

ОТЗЫВ ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА

на диссертационную работу Щедухина Александра Юрьевича
«РАННЕПЕРМСКИЕ НЕАММОНОИДНЫЕ ЦЕФАЛОПОДЫ
МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ШАХТАУ (ЮЖНЫЙ УРАЛ)»,
представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук
по специальности 1.6.2. – палеонтология и стратиграфия

Диссертационная работа Александра Юрьевича Щедухина, представленная на соискание ученой степени кандидата биологических наук, посвящена изучению биологического разнообразия, систематики, экологии, биогеографии и палеонтологической истории сообществ пермских неаммоноидных головоногих моллюсков местонахождения Шахтау (западный склон Южного Урала).

Актуальность исследования обусловлена тем, палеозойские неаммоноидные цефалоподы – предмет исследования диссертационной работы А.Ю. Щедухина – до настоящего времени являются наименее изученными группами головоногих моллюсков. Их морфологическое разнообразие поражает воображение, указывая на многообразие морфологии, экологии и образа жизни, намного превосходящее разнообразие современных представителей класса Cephalopoda. Несмотря на то, что находки позднепалеозойских наутилоидей известны из разных частей света, специализированных работ по ним опубликовано очень мало, систематика разработана неудовлетворительно и базируется на немногочисленных признаках морфологии раковин взрослых особей, зоогеография и эволюционные изменения региональных фаун не исследованы. С другой стороны, значение палеозойского разнообразия наутилоидей для понимания эволюции головоногих моллюсков трудно переоценить: именно в этот период формировались жизненные формы и группы, определившие последующую эволюционную историю класса, давшие начало предкам колеоидей – современных внутрираковинных цефалопод, а также единственному дожившему до наших дней представителю наружнораковинных головоногих – роду *Nautilus*.

Основной целью диссертационной работы, сформулированной автором, является характеристика биологического разнообразия двух сообществ неаммоноидных цефалопод местоположения Шахтау: ассельско-сакмарского и позднеартинского.

Задачи исследования, сформулированные автором для решения поставленной цели, включали: определение таксономического состава коллекций пермских неамmonoидных цефалопод Шахтау, описание новых таксонов, изучение микроструктуры эмбриональных раковин ортоцератоидей и её значения для систематики и таксономии, анализ морфологического разнообразия, жизненных форм, биогеографического распространения ассельско-сакмарского и позднеартинского сообществ наутилоидей.

Научная новизна работы заключается в том, что впервые изучен таксономический состав двух разновозрастных комплексов неамmonoидных цефалопод карьера Шахтау, описано 9 новых родов и 21 новый вид. По сути, автор открыл и описал два новых сообщества позднепалеозойских наутилоидей, по морфологическому, видовому и экологическому разнообразию превосходящие все остальные известные к настоящему времени пермские сообщества неамmonoидных цефалопод. А.Ю. Щедухин выполнил анализ морфологического разнообразия, таксономической и экологической структуры ассельско-сакмарского и позднеартинского сообществ выявил основные морфотипы неамmonoидных цефалопод, провел биогеографический анализ изученных сообществ. Им впервые исследована микроскульптура эмбриональных раковин палеозойских прямораковинных цефалопод, показано ее разнообразие и перспективность использования для таксономии этих групп головоногих моллюсков.

Теоретическая и практическая значимость работы заключается в том, что полученные автором 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 палеозойских наутилид, и в итоге – для построения более обоснованной классификации этих групп. В практическом плане новые данные могут быть использованы для определения новых находок и для оценки возраста вмещающих их пород.

Структура работы. Диссертация А.Ю. Щедухина изложена на 185 страницах, содержит 46 текстовых рисунков, 7 текстовых таблиц, 15 фототаблиц и состоит из введения, девяти глав – «История изучения раннепермских неамmonoидных цефалопод», «Стратиграфический очерк», «Морфология и терминология», «Материал и методика», «Описательная часть», «Экологический, таксономический и морфологический анализ комплексов неамmonoидных цефалопод Шахтау», «Анализ

жизненных форм», «Биогеография», «Строение и скульптура эмбриональных раковин», заключения и списка литературы, включающего 165 источника, в том числе 63 на иностранных языках.

Во «ВВЕДЕНИИ» (на 4 страницах) автор обосновывает актуальность работы, определяет цели и задачи исследований. Далее автор развернуто и аргументированно показывает научную новизну, теоретическую и практическую значимость работы, формулирует защищаемые положения, приводит информацию по многочисленным апробациям основных положений диссертации и описывает свой личный вклад в выполненном исследовании.

В главе 1 «ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РАННЕПЕРМСКИХ НЕАММОНОИДНЫХ ЦЕФАЛОПОД (на 9 стр.) достаточно подробно описана история исследований позднепалеозойских наутилоидей в России, Северной Америке, Азии и Австралии. Обзор показывает, что за два века исследований крупных работ по палеозойским неаммоноидным цефалоподам было опубликовано немного, вследствие чего взаимосвязь между отдельными крупными группами этих моллюсков остается невыясненной. Всего ко времени начала диссертационного исследования автора в различных регионах мира было описано 67 родов и не менее 150 видов пермских и пермско-каменноугольных неаммоноидных цефалопод.

В главе 2 «СТРАТИГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК» (на 10 стр.) приведено описание местонахождения Шахтау – древнего ископаемого рифа пермского периода, расположенного на западном склоне Южного Урала, в Стерлитамакском районе республики Башкортостан. Автор показывает, что Стерлитамакские шиханы и, в частности, Шахтау, представляют собой уникальные объекты для изучения отложений нижней перми и содержащейся в них богатой фауны беспозвоночных. Наутилоидеи и прямораковинные цефалоподы происходят из девяти точек в карьере: 6 из них относятся к ассельско-сакмарскому интервалу, связанному с рифовыми карбонатными фациями, а 3 – к верхнеартинскому, где цефалоподы обнаружены в фациях открытого морского бассейна с преобладанием терригенной составляющей.

В главе 3 «МОРФОЛОГИЯ И ТЕРМИНОЛОГИЯ» (на 7 стр.) автор описывает основные черты строения взрослых и эмбриональных раковин пермских наутилоидей, анализирует их значение для систематики и таксономии, подробно и на хорошем иллюстративном материале объясняет терминологию, систему измерений, сокращений и описания внешней морфологии и внутреннего строения раковин неаммоноидных цефалопод. Данная глава носит информационно-методический

характер, но излагаемая в ней информация важна для дальнейшего понимания материала, представленного в диссертационной работе.

В главе 4 «МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ» (на 7 стр.) описана коллекция неаммонитных цефалопод, собранных в карьере Шахтау в период с 2014 по 2023 гг. Подробно описаны все 9 точек карьера, в которых был собран материал для диссертационной работы, характер захоронения и степень сохранность материала в каждой точке. Автором обработана и исследована обширная коллекция, включающая 359 раковин, в том числе 222 раковины ассельско-сакмарского возраста и 137 раковины позднеартинского возраста, подавляющее большинство из которых имеют хорошую или удовлетворительную сохранность. По объему и полноте представленных групп пермских наутилоидей данная коллекция является уникальной.

В главе 5 «ОПИСАТЕЛЬНАЯ ЧАСТЬ» (на 90 стр.) дано описание всех видов, обнаруженных в местоположении Шахтау, в том числе описания 9 новых родов и 21 нового вида, выделенных автором лично или в соавторстве. Это основной раздел работы, где все виды описаны по единой схеме, с рисунками и фотографиями, иллюстрирующими внешнюю форму раковины и форму перегородчатой линии. Благодаря рисункам и качественным фототаблицам, сделанным автором, сухие диагностические описания раковин наутилоидей становятся доступными для понимания, сравнения и сопоставления.

В главе 6 «ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ, ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КОМПЛЕКСОВ НЕАММОНОИДНЫХ ЦЕФАЛОПОД ШАХТАУ» (на 10 стр.) автор сравнивает морфологическое разнообразие неаммоноидных цефалопод ассельско-сакмарского рифового комплекса и позднеартинского комплекса открытого моря, показывая зависимость преобладающих форм раковины от условий существования этих сообществ. Ассельско-сакмарское рифовое сообщество характеризовалось высоким содержанием свернутых (в основном эволютных и скульптурированных) наутилид, а среди позднеартинских наутилид открытого моря возросла доля прямораковинных форм за счет уменьшения доли свернутых раковин. В целом, артинские цефалоподы характеризуются менее скульптурированными раковинами. Сравнивая морфологическое разнообразие неаммоноидных цефалопод ассельско-сакмарского и позднеартинского комплексов, автор логически подготавливает читателя к экологической интерпретации выявленных различий, которая является предметом следующей главы.

В главе 7 «АНАЛИЗ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ» (на 10 стр.) проведен детальный морфометрический анализ раковин пермских наутилоидей Шахтау с использованием методов Д. Раупа по оценке параметров скорости возрастания оборотов и степени инволютности раковины. В результате автором были выделены и проанализированы жизненные формы свернутых, согнутых и прямораковинных наутилид ассельско-сакмарского и позднеартинского комплексов Шахтау, что позволило проследить изменения экологической структуры сообществ. А.Ю. Щедухин показал, что в ассельско-сакмарском (рифовом) комплексе наутилид преобладали нектобентосные формы (57%) и бентопелагические формы (33%). Бентосные формы составляли 10%. В позднеартинском комплексе открытого моря доля нектобентосных и бентопелагических форм сократилась (до 50% и 22%, соответственно), доля бентосных форм выросла до 17%, и появились планктонные формы (10%). Этот вывод представляется очень важным. Впервые получены фактические данные, свидетельствующие об экологической дифференциации палеозойских наутилоидей, освоении ими прибрежной пелагиали морей и формировании жизненных форм, включая планктонную, сопоставимых с жизненными формами современных головоногих моллюсков.

В главе 8 «БИОГЕОГРАФИЯ» (на 10 стр.) автор проводит сравнение описанных им пермских комплексов неаммоноидных цефалопод с одновозрастными комплексами других биогеографических областей пермского периода: Уральской, Тетической, Американской, Арктической и Австралийской. В результате сравнение автор приходит к выводу о высокой эндемичности изученных сообществ цефалопод Шахтау: в ассельско-сакмарское время она составляла 70%, а в позднеартинское время увеличилась до 80% вследствие закрытия Уральского пролива. Сам автор, однако, признает, что такое высокое содержание эндемичных родов может быть связано со слабой изученностью раннепермских неаммоноидов. Тем не менее, бесспорным является то, что сделанный биогеографический анализ является важным этапом в изучении зоогеографии пермских наутилоидей, и это наиболее глубокое исследование подобного рода, выполненное до настоящего времени.

В главе 9 «СТРОЕНИЕ И СКУЛЬПТУРА ЭМБРИОНАЛЬНЫХ РАКОВИН» (на 9 стр.) впервые описана микроскульптура поверхности эмбриональных раковин прямораковинных неаммоноидных цефалопод. Автором выявлено четыре типа скульптуры на эмбриональных раковинах ортоцератоидей: поперечно-струйчатая (*Bitauinioceras krotowi*), сетчатая (*Dolorthoceras stiliforme*, *D. siphocentrale*), сетчатая

ячеистая (*Shikhanoceras sphaerophorum*) и ячеистая с продольными лирами (*Pseudorthoceras neumannae*). Данные о микроструктуре поверхности эмбриональных раковин, полученные автором, указывают на высокий полиморфизм этого признака и перспективность его использования в будущем для построения обоснованной системы цефалопод.

В Заключении (на 2 стр.) автором суммированы основные результаты и сформулированы выводы работы.

Автореферат диссертации полностью отражает её содержание, его структура соответствует структуре диссертационной работы. Раздел «Заключение» в автореферате изложен в форме 7 выводов, соответствующих поставленным задачам и содержанию, структуре и логике исследования. Научная обоснованность и достоверность защищаемых положений и выводов не вызывает сомнений.

Основные результаты и положения диссертации А.Ю. Щедухина изложены в достаточном количестве публикаций автора в научных изданиях: 8 статей, 6 из которых входят в перечень ВАК, 7 тезисов докладов и материалов конференций.

Работа прошла успешную первичную апробацию на 6 научных конференциях, включая 1 международную.

Рекомендации по использованию диссертации. Результаты диссертации станут полезным справочным материалом для будущих исследований систематики, филогении и биогеографии неаммоноидных пермских цефалопод, они могут быть использованы при подготовке университетских учебных пособий по палеонтологии, стратиграфии и эволюции головоногих моллюсков. Учитывая научную новизну и значимость работы настоятельно рекомендую опубликовать ее целиком в виде отдельной монографии.

Несмотря на множество положительных аспектов настоящего отзыва, нельзя не отметить и ряд **замечаний**.

В Главе 3 «Морфология и терминология» автор описывает раковину пермских цефалопод весьма необычным образом, как «замкнутую с одного (апикального) конца и широко открытую на противоположной стороне (устье) равномерно расширяющуюся трубку», хотя общепринятым является сравнение ее с полым конусом, прямым или

спирально свернутым. Описывая далее морфологию раковин, автор начинает объяснять значение терминов, не требующих расшифровки для читателя. Например, излишне объяснять, что «дорсальная – спинная – сторона противоположна вентральной, а латеральные стороны расположены по бокам раковины» (стр. 27).

В Главе 4 «Материал и методика» имеется два текстовых рисунка с одним и тем же номером 4-2: первый на странице 35, второй – на странице 37.

В Главе 5 (Описательная часть) при описании раковины *Shatoceras umbilicatum* (стр. 98) дана ошибочная ссылка на иллюстрации: указано – «Табл. IX, **фиг. 3 а-в**»; надо - Табл. IX, **фиг. 2 а-в**.

Аналогичная ошибка при описании *Neodomatoceras delicatum* (стр. 101): указано - Табл. IX, **фиг. 4 а-в**; надо - Табл. IX, **фиг. 3 а-в**.

Такая же ошибка допущена при описании *Millkoninckioceras* sp. на стр. 108: указано - Табл. XII, **фиг. 3 а, б**; надо - Табл. XII, **фиг. 4 а, б**.

Сходная ошибка допущена при описании *Hemibactrites ellipsoidalis* (стр. 128): указано - **Табл. XIII**, фиг. 1 а, б; надо - **Табл. XIV**, фиг. 1 а, б.

Объяснения к фототаблице XI (стр. 106) составлены непонятно. На таблице приведены фотографии под индексами 1а, 1б, 2а, 2б и 2в, но в объяснениях к таблице фотографии упоминаются с индексами «а», «б», «в» - без цифр, и читателю приходится ломать голову, чтобы найти соответствие.

В Главе 7 (Анализ жизненных форм) на Рис. 7-1 (стр. 141), Рис. 7-2 (стр. 145), Рис. 7-3 (стр. 149) – отсутствует легенда, поясняющая смысл и значения изолиний, при этом некоторые изолинии на графиках остаются «слепыми», без цифровых индексов, указывающих их значение.

При анализе жизненных форм ассельско-сакмарских наutilusид Шахтау автор почему-то рассматривает не все 25 видов, описанных им в ассельско-сакмарском цефалоподовом комплексе, а только 17 – именно такое число видов приведено им в таблице 7-2 и на рисунке 7-2. Аналогично, при анализе жизненных форм позднеартинского цефалоподного комплекса автор оперирует 8 видами из 20 (рисунок 7-3; таблица 7-3). Более того, на рисунке 7-3 отмечено положение только 7 видов из 8, упомянутых в таблице 7-3. Вид №3 (*Pararhiphaeoceras aktastense*; 2N, нектобентосный) отсутствует на морфополе.

В главе 8 «Биогеография» очертания суши в аксельско-сакмарское и позднеартинское время (рисунки 8-1 и 8-3) указаны весьма условно и схематично. По сути, обе карты отличаются лишь одной деталью – закрытием Уральского пролива – хотя на протяжении этого времени протяженностью свыше 10 млн лет на планете происходили и другие изменения.

Из замечаний хотел бы особо отметить небрежно составленный список литературы и весьма вольное цитирование автором литературных источников. В списке литературы сплошь и рядом встречается нарушение алфавитного порядка и/или хронологии цитирования литературных источников. Пройдя внимательно по списку, я обнаружил в общей сложности 23 источника, расположенных не на своем месте. Например, работы Чувашова Б.И. перечислены в списке ровно в обратном порядке, от 2011 года публикации до 1996. В работах В.Н. Шиманского публикации 1954 и 1957 гг. следуют после публикаций 1990 г. А на стр. 166 вообще встречаем ссылку в фамильярно-разговорном формате: «В.Н. мог видеть...».

В разделе иностранных источников встречаем ссылку на русском языке (Мёллер В.И., 1862). На стр. 20 – автор ссылается на работу Р.И. Мурчисона, Ф. Вернейля и А.А. Кейзерлинга (1845), упоминая авторов только по-русски, хотя работа была написана на французском языке и приводится в иностранной части списка литературы: 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. Далее в том же абзаце автор ссылается на ту же самую работу уже совсем коротко: Мурчисон, 1845, и опять на русском, снова вводя в заблуждение читателя.

Такая небрежность создает массу трудностей: порой, чтобы найти литературный источник, упомянутый автором, приходится «прошерстить» весь список литературы, и в ряде случаев даже это не помогает. В тексте работы встречается несколько цитирований источников, вовсе отсутствующих в списке литературы: Niko, Ozawa, 1997 (цитируется на стр. 14), Holland, 1986 (цитируется на стр. 34), в главе 8 неоднократно цитируются работы Л.А. Догужаевой (Догужаева, 1996; Догужаева, 2002; Doguzhaeva, 2002), хотя ни одной из этих работ нет в списке литературы.

Перечисленные выше недостатки носят сугубо редакционный характер и не снижают высокую научную значимость полученных автором результатов. В целом не

вызывает сомнения, что диссертация А.Ю. Щедухина представляет собой самостоятельное оригинальное завершённое исследование и соответствует всем требованиям и критериям, установленным «Положением о присуждении ученых степеней», утвержденным Постановлением Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. N 842 (в редакции от 26.10.2023 г.). Автор диссертационной работы, Александр Юрьевич Щедухин, заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.6.2. – палеонтология и стратиграфия.

Официальный оппонент: Бизиков Вячеслав Александрович

доктор биологических наук по специальности 1.5.12. «Зоология»;

организация: ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»)

почтовый адрес организации: 105187, г. Москва, Окружной проезд, 19

телефон: +7(499) 264-93-87;

факс: +7(499) 264-91-87;

адрес электронной почты организации: vniro@vniro.ru

сайт организации: <http://vniro.ru/>

должность: заместитель директора по научной работе – директор департамента промысловых гидробионтов

Я Бизиков Вячеслав Александрович, даю свое согласие на включение своих персональных данных в документы, связанные с работой диссертационного совета и их дальнейшую обработку.

Дата составления отзыва: 11 декабря 2023 г.

Бизиков Вячеслав Александрович

Подпись Бизикова В.А. заверяю:

Ученый секретарь
ФГБНУ «ВНИРО»



М.В. Сытова