5–6), 779–872. (In Russian).

Gerassimov N. P. (1937). Ural'skii otdel permskoi sistemy [Uralian Series of the Permian System]. *Uchenye Zapiski*

Kazanskogo Universiteta, 97 (3–4), Geology (8–9), 3–68. (In Russian).

Korolyuk, I. K. (1985). Metody i rezul'taty izucheniya permskogo rifogennogo massiva Shakhtau (Bashkirskoye Priural'ye) [Methods and results of studying the Permian reef mass Shakhtau (Bashkir Urals)]. Nauka, Moscow, 111 p. (In Russian).

Leonova T. B. (2019a). Klassifikatsiya pozdnepaleozoiskogo semeistva Medlicottiidae Karpinsky, 1889 (Ammonoidea) [Classification of the Late Paleozoic Family Medlicottiidae Karpinsky, 1889 (Ammonoidea)]. *Paleontol. Zh.*, (4), 31–42. (in Russian).

Leonova T. B. (2019b). Novye dannye o biogeografii permskogo semeistva ammonoidei Perrinitidae [New data on the biogeography of the Permian ammonoid family Perrinitidae]. *Paleontol. Zh.*, (5), 33–38. (In Russian).

Leonova T. B. (2021). Osobennosti kompleksa ammonoidei iz assel'sko-sakmarskikh rifovykh izvestnyakov Sterlitamaksikh shikhanov [Features of the Asselian-Sakmarian ammonoid assemblage from reef limestones of the Sterlitamak Shikhans]. *Contributions to current cephalopod research: Morphology, Systematics, Evolution, Ecology and Biostratigraphy*. Proceeding of conference (Moscow, 25–27 October, 2021); Russian Academy of Sciences, Borissiak Paleontological Institute; eds. T. B. Leonova, V. V. Mitta. (6), 27–31. (In Russian).

Leonova T. B., Kutygin R. V., Borissenkov K. V. (2022). O pozdnepaleozoiskom rode Somoholites Ruzhencev (Somoholitidae, Ammonoidea) [On the Late Paleozoic Genus *Somoholites* Ruzhencev (Somoholitidae, Ammonoidea)]. *Paleontol. Zh.*, (6), 20–32. (In Russian).

Nalivkin D. V. (1932). Uchenie o fatsiyakh [The doctrine of facies] Moscow-Leningrad. Gos. nauchno-techn. gorno-geol. izdatel'stvo. 1–208. (In Russian).

Rauzer-Chernousova, D. M., Ivanova, Ye. A., Korolyuk, I. K., Morozova I. P., and Fotiyeva, N. N. (1977). K kharakteristike stratotipa sterlitamaksogo gorizonta (nizhnaya perm', massiv Shakhtau, Bashkiriya) [On the characterization of the stratotype of the Sterlitamakian horizon (Lower Permian, Shakhtau Massif, Bashkiria)]. *Byull. Mosk. Obshch. Ispyt. Prir., Otd. Geol.*, 52 (6), 24–37. (In Russian).

Ruzhencev V. E. (1938). Ammonei sakmarskogo yarusa i ikh stratigraficheskoe znachenie [Ammonoids of the Sakmarian stage and their stratigraphic significance]. *Problemy paleontologii*, (4), 187–285. (In Russian).

Ruzhencev V. E. (1951). Nizhnepersmskie ammonity Yuzhnogo Urala. 1. Ammonity Sakmarskogo yarusa [Lower Permian ammonites of the South Urals. 1. Ammonites of the Sakmarian stage]. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, (33), 188. (In Russian).

Ruzhencev V. E. (1952). Biostratigraphiya Sakmarskogo yarusa v Aktyubinskoi oblasti Kazakhskoi SSR [Biostratigraphy of the Sakmarian Stage in the Aktyubinsk Region of the Kazakh SSR]. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, (42), 85. (In Russian).

Ruzhencev V. E. (1956). Nizhnepersmskie ammonity Yuzhnogo Urala. 2. Ammonity Artinskogo yarusa [Lower Permian ammonites of the South Urals. 2. Ammonites of

the Artinskian stage]. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, (60), 271. (In Russian).

Ruzhencev V. E. (1978). Assel'skie ammonoidei na Pamire [Assel ammonoids in the Pamirs]. *Paleontol. Zh.*, (1), 36–52. (In Russian).

Barskov I. S., Boiko M. S., Konovalova V. A., Leonova T. B., Nikolaeva S. V. (2008). Cephalopods in the Marine Ecosystems of the Paleozoic. *Paleontol. J.* 42 (11). P. 1167–1284.

Barskov I. S., Leonova T. B., Shilovsky O. P. (2014). Middle Permian Cephalopods of the Volga-Ural region. *Paleontol. Zh.* 48 (13). P. 1331–1414.

Haniel C. A. (1915). Die Cephalopoden der Dyas von Timor. *Paläontol. von Timor.* (3), 153.

Leonova T. B. (2009). Ammonoid Evolution in Marine Ecosystems before Global P/T Crisis. *Paleontol. Journ.* 43 (8). P. 858–865.

Leonova T. (2018). Biogeography of the Permian Ammonoids of the Uralian Paleoocean. Proceedings of Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting, 2017. Advances in Devonian, Carboniferous and Permian Research: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources. Kazan, Russian Federation, 19–23 September 2017, Nurgaliev, D. Ed., Filodiritto Editore — Proceedings. P. 305–309.

Leonova T. B. (2020). Asselian-Sakmarian ammonoids of the Early Permian Reef Shakh-Tau (Bashkortostan). *Paleontol. Journ.* 54 (10). P. 1095–1112.

Leonova T. B. (2022). Ecological analysis of the Asselian-Sakmarian ammonoid assemblage of the Sterlitamak shikhans

Abstract of Kazan Golovkinsky Young Scientists' Stratigraphic Meeting, Изд-во КГУ. 2022. P. 26.

Leonova T., Boiko M. (2018). A unique Find of Perrinitids (Ammonoidea) in the Early Permian Shakh-Tau Reef (Bashkortostan) // Proceedings of Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting, 2017. Advances in Devonian, Carboniferous and Permian Research: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources. Kazan, Russian Federation, 19–23 September 2017, Nurgaliev, D. Ed., Filodiritto Editore — Proceedings. P. 163–166.

Murchison R., Verneuil E., Keyserling A. (1845). Geology de la Russie d'Europe et des montagnes de l'Oural. V. II. Paléontologie. Londres, Paris. P. 1–512.

Nassichuk W. W. (1971). Permian ammonoids and nautiloids, Southeastern Eagle Plaine, Yukon Territory. *J. Paleontol.* 45 (4). P. 1001–1021.

Nöcschel A. (1852–1853). Geognostische Beiträge zur Kenntniss des Permischen Systems und der Jura-Ablagerungen. Verh. der R.-K. Mineralog. Gesellsch., Jahrb. P. 271–273.

Wangenheim von Qualen F. F. (1842). Übersicht geologischer. Verhältnissen des Gouvernements Orenburg. Verh. der R.-K. Mineralog. Gesellsch., Jahrb. P. 41.

Wangenheim von Qualen F. F. (1844). Fragmentarische Ergänzungen den Ablagerungen. Verhältnissen der Formationen des westlichen Theils des Orenburg Gouvernements. Verh. der R.-K. Mineralog. Gesellsch., Jahrb. P. 8–11.

Zhou Z. (1987). First discovery of Asselian ammonoid fauna in China. *Acta palaeontol. sin.*, 26 (2). P. 131–148.

Сведения об авторах

Леонова Татьяна Борисовна, доктор геол.-мин. наук, профессор, главный научный сотрудник Палеонтологического института им. А. А. Борисяка РАН; 117647 Москва, ул. Профсоюзная, 123; ORCID 0000-0001-7091-7162; leonovatat@mail.ru

Вдовиченко Степан Евгеньевич, 1 — лаборант лаборатории моллюсков Палеонтологического института им. А. А. Борисяка РАН; 117647 Москва, ул. Профсоюзная, 123; ORCID 0000-0002-3909-9277; vdovichenko.stepan2001@yandex.ru

2 — студент 4-ого курса Геологического ф-та МГУ им. М. В. Ломоносова.

Information about the authors

Leonova Tatiana Borisovna, Doctor of Sci, Borissyak Paleontological Institute RAS, PIN RAS, Moscow

Vdovichenko Stepan Eugenievich, 1 — Borissiak Paleontological Institute RAS, PIN RAS, Moscow

2 — Moscow, Lomonosov Moscow State University, Lomonosov MSU, student

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
The authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 20.04.2023; одобрена после рецензирования 23.04.2023; принята к публикации 14.07.2023.

The article was submitted 20.04.2023; approved after reviewing 23.04.2023; accepted for publication 14.07.2023.