

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. А.А. БОРИСЯКА РОССИЙСКОЙ
АКАДЕМИИ НАУК



правах рукописи

Щедухин Александр Юрьевич

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

Специальность 1.6.2. – Палеонтология и стратиграфия

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Леонова Татьяна Борисовна
проф., д. г.-м.н.

Москва – 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РАННЕПЕРМСКИХ НЕАММОНОИДНЫХ ЦЕФАЛОПОД	7
ГЛАВА 2. СТРАТИГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК.....	16
ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЯ И ТЕРМИНОЛОГИЯ.....	26
ГЛАВА 4. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА	33
ГЛАВА 5. ОПИСАТЕЛЬНАЯ ЧАСТЬ	40
ГЛАВА 6. ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ, ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КОМПЛЕКСОВ НЕАММОНОИДНЫХ ЦЕФАЛОПОД ШАХТАУ	131
ГЛАВА 7. АНАЛИЗ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ.....	141
ГЛАВА 8. БИОГЕОГРАФИЯ.....	151
ГЛАВА 9. СТРОЕНИЕ И СКУЛЬПТУРА ЭМБРИОНАЛЬНЫХ РАКОВИН.....	161
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	170
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	172

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 наутилоидей в карьерах появились в 1970-80-х гг. в работах Д.М. Раузер-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 по числу видов 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, хранящиеся 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, Bactritida и Orthocerida принята по В.Н. Шиманскому (1967; 1968).

Цель диссертационной работы – характеристика биологического разнообразия двух сообществ неаммоидных 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 онкоцерид на основе морфометрических методов Д. Раупа и экологической типизации И.С. Барскова.
4. Анализ биогеографического распространения раннепермских неаммоидных цефалопод.
5. Изучение эмбриональных раковин ортоцератоидей, выявление типов микроскульптуры и её значения для таксономических построений.

Научная новизна. Впервые изучен таксономический состав двух разновозрастных комплексов неаммоидных цефалопод карьера Шахтау, описано девять новых родов и 21 новый вид. Произведён анализ их морфологической, таксономической и экологической структуры. Выявлены основные морфотипы изученных наутилид и прямораковинных цефалопод. Проведен биогеографический анализ изученных наутилоидей. Получены новые данные о микроскульптуре 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 наутилоидей Шахтау включает 25 видов 21 рода, из которых 18 видов и девять родов описаны впервые. Этот комплекс является самым богатым из известных одновозрастных комплексов мира и включает несколько форм, известных ранее только в более древних отложениях, а также формы мезозойского облика.
2. Позднеартинский комплекс наутилоидей Шахтау 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 появились планктонные и увеличилось содержание бентосных форм; 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, Годичном собрании секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН (Москва, 2022) и Всероссийской школе молодых учёных-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. Соискателем было отпрепарировано около 250 раковин цефалопод, зарисованы их перегородочные линии, сфотографированы все образцы, описанные в работе, таксономические описания выполнены самостоятельно и в соавторстве, проведён морфологический, экологический и биогеографический анализ наутилид, ортоцерид и бактритид.

Проведено исследование скульптуры эмбриональных раковин под сканирующим электронным микроскопом.

Структура и объём 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 объём 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 её 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 консультации по определениям цефалопод и предоставление информации по триасовым наутилидам; генеральному директору АО “Сырьевая компания” А.В. Шкурко за предоставленную возможность работы в карьере Шахтау и экземпляр *Omorphoceras 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 её состава.

Работа поддержана грантом РНФ, проект № 22-24-00099 “Эволюция сообществ моллюсков раннепермского рифа Шахтау”.

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РАННЕПЕРМСКИХ НЕАММОНОИДНЫХ ЦЕФАЛОПОД

Несмотря на то, что фауны позднепалеозойских неаммоноидных цефалопод известны из многих частей земного шара, специальных работ по этой группе моллюсков опубликовано немного. Первые описания находок наутилоидов из пермских отложений появились в середине XIX века. За последующие более чем полтора столетия наиболее подробно нижнепермские цефалоподы были изучены на территории России (преимущественно Южный Урал) и США (штаты Канзас, Вайоминг, Техас, Нью-Мехико (Miller, Youngquist, 1949; Spencer et al., 2014)). Помимо этого, пермские наутилоиды описаны из Китая, Японии, Австралии, Малайзии и Тимора. Далее мы постараемся кратко рассмотреть историю изучения этой группы с указанием основных работ по регионам и в хронологическом порядке.

Россия и сопредельные территории

В 1845 году вышла совместная работа Р.И. Мурчисона, Э. Вернейля и А. Кейзерлинга. В ней были указаны находки наутилид и прямых головоногих с Южного Урала, территории нынешней Свердловской области. В этой работе были описаны каменноугольные и артинские наутилоидеи из отложений горы Кашкабаш. Среди них были указаны *Nautilus tuberculatus* Sowerby, 1819 и *Orthoceras ovalis* Phillips, 1845, (Murchison, Verneuil, Keyserling, 1845). В 1860-х гг. изучением верхнепалеозойских наутилоидей занимались М. Грюневальдт, В. Мёллер и Э. Эйхвальд. Последний опубликовал описания как новых, так и известных в литературе ранее, преимущественно каменноугольных, наутилоидов – всего около 40 видов (Eichwald, 1860). Грюневальдт (Grünewaldt, 1860) изучил каменноугольные фауны окрестностей Екатеринбурга, среди которых был описан и известный из перми ортоцератид *O. ovalis*.

Первоначально уральские виды полностью отождествлялись с видами, известными из верхнего карбона Великобритании. Однако первым, кто указал на их различие, стал В.И. Мёллер (1862), а немного позднее – А.П. Карпинский (1874). Мёллер (1862) на основе изучения нового материала и сравнения его с коллекцией Вернейля с Южного Урала предложил выделить вместо вида *Orthoceras ovalis*, впервые описанного из карбона Великобритании, новый, уральский вид – *O. verneuili* Möller. Почти век спустя Шиманский (1954) показал, что форма, описанная Вернейлем

(Murchison, Verneuil, Keyserling, 1845) и форма Мёллера (1862) были не идентичны, следовательно, их необходимо рассматривать как разные виды. По этой причине возникла некоторая путаница в дальнейших определениях и понимании *O. verneული*.

В 1885 году вышла монография П.И. Кротова по артинскому ярусу. В ней автор описал несколько видов (в том числе одного нового прямораковинного головоногого *Orthoceras siphocentralis* Krotow, 1885), а также указал находки на Урале нескольких наутилид, к сожалению, без описаний и изображений (Кротов, 1885). Большой вклад в изучение пермо-каменноугольных цефалопод был внесён М.К. Цветаевой. В её работе (Цветаева, 1888) приведены наиболее полные описания наутилоидей и ортоцератоидей из Европейской части России. Всего в монографии Цветаевой описано 20 видов, девять из которых — новые. Впервые были сопоставлены составы комплексов наутилид России и Европы. Анализируя видовой состав и их морфологию, Цветаева одной из первых пришла к выводу о незначительном изменении облика фауны головоногих на территории России на границе карбона и перми. Эти выводы косвенно подтверждаются нашими данными (Shchedukhin, Leonova, 2020b).

На рубеже XIX и XX вв. отечественные исследователи, изучавшие позднепалеозойских беспозвоночных, указывали на отдельные находки ортоцерид из нижней перми Урала и Приуралья (Краснопольский, 1889; Штукенберг, 1898, 1905). Важно отметить, что А.А. Штукенберг (1905) наряду с пятью видами наутилид, описал *Actinoceras* sp. из верхнекаменноугольных отложений Самарской Луки, хотя принято считать, что актиноцератоидеи вымерли в среднем карбоне. Но новыми находками это открытие не подтвердилось.

В конце 1880-х гг. вышла монография Н.Н. Яковлева (1889) с описаниями свёрнутых наутилид и одного прямораковинного головоногого из «пермо-карбоновых» отложений района р. Пинеги Архангельской области (по материалам Ф.Н. Чернышёва); пяти видов наутилид из Донецкого бассейна, Бахмутской котловины (сборы Яковлева). Описанные наутилиды сравниваются этим автором с американскими видами из артинских отложений, на основе чего он делает осторожные предположения о нижнепермском возрасте вмещающих их пород.

В самом начале XX века практически не выходило работ по неаммоноидным цефалоподам. Через четверть века после Яковлева, Г.К. Фредерикс (1915) описал два новых вида наутилид, *Coelonautilus sargaensis* Fredericks и *Thrinoceras uralicum* Fredericks, из артинского яруса окрестностей Красноуфимска. Прямораковинные

цефалоподы в работе Фредерикса даны в списках, к сожалению, без изображений и описаний. О.Г. Туманская (1916) указывала на находки ортоконических головоногих в «пермо-карбоновых» останцах Крыма без каких-либо описаний. В 1920-30-х гг. в свет вышли монографии М.В. Круглова (1925; 1928; 1933). В наиболее крупной из них (Круглов, 1928) автор опубликовал результаты большой работы по определению и переописанию пермских наутилид, а также некоторые размышления по их онтогенезу, эволюции и палеогеографическому распространению. В результате описанные виды были распределены между семью семействами, в разное время выделенными А. Хайетом (по: Руженцев, Шиманский, 1954). Это *Trigonoceratidae*, *Triloboceratidae*, *Pleuronautilidae*, *Rhinoceratidae*, *Tainoceratidae*, *Koninckoceratidae*, *Solenocheilidae*. К выделению новых форм Круглов подходил очень осторожно: многие из них были описаны в качестве вариантов. Его работа внесла большой вклад в понимание разнообразия и развития нижнепермских наутилид. В статье по наутилидам Уфимского плато Круглов (1925) описал три вида, два из которых — новые. По какой-то причине, один из видов, происходящий из окрестностей г. Красноуфимска, описан не в бинарной номенклатуре и указан только как *Thrinoceras* sp. nov. Тем не менее, информация о нём достаточно подробна, хоть и не хватает описания сифона и перегородочной линии, а изображение раковины из-за низкого качества мало информативно. Описания пермских наутилид Дальнего Востока были приведены Кругловым (1930) в статье по Приморскому краю. Более поздние представления Круглова о системе и составе наутилоидей были опубликованы, к сожалению, уже посмертно, в русскоязычном переиздании «Основ палеонтологии» К. Циттеля (Круглов, 1934).

В 1929 г. вышла небольшая статья Т.М. Емельянцева по артинским цефалоподам из горы Полюдов камень на Урале. Наряду с указаниями на аммоноидей в ней без описания приводится в списках *Orthoceras siphocentralis* Krotov (Емельянцев, 1929). Принадлежность этой формы к указанному автором виду оспаривалась более поздними исследователями (Шиманский, 1954). Б.Л. Лихарев (1939) и Л.С. Либрович (1939) в «Атласе руководящих форм ископаемых фаун СССР» провели краткий анализ изученности позднепалеозойских цефалопод и дали описания девяти видов пермских наутилид.

В середине XX века нижнепермскими наутилоидеями начинает заниматься известный советский палеонтолог — В.Н. Шиманский. В своих первых работах по этой теме Шиманский (1948a, 1948b, 1949, 1951a, 1951b) изучил прямораковинных

головоногих из верхнего карбона и артинского яруса Южного и Среднего Урала. Автор приводит доводы в пользу важного стратиграфического значения комплексов наутилоидей. На основе особенностей положения сифона и протоконха он установил новый отряд цефалопод — *Bactritida*. В 1951 г. Шиманский дал краткое описание нижнепермских цефалопод, по его предположению, относящихся к особой ветви бескамерных наутилоидей *Dentoceras Shimansky* (Шиманский, 1951). Позднее они были отнесены автором к семейству под названием *Dentoceratidae* (Руженцев, Шиманский, 1954), в которое он включил три вида этого рода. В 1954 г. были опубликованы две монографии Шиманского (1954) и В.Е. Руженцева и Шиманского (1954) по неаммоидным цефалоподам нижней перми Южного Урала. Авторы провели масштабную ревизию известных таксонов и описали множество новых наутилоидов. Работа была сделана на качественно новом уровне. Для наутилид и прямораковинных головоногих впервые подробно описаны начальные обороты и первые камеры, уделено большое внимание форме перегородочной линии. Приведено сравнение онтогенетического развития свёрнутых наутилоидей и аммоидей. Отдельно рассмотрены вопросы эволюционного прогресса этих групп. Было описано 26 родов и 48 видов наутилид (Руженцев, Шиманский, 1954) и 17 родов и 26 видов прямораковинных цефалопод (псевдортоцератиды, бактритоидеи) (Шиманский, 1954). В отряде *Bactritida* выделено три семейства — *Bactritidae*, *Stenobactritidae* и *Parabactritidae*. Позднее Шиманский опубликовал ещё несколько описаний новых видов из артинского яруса Среднего Урала (1957). В 1962 г. вышел том «Основ палеонтологии», посвящённый наутилоидеям и родственным группам. В нём была пересмотрена систематика и опубликованы новейшие данные по родовому составу палеозойских наутилоидей (Шиманский, 1962b), ортоцератоидей и бактритоидей (Шиманский, 1962c). В более поздней работе по наутилидам карбона Шиманский (1967) предложил новую схему их классификации. Автор оценил важность и применимость для нужд систематики различных морфологических признаков (таких как строение начальной камеры, очертания перегородочной линии), провёл глубокий анализ состава и филогенетических связей семейственных и родовых группировок каменноугольных наутилид. В результате вместо принятых в «Основах палеонтологии» пяти подотрядов в новой классификации их осталось только три — *Rutoceratina*, *Liroceratina* и *Nautilina*. Основания для упразднения части подотрядов детально описаны. Главными причинами для этого послужили новые данные, опубликованные в зарубежной литературе, дополнительный материал с территории СССР, а также подробное изучение онтогенеза наутилид (Шиманский, 1967). В

монографии, посвящённой обзору исторического развития и изучению наutilus, Шиманский (1979) обобщает все имеющиеся данные о родовом составе этого отряда, его географическом распространении по различным системам фанерозоя.

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 проведён 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.

Довольно скудные данные по ассельско-сакмарским наутилоидам в Шахтау впервые были приведены в работе по изучению этого рифового массива И.К. Королюк (1985). Она сообщила о находках головоногих моллюсков в этом местонахождении и дала описания их тафономии. Всего было указано пять видов, определения наutilus сделаны В.Н. Шиманским. Кроме этого, в монографии «Прямые наутилоидеи и бактриитоидеи сакмарского и артинского ярусов Южного Урала» В.Н. Шиманский (1954) описал несколько прямораковинных форм из района Стерлитамакских шиханов. В другой совместной работе с В.Е. Руженцевым, посвящённой пермским наутилоидам Южного Урала, он описал один экземпляр экзотического вида *Scyphoceras ellipticum* Ruzhencev et Shimansky из холма Шиханчик (Руженцев, Шиманский, 1954). Все указанные в этих работах находки цефалопод происходят из пород артинского возраста.

Новые данные по местонахождению Шахтау были опубликованы спустя 30 лет (Барсков, Бойко, 2016; Барсков и др., 2018). В этих статьях приводились первые предварительные определения цефалопод из новых сборов с Шахтау. Дальнейшее изучение коллекции проводилось диссертантом совместно с Т.Б. Леоновой. Результаты этого исследования опубликованы в нескольких статьях (Leonova, Shchedukhin, 2019; Shchedukhin, Leonova, 2020a; Щедухин, 2022a, 2022b, 2022c, 2023; Леонова, Щедухин, 2023), в том числе двух больших статьях (Leonova, Shchedukhin 2020a; Shchedukhin, Leonova, 2020b). В последних приведены описания 31 вида, относимых к 27 родам, из которых 15 видов и 6 родов - новые.

Стоит упомянуть о фауне неаммоноидных цефалопод средней перми Приуралья. До последнего времени специальных работ по наутилоидам этого возраста в России практически не было. Лишь относительно недавно в коллективной монографии

(Barskov et. al., 2014) описано 18 видов и четыре новых рода наутилид из казанских отложений Волго-Урала.

Северная Америка

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). В этих работах были описаны (без изображений) четыре вида нижнепермских наутилид и один прямораковинный головоногий из района Коттон-Вэлли, штата Канзас. В 1866 г. Г.Б. Гейниц привёл описание прямораковинного *Orthoceras cribrosum* Geinitz, 1866 из «пермокарбонных» отложений штата Небраска (Geinitz, 1866). А через четверть века были описаны свёрнутые наутилоидеи (в т.ч. четыре новых вида) наутилид из верхнепалеозойских отложений района г. Джанкшн (штат Кентукки). Ещё почти через два десятилетия была опубликована статья (Girty, 1909) с описанием трёх видов неаммоноидных цефалопод из нижней-средней перми Гваделупских гор на западе штата Техас.

В 1949 году была опубликована первая (и до сих пор единственная) 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. Миллер и Янгквист отмечали, что общепринятая в то время классификация наутилоидей была далека от идеальной и нуждалась в пересмотре. Тем не менее, в своей монографии они продолжали руководствоваться этой схемой. Подход к выделению родов и семейств в этой работе позднее был подвергнут критике со стороны отечественных исследователей за слишком широкое понимание их состава (Руженцев, Шиманский, 1954).

Свой взгляд на систему наутилоидей американские исследователи изложили в специальной статье (Flower, Kummel, 1950). Наутилоидеи в этой схеме приняты в ранге подкласса, разделённого на 14 отрядов. Эта схема в дальнейшем стала наиболее широко принятой. В крупной работе «Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K» (Kummel, 1964) система неаммоноидных цефалопод вновь была пересмотрена. 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.

Отряды Oncocerida, Discosorida, Tarphycerida, Ascocerida, Nautilida остались в составе наутилоидей. Авторами «Treatise...» (Kummel, 1964) был приведён полный родовой состав семейств неаммоноидных цефалопод. Некоторые роды, описанные с территории СССР, были сведены в синонимику к американским родам. С такой трактовкой не всегда можно согласиться.

Единственная находка раковины пермского *Stenopoceras whitei* Miller et Youngquist, 1949 со следами прижизненной окраски была сделана в формации Lueders (нижняя пермь) северной части штата Техас (Kemp, 1957). Окраска сохранилась на небольшом фрагменте устьевой части раковины и представлена узкими тёмными полосами, расположенными параллельно струйкам нарастания.

Два вида очень своеобразных циртоконических головоногих были описаны Р.Х. Флауэром в 1963 г. из штата Нью-Мексико (Flower, 1963). Это новый род и вид *Sorinoceras costatum* Flower и новый вид *Mariceras gracile* Flower. Второй из них относится к роду, выделенному несколько ранее Руженцевым и Шиманским из отложений нижней перми Южного Урала (Руженцев, Шиманский, 1954). Помимо описаний цефалопод, в работе Флауэра предлагается новый взгляд на семейство Scyphoceratidae: в его состав был включён новый род *Sorinoceras* Flower и из него же выведены роды *Aipoceras* Hyatt и *Venatoroceras* Ruzhencev et Shimansky.

В последующие годы интерес к изучению пермских наутилоидов в Америке сокращался. Последними работами по местным позднепалеозойским цефалоподам, которые автору удалось найти – это работа Д.И. Мёрфи (Murphy, 1970) о наутилидах Западной Пенсильвании, небольшая статья Д.К. Такера (Tucker, 1977) о нижнепермских тайноцератидах Вайоминга и монография Р.Г. Мейпса о бактритоидеях (Mapes, 1979). Мёрфи (Murphy, 1970) изучил небольшую коллекцию цефалопод из нескольких пенсильванских местонахождений. Наутилиды в ней представлены видами *Metacoceras mutabile*, *Domatoceras gardi* (Miller et Owen), *D. sculptile* (Girty), *Liroceras dubium* (Miller et Unklesbay) и *L. libratum* (Girty). Роды, указанные в работе, также известны и из нижнепермских отложений Северной Америки. Такер (Tucker, 1977) переизучил коллекцию А.К. Миллера и Г.Д. Томаса из пермских и каменноугольных отложений Скалистых гор и указал на неточности в определении некоторых форм. Крупная работа (Mapes, 1979) посвящена каменноугольным и пермским бактритоидеям Северной Америки. В ней описано два вида бактритов из пермских отложений США, один вид – новый (*Bactrites elcapitanensis* Mapes).

Азия и Австралия

Первая статья с указаниями на наличие нижнепермской цефалоподовой фауны на Тиморе вышла в конце XIX века (Rothpletz, 1892). Описание этой фауны было опубликовано лишь в 1915 г. К. Ганиэлем (Haniel, 1915), который описал и изобразил как наутилид, так и прямораковинных цефалопод. Среди последних, по мнению Шиманского (1954), присутствуют и бактритоидеи с большими углами расширения. Шиманский (1954) отметил большое сходство фауны неаммоноидных цефалопод Тимора и Южного Урала. В особенности это касается псевдортоцератид. Больше статей по этому региону, по-видимому, не было. Только в начале XXI века из пограничных ассельско-сакмарских отложений Восточного Тимора коллектив японских исследователей описал три вида прямых головоногих (Niko et al., 2000). В большой статье по геологии и стратиграфии Тимора (Charlton et al., 2002) приведены списки родов и видов пермской фауны беспозвоночных этого острова. В ней присутствуют и указания на находки цефалопод (без описаний и изображений). К сожалению, в эти списки вошли далеко не все виды, установленные другими исследователями ранее.

Первые, недостаточно точные сведения о наутилоидах из верхнего палеозоя Японии были опубликованы Х. Ябе и С. Мабути (Yabe, Mabuti, 1935), они указали лишь одну находку, ранее относимую к *Potocycloceras* cf. *cyclophorum* (Waagen) и отметили, что она не может относиться к этому роду, но нового определения не предложили. Более детально нижнепермская фауна цефалопод северо-восточной части Японии изучалась М. Эхиро (Ehiro, 1995), а также Ш. Нико и Т. Озава (Niko, Ozawa, 1997). Они изучили представителей наутилид, ортоцерид и бактритид из пермских и пограничных пермо-каменноугольных отложений. Большая часть форм описана в открытой номенклатуре. Кроме этого, единичные виды ортоконических цефалопод указывались из перми Китая (по: Шиманский, 1954), но этих описаний, к сожалению, нам найти не удалось.

О неаммоноидной цефалоподовой фауне Австралии информации мало. Л.Г. Конинк (Koninck, 1877) описал пермских ортоконических цефалопод из Нового Южного Уэльса. Р.Л. Джек и Р. Этеридж (Jack, Etheridge, 1892) описали «*Nautilus*» *ammonitiformis* Jack et Etheridge, *Orthoceras* sp. и *Gyroceras dubius* Jack et Etheridge плохой сохранности из перми и карбона Квинсленда. Позже другие исследователи (Teichert, Glenister, 1952) указывали на необходимость переизучения этих экземпляров, но, к сожалению, в настоящий момент это уже невозможно – типовые коллекции были

утрачены. Информация о морских фаунистических провинциях Австралии, их сходстве и отличиях дана в статье К. Тейхерта (Teichert, 1951). Позднее в специальной статье он описал всю наутилоидную фауну Австралии, от ордовика до миоцена (Teichert, Glenister, 1952). Из перми и карбона Западно-Австралийской фаунистической провинции в этой статье указаны пять родов: *Pseudorthoceras* Girty, *Mooreoceras* Miller, Dunbar et Condra, *Domatoceras* Hyatt, *Stearoceras* Hyatt, *Titanoceras* Hyatt.

Из кунгурского яруса северо-запада Малайзии опубликовано описание лишь одного вида прямокраковинных цефалопод – *Mooreoceras sibumasuense* Niko, Sone et Leman. Авторы (Niko et al., 2005) предположили, что этот представитель древнего рода *Mooreoceras* (известен с позднего девона Северной Америки) сохранился в своеобразном холодноводном рефугиуме.

Как можно видеть из приведенного обзора, работ по неаммоноидным цефалоподам за почти два века их изучения 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. Всего к началу нашего исследования из нижнепермских и пермо-каменноугольных отложений мира было описано 67 родов и не менее 150 видов неаммоноидных цефалопод.

ГЛАВА 2. СТРАТИГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

Пермская система была установлена Р.И. Мурчисоном 180 лет назад. Во время экспедиции 1841-42 гг. по огромной территории – от севера Европейской части России до Южного и Среднего Урала, он обнаружил отложения, по фауне резко отличающиеся от триасовых, но близкие к каменноугольным (Murchison et al., 1845). Мурчисон представил убедительные палеонтологические, литологические и стратиграфические доказательства выделения новой системы. Сравнивая терригенные, хемогенные и карбонатные отложения Урала с цехштейном Германии и новым красным песчаником Англии, он установил, что эти отложения принадлежат особой системе, которой он дал название пермской. В настоящее время установлено, что тогда в новую систему вошли слои от низов кунгурского яруса до нижнего триаса (Silantiev et al., 2021). Нижележащие известняки и песчаники (ныне относящиеся к артинскому ярусу), Мурчисон отнёс к верхнему отделу каменноугольной системы, он считал, что их аналогом является «жерновой песчаник» в Англии (Руженцев, 1956).

Новая палеозойская система была принята не сразу. Некоторые исследователи относили эти отложения либо к триасу (Вагнер, 1859), либо понимали её по-своему и выделяли красноцветные отложения в Европе и России под названием «диаса», без чётких стратиграфических границ (Ludwig, 1862; Silantiev et al., 2021). Нижнюю границу диаса впервые установил Г.Б. Гейниц (Geinitz, 1861) «в основании серых конгломератов, лежащих на пластах углей». В дальнейшем эти представления не нашли широкой поддержки среди геологов и к концу XIX – началу XX века термин «диас» практически вышел из употребления.

Новый этап в изучении пермской системы начался с появлением работ Н.А. Головкинского (1869). Он изучил обнажения в долинах рек Волги, Камы и Вятки, и предложил разделить пермь на три толщи: 1) красноцветную песчаниковую, 2) известково-доломитовую, 3) пёстроокрашенную мергелево-песчаниковую (Мазарович, Фениксова, 1949). Наиболее полно была охарактеризована средняя, морская свита. Для неё автор дал подробную литологическую и палеонтологическую характеристику, выделив три горизонта с фауной – нижний конхиферовый, средний брахиоподовый и верхний конхиферовый. Такую особенность он объяснил сначала опусканием, а затем поднятием всего региона во время накопления отложений (Мазарович, Фениксова, 1949). Цехштейн Германии и карбонатные породы Камско-Волжского бассейна Головкинский считал определённо пермскими, но между собой не одновозрастными.

Более древние отложения, в настоящее время относимые к нижнему отделу перми, были выделены А.П. Карпинским (1874) под названием артинский ярус. Он отнёс новый ярус к «пермо-карбону», тем самым подчёркивая переходный характер фауны в этих слоях. Карпинский установил два комплекса аммоноидей и на этом основании выделил два подразделения внутри артинского яруса: нижнюю толщу у с. Кондуровка (Оренбургская область) и верхнюю с обнажением возле п. Арти (Свердловская область). Отложения у п. Арти Карпинский назвал «сакмарскими песчаниками», таким образом, подготовив почву для установления нового яруса в будущем (Чувашов, 2011). Отдельно он отметил, что, возможно, при дальнейших исследованиях граница пермской системы будет проведена под артинскими слоями (Руженцев, 1956).

В 1885 г. была опубликована большая работа П.И. Кротова. В ней автор разделил артинский ярус на два горизонта: нижний – песчаный и верхний – известковый. Однако он указал, что такое деление возможно только «на некоторой площади... Среднего Урала». Для Южного и Северного Урала Кротов отмечает даже обратную последовательность напластования. Эту особенность он объясняет различием условий осадконакопления в отдельных частях протяжённого Уральского бассейна (Кротов, 1885; 1888). В 1890 г. А.А. Штукенберг после изучения артинских отложений в районе р. Уфы и р. Чусовой выделил верхний (известковый) горизонт Кротова в «пермо-карбоне» в новый, кунгурский ярус (Чувашов, 1997).

Следующий этап в изучении нижней перми связан с многолетними работами В.Е. Руженцева. В 1936 году он выделил сакмарский ярус и установил границу между каменноугольной и пермской системами, основываясь на фауне аммоноидей (Руженцев, 1936). В сакмарский ярус вошли слои со швагеринами (до этого относимые к верхнему карбону) и «сакмарские песчаники» Карпинского. В составе сакмарского яруса были выделены ассельский, курмаинский и касмарский горизонты (Руженцев, 1938). В более поздних работах Руженцев изменил стратиграфическую схему яруса, разделив его на два подъяруса: ассельский и сакмарский (Руженцев, 1950). Основанием для этого стало заметное различие в видовом составе комплексов аммоноидей. Стратотип сакмарского яруса был установлен в разрезе на р. Сакмара у с. Кондуровка, впервые описанном Карпинским. Ассельскому горизонту в новой схеме соответствует швагеринный горизонт (ассельский и нижняя часть курмаинского горизонта). В сакмарском ярусе выделены тастубский и стерлитамакский горизонты, соответствующие верхней части курмаинского и касмарскому горизонтам. Дальнейшее

изучение комплексов цефалопод позволило повысить ранг ассельского и сакмарского подъярусов до ярусов (Руженцев, 1951, 1952, 1954). Нижняя граница перми была установлена по появлению швагерин и новых семейств аммонитов - Paragastrioceratidae, Metalegoceratidae, Popanoceratidae (Богословская, 1984; Bogoslovskaya et al., 1995; Davydov et al., 1998).

Финальным этапом в изучении нижнепермских отложений стало установление и обоснование стратотипов нижних границ ярусов в соответствии с правилами Стратиграфической комиссии Международного геологического союза, основываясь на первом появлении конодонтов (табл. 2-1). Для ассельского яруса был выбран разрез Айдаралаш в Казахстане (Davydov et al., 1998), где граница установлена по первому появлению *Streptognathodus isolatus*; для сакмарского яруса – обнажение на реке Усолка, граница проведена по первому появлению *Mesogondolella monstra* (Котляр, 2019; Kotlyar, 2020), для артинского яруса – разрез Дальний Тюлькас в Башкирии с по-

МСШ		Восточноевропейская РСШ			Зоны по конодонтам
Приуральский отдел	Артинский ярус	Нижний отдел	Артинский ярус	Саргинский горизонт	<i>Neostreptognathodus pnevi</i> <i>Sweetognathus whitei</i>
				Иргинский горизонт	
				Бурцевский горизонт	
	Сакмарский ярус		Сакмарский ярус	Стерлитамакский горизонт	<i>Sw. binodosus</i> <i>Sw. merrilli</i> / <i>Mesogondolella uralensis</i> <i>M. monstra</i>
				Тастубский горизонт	
	Ассельский ярус		Ассельский ярус	Шиханский горизонт	<i>Streptognathodus postfusus</i> / <i>St. barskovi</i> <i>St. constrictus</i> <i>St. sigmoidalis</i> <i>St. cristellaris</i> <i>St. isolatus</i>
Холодноложский горизонт					

Таблица 2-1. Соотношение Международной стратиграфической шкалы (МСШ) с Восточноевропейской региональной стратиграфической шкалой (РСШ) и Зональной шкалой по конодонтам для нижней перми. (По Котляр и др., 2013, с изменениями).

явлением *Sweetognathus whitei* (Черных и др., 2020). Таким образом, к настоящему времени границы трех нижнепермских ярусов имеют подтвержденный статус и входят в состав международной стратиграфической шкалы. Международный стратотип границы кунгурского яруса пока не утвержден, но в качестве кандидатов были предложены разрез Мечетлино в России и разрез Рокленд в горах Пекоп в США (Henderson et al., 2012).

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. 2-1). Массив Шахтау входил в состав цепочки из четырёх шиханов (гор-одиночек), которые в ранней перми были представлены крупными рифовыми сооружениями. Полоса нижнепермских рифов протягивается субмеридианально вдоль границы Восточно-Европейской платформы и западного борта Предуральяского краевого прогиба от Полярного Урала до Прикаспийской низменности (Антошкина, 2003; Горожанина, Горожанин, 2019). Большинство из этих массивов перекрыто осадками и погружено на большую глубину.

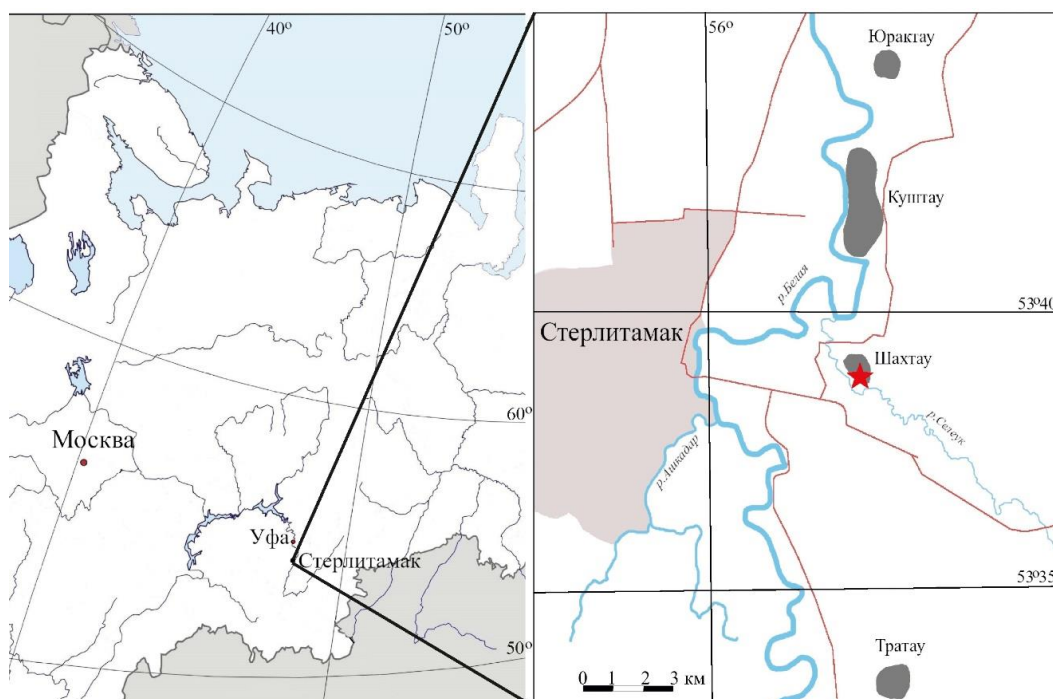


Рис. 2-1. Схема расположения Башкирских шиханов. Местонахождение Шахтау отмечено звёздочкой.

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 и др., 1996). 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).

Ещё в середине XX в. Шахтау возвышался между шиханами Куштау и Тратау (рис. 2-1). В настоящее время этот массив 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, осложнённый многочисленными разломами (Мазаев, 2019).

Впервые Стерлитамакские шиханы упоминаются в литературе в 1840-х годах в работах Ф. Вангенгейма фон Квалена (1843), Р.И. Мурчисона, Ф. Вернейля и А.А. Кейзерлинга (1845). Происхождение этих гор интересовало множество исследователей. Мурчисон (1845) описал внешний вид горы и интерпретировал Шахтау как брахиантиклинальную складку. Позднее Н.П. Герасимов (1927, 1929) рассматривал шиханы как эрозионные останцы, не связанные с рифовыми фациями. Впервые мысль о рифовом происхождении Шахтау была высказана Д.В. Наливкиным (1932). Дальнейшее изучение литологии позволило подтвердить его точку зрения. В 1960-х гг. было проведено разведочное бурение по всему массиву, в результате удалось установить его внутреннее строение (рис. 2-2, 2-3). 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). Она установила, что для Шахтау характерно сложное пятнистое строение, и быстрая смена фаций, как по горизонтали, так и по вертикали, что свойственно рифу. В связи с этим создание сколько-нибудь точной стратиграфической схемы становится практически невыполнимой задачей. В работе Королюк (1985) были

приведены и новые данные: установлены и откартированы основные фации рифовых отложений, описаны разности карбонатных пород, дан схематический разрез Шахтау, сделано краткое описание встречающейся фауны. В результате изучения фораминифер было установлено, что ядро Шахтау составляют рифогенные шамовелловые (тубифитовые) и строматолитовые известняки ассельского яруса. По направлению на север, северо-запад и северо-восток они выклиниваются и перекрываются отложениями сакмарского яруса – мшанковыми, мшанково-шамовелловыми, фузулиновыми и афанитовыми известняками тастубского и стерлитамакского горизонтов (Королук, 1985). Верхнеартинские аргиллиты и мергели с разрывом перекрывают нижележащие слои, заполняя понижения и плащеобразно залегая на краевых частях рифа (рис. 2-4). Наиболее поздние исследования рассматривали генезис и возраст многочисленных тектонических нарушений в массиве (Чувашов и др., 1996; Горожанин, Горожанина, 2022).

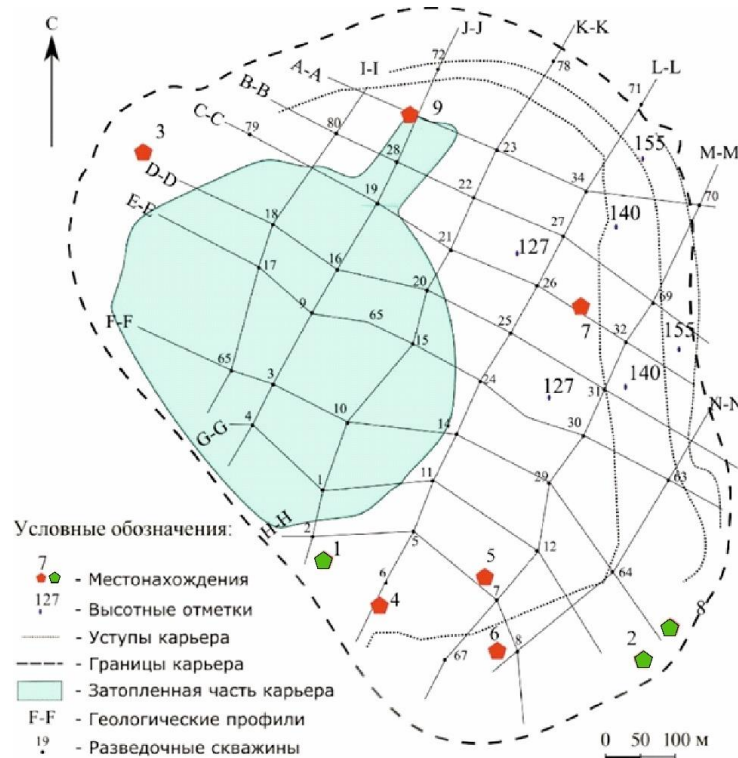


Рис. 2-2. Схема карьера Шахтау по состоянию на 2020 г. с сеткой буровых скважин и местонахождениями цефалопод (по Мазаев, 2019, с изменениями). Красным цветом отмечены точки ассельско-сакмарского интервала, а зелёным цветом – верхнеартинского интервала.

В 2015 г. были впервые проведены полевые работы лаборатории моллюсков в карьере Шахтау под руководством А.В. Мазаева. Для установления возраста отложений и привязки находок к конкретному месту в разрезе, использовались геологические

профили, предоставленные «Сырьевой компанией» (рис. 2-3). 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 определённо ассельскими, показали смешанный характер микрофауны и рассматриваются теперь как пограничные ассельско-сакмарские (Mazaev, 2019; Исакова и др., 2020). Как следует из данных нового исследования (Исакова и др., 2020), известные ранее и новые комплексы фузулинид по видовому составу практически не пересекаются. Это может быть связано в том числе с тем, что интервалы, из которых происходят новые сборы, не были доступны для изучения ранее. К сожалению, продолжающееся изучение макро- и микрофауны пока не дало более точного определения возраста. Породы, уверенно относимые к сакмарскому ярусу, в настоящее время обнажены только в одном местонахождении на северо-западе (№3 на рис. 2-2).

В ассельско-сакмарской части отложений раковины цефалопод происходят из нескольких типов известняков. Возраст местонахождений наутилоидов контролируется совместными находками аммоноидей.

- 1) в местонахождении № 3 (рис. 2-2, 2-3), в северо-западной части карьера, на высотной отметке 127 м (координаты: 53°39'11" с.ш. 56°4'26" в.д.) желтовато-серые, местами комковатые вак-пакстоуны, с пятнами серо-голубого и жёлтого цвета. Структура мелкозернистая. Известняк с кавернами, по которым развита кальцитовая инкрустация. Породы сильно биотурбированы, слоистость отсутствует. Фауна представлена многочисленными мшанками, пластинами палеоаплизин, брахиоподами, трилобитами, двустворчатыми, головоногими, брюхоногими моллюсками, ростроконхами. Встречаются редкие скопления фораминифер.
- 2) в юго-восточной части карьера (53°38'45" с.ш. 56°4'50" в.д.), на высотах 127-140 м, в местонахождении № 4 (рис. 2-2, 2-3) мадстоуны серовато-зелёные, массивные, мелкозернистые, без явной слоистости. Трещинами разбиты на крупные блоки размерами от одного до восьми метров в ширину и высоту. Встречена фауна моллюсков (цефалоподы, гастроподы) и брахиопод.
- 3) в местонахождении № 5 (рис. 2-2, 2-3), у южного борта карьера (53°38'46" с.ш. 56°5'1" в.д.), в стенке первого уступа на высотах 127-140 м обнажается светло-серый пакстоун, местами рыхлый, кавернозный, мелкозернистый, с

большим количеством мшанок, брахиопод и головоногих моллюсков. Порода сильно битуминизирована.

- 4) в южной части карьера, в местонахождении № 6 ($53^{\circ}38'43''$ с.ш., $56^{\circ}5'3''$ в.д.), на высотных отметках 140-155 м (рис. 2-2, 2-3), обнажается мад-вакстоун светло-серый, мелкозернистый, массивный, крупноблоковый (размер блоков до 4 м в ширину и высоту). Фауна представлена ругозами, брахиоподами, двустворчатыми и головоногими моллюсками.
- 5) практически в центральной части восточного борта карьера, в местонахождении № 7 ($53^{\circ}39'4''$ с.ш., $56^{\circ}5'11''$ в.д.), на высотах 127-140 м (рис. 2-2, 2-3), обнажены желтовато-серые мадстоуны, мелкозернистые, разбитые разнонаправленными трещинами на блоки размерами от 1 до 10 метров. Фауна представлена члениками криноидей, брахиоподами, двустворчатыми моллюсками и неаммоидными цефалоподами. в северной части карьера, в местонахождении № 9 на высотной отметке 127 м ($53^{\circ}39'15''$ с.ш., $56^{\circ}4'54''$ в.д.) встречены светло-серые, с голубым отливом мадстоуны, массивные, плотные, мелкозернистые, с многочисленными кавернами, покрытыми микробиалитами. Порода пятнами ожелезнена и битуминизирована. В трещинах встречаются кристаллы гипса и серы. Наутилиды из семейства *Liroceratidae* образуют массовые скопления.

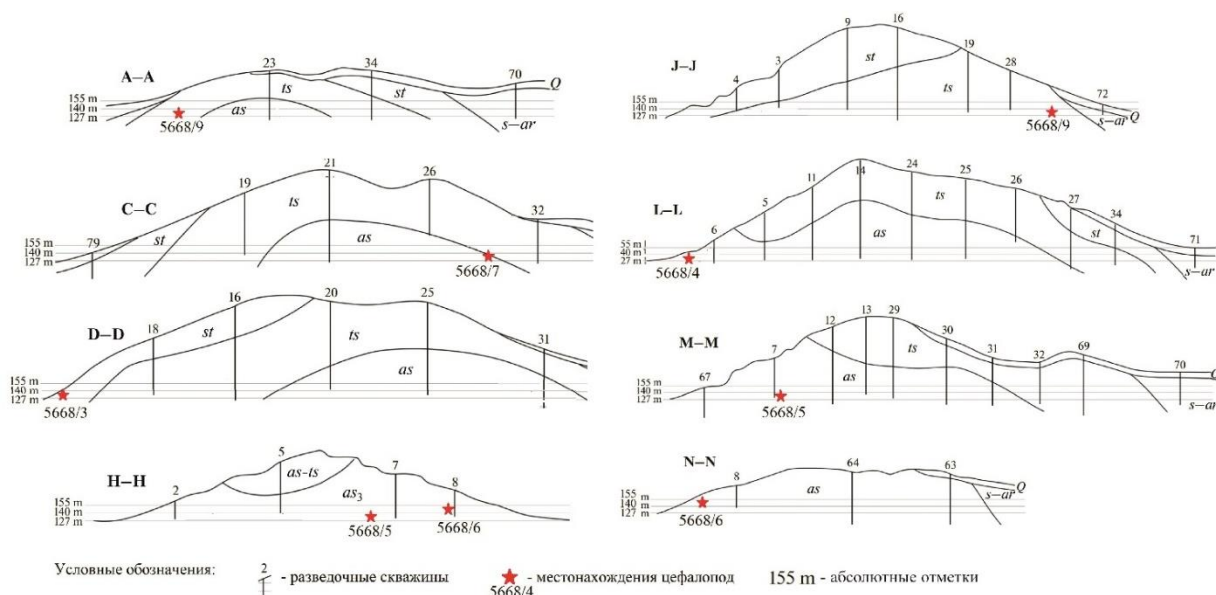


Рис. 2-3. Некоторые геологические профили через Шахтау по данным бурения 1960-х гг.

as — нерасчленённые рифовые известняки ассельского яруса; *as₃* — нерасчленённые рифовые известняки верхней части ассельского яруса; *as-ts* — нерасчленённые рифовые известняки ассельского яруса и тастубского горизонта сакмарского яруса; *ts* — рифовые

известняки тастубского горизонта сакмарского яруса; *st*—рифовые известняки стерлитамакского горизонта сакмарского яруса;; *s-ar* — сакмарские и артинские окремненные известняки; Q — четвертичные аллювиально-делювиальные отложения; (по Мазаев, 2019, с изменениями).

Верхнеартинские цефалоподы были собраны из трёх местонахождений. Местонахождение №1 (53°38'45" с.ш. 56°4'46" в.д.) до 2018 года располагалось на юго-востоке карьера, на высотах 127-140 м. В настоящий момент оно полностью уничтожено в результате разработки карьера. Породы в этом местонахождении были представлены желтовато-серыми и зеленоватыми запесоченными мергелями. В сборах из этой точки присутствуют многочисленные ортоцератоидеи и несколько экземпляров наутилид.

В местонахождениях цефалопод №2 (53°38'42" с.ш., 56°5'16" в.д.) и № 8 (53°38'42" с.ш., 56°5'18" в.д.) и №8, расположенных в юго-восточной части карьера, на высотах 140-155 м, отложения представлены тёмными, зеленовато-жёлтыми плитчатыми мергелями, с пятнами ожелезнения, легко разламывающимися на фрагменты неправильной формы. По трещинам развиты прожилки кальцита. Контакт с ассельско-сакмарскими мадстоунами отчётливый. Толща мергелей мощностью до 3 м формирует структуру облекания нижележащих рифовых отложений (рис. 2-4). В породе встречаются многочисленные раковины цефалопод, зачастую ассоциированные с древесными остатками. Сохранность ортоцератоидей из этого местонахождения хорошая, зачастую сохранились апикальные части раковин.

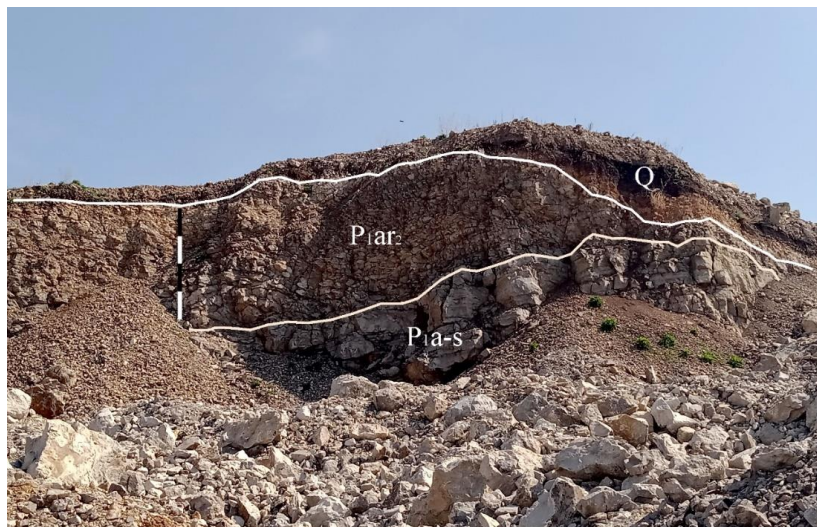


Рис. 2-4. Контакт верхнеартинских и ассельско-сакмарских отложений в юго-восточной части карьера Шахтау. Высота измерительной линейки – 4 м. Условные обозначения:

P_{1a-s} – ассельско-сакмарские известняки; P_{1ar_2} – верхнеартинские мергели; Q – четвертичные склоновые отложения – почва, суглинки и щебень.

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 местонахождений в карьере. Шесть из них относятся к ассельско-сакмарскому интервалу, связанному с рифовыми карбонатными фациями, а три – к верхнеартинскому, где цефалоподы обнаружены в фациях открытого морского бассейна с преобладанием терригенной составляющей.

ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЯ И ТЕРМИНОЛОГИЯ

Раковина пермских неаммоноидных цефалопод (рис. 3-1) представляет собой замкнутую с одного (апикального) конца и широко открытую на противоположной стороне (устье) равномерно расширяющуюся трубку. Раковина разделена 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.

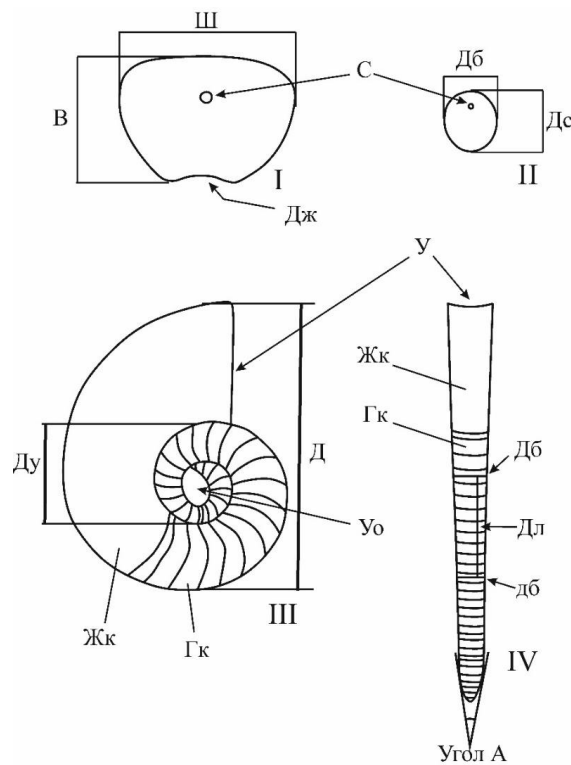


Рис. 3-1. Схема строения неаммоноидных цефалопод: I – поперечное сечение раковины Nautilida, вентральная сторона сверху; II – поперечное сечение раковины Pseudorthocerida, вентральная сторона сверху; III – строение раковины наutilus, вид сбоку; IV – строение раковины у псевдортоцерид. С – сифон; Дж – дорсальный желобок; Ш – ширина оборота; В – высота оборота; У – устье; Дб – большой боковой диаметр; дб – малый боковой диаметр; Дс – срединный диаметр; Дл – длина измеряемой части; Жк – жилая камера; Гк – газово-жидкостная камера; Уо – умбиликальное отверстие; Д – диаметр свернутой раковины; Ду – диаметр умбилики; Угол А – апикальный угол.

Морфологическое разнообразие пермских неаммоноидных цефалопод довольно велико. Среди них встречаются как прямые – очень медленно расширяющиеся (угол 3-10° у *Vacritida*, *Pseudorthocerida*), узкоконические, или ширококонические с довольно большим углом расширения (до 44° у *Dentoceras*); так и свёрнутые, 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 свёрнутой 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. 3-1), возникающее из-за неплотной свёрнутости первого оборота.

Важным признаком является положение сифона относительно вентральной стороны и его строение. Положение определяется отношением расстояния от вентральной стороны до центральной части сифона к высоте оборота. Сам сифон представляет собой тяж из соединительной ткани, по которому проходит сифонная артерия. В сохраняющихся частях его оболочки выделяют перегородочные трубки и соединительные кольца. Перегородочные трубки представляют собой части перегородок, прилегающие непосредственно к сифону, а соединительные кольца – это структуры, начинающиеся от перегородочной трубки и отогнутые на длину всей камеры фрагмокона назад. По строению этих элементов сифоны пермских неаммоноидных цефалопод относятся к одному из двух типов – ортохоанитовому или

циртохоанитовому. Ортохоанитовый сифон характеризуется прямыми или едва отогнутыми назад перегородочными трубками, соединительные кольца цилиндрические. Циртохоанитовый сифон имеет сильно отогнутые перегородочные трубки, соединительные кольца расширены внутри камер фрагмокона (Шиманский, 1962). Для описания формы сегментов сифона, образуемых соединительными кольцами, используются такие термины как: шнуровидные, чётковидные, чётковидно-конические, поперечно-эллиптические и проч. К сожалению, сохранность изученного материала не всегда позволяет установить особенности строения сифона из-за почти полной перекристаллизации внутренних структур.

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

На поверхности раковин развита разнообразная скульптура. Это лиры (тонкие продольные рёбрышки), струйки нарастания, бугорки, шипы, рёбра (поперечные и косые), кили (продольные рёбра, расположенные на вентральном крае и вентральной стороне) и продольные борозды (вогнутые зоны на сторонах раковины). Рёбра, бугорки и шипы зачастую отражаются и на внутреннем ядре. Описание изгибов струек нарастания на поверхности раковины позволяет установить форму устьевого края в том случае, если он не сохранился. Некоторые раковины не несут на себе скульптуры. У

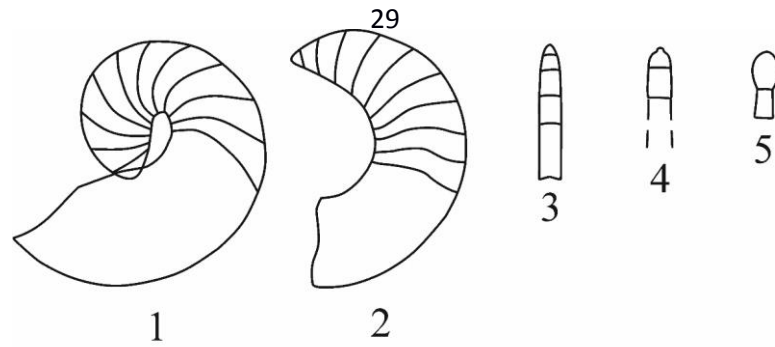


Рис. 3-2. Эмбриональные раковины неаммоноидных цефалопод Шахтау. Ориентировка раковин выполнена в предполагаемом прижизненном положении. 1 – наута *Shikhanonautilus siphonovernalis*; 2 – семинаута *Pseudotemnocheilus cosswae*; 3 – семинаута *Dolorthoceras stiliforme* (по Шиманскому, 1954 с изменениями)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

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 её можно изучить только при определённой 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. Ранее В.Н. Шиманский (1962) выделил типы перегородочных линий – ортоцерасовый, наutilusовый, рифеоцерасовый, клидонаutilusовый и атуриевый. Позднее к этим пяти типам Е.С. Соболев (1989) в своей монографии по триасовым наутилидам добавил ещё и сиберионаutilusовый тип. В настоящей работе мы решили отказаться от этих названий по двум причинам. Во-первых, названия типов происходят от названий конкретных родов, но один и тот же тип может встречаться как у родственных этому роду таксонов, так и у совершенно далёких по происхождению групп. Условно прямая, «ортоцерасовая» перегородочная линия бывает как у ортоцерид, так и у бактритид и даже свёрнутых лироцератид (Nautilida). Это создаёт дополнительную путаницу в терминологии. Во-вторых, как выяснилось при работе с материалом, существуют такие варианты перегородочных линий, которые сложно отнести к одному из этих типов. В «Основах палеонтологии» (Шиманский, 1962а) предлагалось применять к наутилидам буквенные формулы для описания перегородочной линии, аналогичные таковым у

аммоноидей. Однако эта практика не нашла признания среди специалистов, из-за сравнительной простоты перегородки у большинства наутилид. Учитывая всё вышесказанное, в главе с описаниями видов дана словесная характеристика элементов перегородочной линии – лопастей и сёдел, которая дополнена их графическим изображением.

За всю историю изучения неаммоноидных цефалопод, было сформулировано множество способов описания их раковин. Больше всего описательных терминов было предложено отечественными исследователями (Шиманский, 1954, 1962а; Руженцев, Шиманский, 1954; Журавлёва, 1974, 1978). Однако в отличие от родственной группы – аммоноидей, для наутилид каждый автор предлагал свою терминологию, не всегда указывая чёткие границы выделения того или иного параметра в виде соотношений размеров.

Например, Шиманский (1954) для описания общей формы раковины использовал такие термины, как: дискоидальная, толстодискоидальная, трапециевидная, эллипсоидальная и субсферическая. Позднее, в Основах палеонтологии (Шиманский, 1962), уже отсутствуют толстодискоидальная, «трапециевидная» и эллипсоидальная формы. Вместо них выделены линзовидная двояковыпуклая, линзовидная двояковогнутая и сферическая. Соболев (1989) к терминам Шиманского (1962а), характеризующим общую форму раковины, предложил добавить ещё несколько: толстодисковидная, вздутая дисковидная, дискоидальная. В последней системе в очередной раз возникает путаница в терминологии, когда есть дисковидная и дискоидальная формы раковин. Основным отличием между ними является ширина оборота и форма поперечного сечения. Дискоидальная раковина имеет уплощённую узкую вентральную сторону и сходящиеся к ней латеральные стороны. В этом случае она практически соответствует линзовидной двояковыпуклой с незакрытым умбиликом. Ни в одной из предложенных систем нет указаний на соответствие названий формы раковины и соотношения ширины оборота к диаметру раковины, при этом лишь частично учитывается форма их поперечного сечения. Указанные термины зачастую употребляются на интуитивном уровне.

Для характеристики степени инволютности Шиманский (1954) использовал термины широкоэволютная, эволютная, узкоэволютная, инволютная и полуинволютная раковина. Соболев (1989) и Барсков (Barskov et al., 2014), по-видимому, используют этот способ описания. Чёткие критерии для выделения указанных типов до сих пор не были предложены, и каждый автор трактовал их по-своему.

Ширина умбилика – единственный параметр, который был охарактеризован соотношением размеров раковины (D_u/D). При описании видов, Шиманский (1954) выделял: широкий (0.35-0.54), средних размеров (0.22-0.35) и небольшой (0.17-0.3) умбилик. Как можно видеть, последние два типа умбиликов перекрываются по соотношениям D_u/D . Соболев (1989) пересмотрел эту систему и увеличил дробность её подразделений. Согласно его способу описания, широкий умбилик соответствует 0.3-0.5 D_u/D , умеренно широкий - 0.24-0.3, умеренно узкий – 0.17-0.24, узкий – 0.8-0.17 и очень узкий – менее 0.8. Эти значения использовались для характеристики триасовых неаммоидных цефалопод, но они не охватывают всего диапазона размеров умбилика пермских наутилид и не очень удобны для использования.

В настоящий момент мы не можем принять ни одну из этих терминологических схем полностью. В настоящей работе для описания формы планоспиральной раковины и ширины умбилика была применена устоявшаяся система терминов, 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 ($D_u/D < 0.11$), узким ($D_u/D = 0.11 - 0.20$), умеренно узким ($D_u/D = 0.21 - 0.30$), средних размеров ($D_u/D = 0.31-0.40$), умеренно широким ($D_u/D = 0.41 - 0.50$), широким $D_u/D = 0.51-0.60$ и очень широким ($D_u/D > 0.60$) (Руженцев, Богословская, 1971). Инволютность раковины устанавливается по степени перекрытия предыдущих оборотов последним, а также по ширине умбилика. Для описания наутилид не применялись критерии, используемые для определения степени инволютности у аммоидей, по причине значительного различия в геометрии раковины. Раковина наутилид 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).

Раковина ортоцератодей и бактритоидей может быть прямой или согнутой. Другими важными характеристиками этих групп являются поперечное сечение – округлое, сжатое (дорсо-вентрально или латерально) и апикальный угол расширения раковины. Диаметр у прямых и согнутых раковин измеряется между

противоположными сторонами раковины – он бывает срединным (расстояние между вентральной и дорсальной стенками) и боковым (расстояние между латеральными стенками раковины). Апикальный угол устанавливается проведением прямых вдоль противоположных стенок раковины до места их схождения в одной точке. Он бывает срединным или боковым.

В таблицах измерений приняты сокращения, обычно используемые в литературе для описания наутилид и прямораковинных цефалопод (Шиманский, 1954; Руженцев, Шиманский, 1954):

Планоспиральная раковина

Д – диаметр свёрнутой раковины.

В – высота поперечного сечения оборота – расстояние от вентральной до дорсальной стороны.

Ш – ширина поперечного сечения оборота, расстояние между латеральными сторонами.

Ду – диаметр умбилика (или умбиликального отверстия на первом обороте). Измеряется через центр навивания раковины, от умбиликального края внешней части до умбиликального края внутренней части одного и того же оборота.

Прямая раковина

Дс – срединный диаметр – устанавливается измерением расстояния между вентральной и дорсальной сторонами. Большой диаметр (Дс) измеряется ближе к устью, малый (дс) – ближе к апикальному концу.

Дб (дб) – диаметр боковой – равен расстоянию между латеральными сторонами раковины.

Дл – длина измеряемой части – расстояние между местами измерения малого и большого диаметров.

К – число камер фрагмокона, приходящихся на величину Дс.

Угол А (с), (б) – апикальный угол расширения раковины: с – срединный, измеряется между вентральной и дорсальной сторонами, б – боковой, между латеральными сторонами.

ГЛАВА 4. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Коллекция, положенная в основу этой работы, собиралась с 2014 по 2023 гг. из девяти местонахождений в карьере Шахтау (рис. 2-2). Она состоит из двух частей: ассельско-сакмарские цефалоподы из биогермных и рифовых известняков и позднеартинские из мелководных шельфовых отложений. Сменяющие друг друга обстановки осадконакопления привели к формированию совершенно различных сообществ головоногих и типов их захоронения.

Для ассельско-сакмарских местонахождений (№№ 3, 4, 5, 6, 7, 9) характерно преобладание свёрнутых морфотипов, которые встречаются либо в виде массовых скоплений, либо в виде единичных экземпляров. Расположение раковин в породе хаотично. Прямораковинные цефалоподы в этих отложениях довольно редки. В верхнеартинских местонахождениях (№№ 1, 2, 8) численно преобладают ортоцератоидеи. В двух местонахождениях (№№ 1, 8) они имеют преимущественно ориентированное положение в скоплениях. Встречаемые совместно с ними наутилиды, как правило, лежат параллельно плоскостям напластования. Только в одном местонахождении (№ 2) цефалоподы расположены хаотично. Раковины артинских головоногих моллюсков часто ассоциированы с древесными остатками.

В местонахождениях №№ 7, 9 обнаружены массовые скопления ассельско-сакмарских наутилид. Причём, крупные блоки породы с наутилидами местонахождения № 9 (рис. 2-2) были подняты из обводнённой части на северо-востоке карьера. Важной особенностью этих скоплений является то, что практически все раковины принадлежат взрослым особям примерно одного размера (до 20 см в диаметре) и сепарированы по видам. В одном таком скоплении встречаются преимущественно представители *Shikhanonautilus siphonoventralis* Leonova et Shchedukhin, 2020, а в другом – исключительно *Foveroceras magnum* Leonova et Shchedukhin, 2023. Среди многочисленных *S. siphonoventralis* также были найдены два экземпляра *Mosquoceras planum* Leonova et Shchedukhin, 2020 сходного с шиханонаутиласами размера. Сохранность внутренних структур плохая, в них зачастую присутствует битум. Раковинное вещество с перегородками было растворено, в результате форма сохранилась только за счёт инкрустации корками кальцита. Фрагмокон не заполнен породой полностью и легко разламывается на многочисленные фрагменты. Большинство экземпляров в коллекции представлено только жилыми камерами, которые иногда сохраняются с устьевым краем. Это уникальное скопление лироцератид образует в породе линзу около двух метров в длину и трёх метров в

ширину, с максимальной мощностью до 40 см. На квадратный метр поверхности слоя может приходиться до 25 особей. Большинство раковин в слое лежит на боковых сторонах по поверхностям напластования, многие вдавлены одна в другую. Из этой точки собрано 111 раковин. Наутилиды *F. magnum* из местонахождения № 9 расположены не так плотно, и не всегда параллельно слоистости, на 1 м² может приходиться около 5 особей.

А.В. Мазаевым было высказано мнение, что подобные «кладбища» могут быть связаны с явлением семейпарности (моноцикличности), известным у современных цефалопод. В литературе описаны сходные скопления силурийских ортоцератоидей (Holland, 1986). В качестве возможного объяснения автор приводит в пример современных головоногих моллюсков, для которых характерна массовая гибель после нереста.

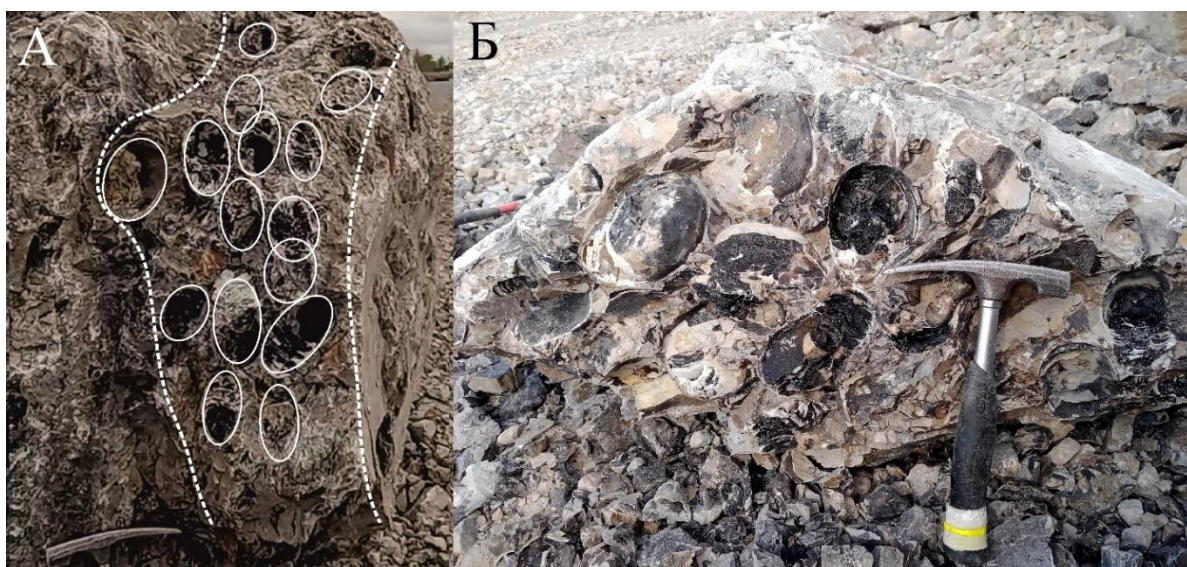


Рис. 4-1. Крупное скопление *Shikhanonautilus siphonoventralis* Leonova et Shchedukhin в местонахождении № 9: А – поперечное сечение слоя с раковинами, Б – поверхность слоя.

Скопление раковин другого вида – *Thyoceras involutum* Leonova et Shchedukhin, 2020 – обнаружено в местонахождении № 7 у восточного борта карьера, на высотных отметках 127-140 м (рис. 4-2). Раковины одного размера (до 12 см в диаметре), расположены в породе хаотично, у большинства сохранность плохая. Устьевые выросты в форме шипов, практически под прямым углом отходящие от плоскости симметрии раковины, обломаны. Фрагмокон раковин, которые удалось извлечь, был частично разрушен, по-видимому, ещё до захоронения. Отдельно от скопления была обнаружена раковина *Ctenobactrites costatus* Shimansky, 1951. Изучение работ по

бакритоидеям позволило установить, что этот экземпляр является самым крупным известным на данный момент представителем этого подкласса (51.8 срединный диаметр, 46.9 боковой диаметр). Раковина, как и в случае с наутилидами в этом местонахождении, была повреждена ещё до попадания в осадок. По-видимому, эти повреждения были получены в результате деятельности морских волн уже после смерти цефалопод, но до начала их фоссилизации. Причины образования таких «моновидовых» скоплений нуждаются в специальном изучении. Из этого местонахождения удалось собрать девять экземпляров *T. involutum* и фрагмент крупной раковины *S. costatus*.



Рис. 4-2. Скопление раковин *Thyoceras involutum* Leonova et Shchedukhin (выделены пунктиром) в местонахождении № 7.

Местонахождение № 5, расположенное на юго-западе карьера, характеризуется значительным количеством раковин брахиопод расположенных *in situ*. Головоногие встречаются маленькими группами по 4-5 раковин в полостях между скелетами мшанок и скоплениями брахиопод. Это местонахождение отличает исключительная сохранность некоторых раковин – с мельчайшими элементами орнаментации и целым устьевым краем. Порода и остатки раковин головоногих моллюсков пропитаны битумом. Включения битума и жидкой нефти характерны для каменноугольных и пермских отложений этого региона. По мнению Д.Л. Степанова (1941), строгая

стратиграфическая и фациальная приуроченность нефтепроявлений в Башкирии отсутствует. Скопления нефти в большинстве случаев связаны с образованием пористости в исходных отложениях в результате доломитизации. Это обстоятельство, а также результаты исследования геохимии указывают на нахождение нефти во вторичном залегании и её миграцию из более древних отложений (Степанов, 1941, стр. 93). Головоногие в местонахождении № 5 представлены исключительно наутилидами, среди них: *Pararhiphaeoceras parvum* Shchedukhin, 2022, *Eximioceras venustum* Shchedukhin, 2022, *Hemiliroceras artum* Shchedukhin et Leonova, 2020, *Pararhiphaeoceras* sp., *Liroceras* sp. Диаметр самых крупных экземпляров не превышает 65 мм. Всего из этого местонахождения собрано около 57 раковин.

В местонахождении № 3 на северо-западной оконечности карьера свёрнутые раковины наутилид расположены в породе в небольших скоплениях совместно с другими группами моллюсков. Находки прямораковинных цефалопод немногочисленны, они расположены в породе без какой-либо ориентировки. Согласно геологическим профилям, эти породы относятся к тастубскому горизонту сакмарского яруса. Неаммоидные цефалоподы здесь представлены двумя подклассами: Orthoceratoidea (*Kionoceras serenum*, *Uralorthoceras tzwetaevae*) и Nautiloidea (*Barskoceras mirum* Leonova et Shchedukhin, 2020 (отряд Oncocerida), *Pararhiphaeoceras tastubense* (Kruglov, 1928), *Domatoceras (Domatoceras) sterlitamakense* Leonova et Shchedukhin, 2020, *Liroceras* sp., *T. involutum*, *Temnocheilus* sp. (отряд Nautiloidea)). Сохранность цефалопод хорошая. Работу с материалом из этого местонахождения осложняет отсутствие заполнения в камерах фрагмокона, из-за чего раковины очень хрупкие и легко рассыпаются при препарировании. Размеры от 1 см до 8 см в диаметре. Среди всех головоногих преобладают свёрнутые формы, а среди свёрнутых – *Domatoceras*. Из местонахождения собрано 19 экземпляров.

В южной части карьера расположено местонахождение № 4. В нём раковины цефалопод встречаются спорадически и не образуют скоплений. Сохранность материала различная. У одних экземпляров присутствует раковинный слой, другие представлены исключительно ядрами. Большинство найденных экземпляров относится к наутилидам: *Alexoceras mazaevi* Leonova et Shchedukhin, 2020, *Temnocheilus* sp., *Pararhiphaeoceras* sp., *Sholakoceras formosum* Leonova et Shchedukhin, 2020, *Megaglossoceras barskovi* Leonova et Shchedukhin, 2020, *Leniceras ovale* Leonova et Shchedukhin, 2020, *Liroceras shakhtaunense* Leonova et Shchedukhin, 2020, *S. siphonoventralis*, *T. involutum*, *Domatoceras (Domatoceras) bashkiricum* Leonova et

Shchedukhin, 2020, *D. (D.) sterlitamakense*, *Shatoceras umbilicatum* Leonova et Shchedukhin, 2020, *Dentoceras magnum* Ruzhencev et Shimansky, 1954, *Stenopoceras (Leptodomatoceras) bashkiricum* Leonova et Shchedukhin, 2023. Некоторые раковины достигают 15 см в диаметре. Отдельно стоит отметить, что из этого же местонахождения происходят находки *Barskoceras mirum*, предположительно относящегося к онкоцеридам. Всего из местонахождения № 4 собрано не менее 25 экземпляров наутилоидей.

На высотной отметке 140-155 метров в южной части карьера находится точка № 6 с ассельско-сакмарскими цефалоподами. Наутилиды в этом местонахождении редко формируют скопления, обычно вместе встречается не более 2-3 раковин. Форма сохранности различна, но для большинства характерно отсутствие заполнения камер фрагмокона осадком. Из этого местонахождения происходят *F. magnum*, *Omorphoceras igori* Leonova et Shchedukhin, 2023, *Stenopoceras (Leptodomatoceras) bashkiricum* Leonova et Shchedukhin, 2023, *Liroceras* sp., *S. siphonoventralis*, *S. compressus* Shchedukhin, 2023, *Mosquoceras* sp. В диаметре самые крупные экземпляры могут достигать 20 см. Всего в этом местонахождении собрано 25 раковин.



Рис. 4-2. Поверхность слоя с однонаправленными раковинами Orthoceratoidea в местонахождении № 8.

Артинские отложения имеют ограниченное распространение и развиты в юго-восточной части карьера (№№ 2, 8). До 2020 года возле въезда в карьер, на юго-западе, на высотных отметках 125-140 м существовало ещё одно местонахождение (№ 1) с артинскими цефалоподами. В настоящий момент оно полностью уничтожено. В нём раковины головоногих моллюсков встречались в линзах вместе с большим количеством древесных остатков. Свёрнутые и прямораковинные цефалоподы захоронены вместе, часто раковины «телескопически» вдавлены друг в друга, маленькие раковины забиты в жилые камеры более крупных особей. В скоплениях прямые формы незначительно преобладают над свёрнутыми при сравнительно малом (около семи видов) таксономическом разнообразии. Сохранность материала удовлетворительная. Очень редко сохраняется раковинный слой, а целых раковин ортоцератоидей, тем более с эмбриональными частями, нет совсем. Можно предположить, что такие особенности захоронения как большое количество древесных остатков, повреждённые раковины, расположенные хаотично, связаны с переносом из более глубоководных частей моря в относительно неглубокие заливы или бухты артинского моря в сравнительной близости от берега в результате активной деятельности штормов.

В другом местонахождении, № 8, расположенном на высотах 140-155 мм (рис. 4-2), ортоцератоидеи в количественном отношении значительно преобладают над наутилидами. Находки наутилид единичны. Аммоноидеи редки, встречаются преимущественно в виде мельчайших эмбриональных раковин. Прямые раковины сконцентрированы в линзах, в которых расположены параллельно друг другу и имеют однонаправленную ориентировку. Аналогичные скопления были описаны Шиманским (1954) из верхнеартинских отложений горы Жильтау в Казахстане. По его мнению, такая особенность захоронения может указывать на деятельность придонных течений. Таким образом, формирование подобных линз могло выглядеть следующим образом: раковины погибших ортоцератоидей сносились волнами в понижения морского дна, где их ориентировка происходила за счёт проходящего по дну водного потока. Сохранность раковин в разных частях линзы отличается. Лучше сохранившиеся экземпляры обнаружены в центральной части, где зачастую можно обнаружить неповреждённые эмбриональные раковинки с микроскульптурой. В верхней и нижней частях линзы раковины перекристаллизованы или совсем растворены. Размер линзы – около 40 см в ширину, до одного метра в длину, мощность около 30 см.

Из наутилид в трёх артинских местонахождениях (№№ 1, 2, 8) описаны: *Metacoceras parartiense* Ruzhencev et Shimansky, 1954, *Metacoceras kruglovi* Ruzhencev et

Shimansky, 1954, *Pseudotemnocheilus kosswae* (Kruglov, 1928), *Pararhiphaeoceras aktastense* Ruzhencev et Shimansky, 1954, *Hemiliroceras artum* Shchedukhin et Leonova, 2020, *Condraoceras procerum* Shchedukhin et Leonova, 2020, *Neodomatoceras delicatum* Shchedukhin et Leonova, 2020, *Neothrincoceras* aff. *soshkinae* Ruzhencev et Shimansky, 1954, *Gzheloceras* sp, *Dentoceras latum* Ruzhencev et Shimansky, 1954, *D. magnum*. Из ортоцератоидей - *Uralorthoceras tzwetaevae* Shimansky, 1951, *Ur. verneuili* (Möller, 1862), *Dolorthoceras stiliforme* Shimansky, 1948, *Dolorthoceras siphocentrale* (Krotow, 1885), *Shikhanoceras sphaerophorum* Shimansky, 1954, *Bitauinioceras krotovi* Dewingthall, 1951, *Hemibactrites ellipsoidalis* Shimansky, 1954. Из этих местонахождений собрано 130 экземпляров цефалопод.

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 – с помощью электронного угломера и транспортира, как на самом материале, так и на перенесённых на бумагу очертаниях раковины.

Фотографирование образцов производилось на фотоаппарат Sony Alpha 7, объектив FE 2.8/50 MACRO. Раковины перед съёмкой напылялись с использованием порошка хлорида аммония (NH₄Cl). Полученные фотографии обрабатывались в программах Zerene Stacker, Photoshop и Gimp. Рисование лопастных линий производилось под микроскопом Motic, а в некоторых случаях по фотографиям ядра раковины с разных сторон и путём отрисовки в программе CorelDRAW 2019.

Таким образом, изученная коллекция собрана из девяти местонахождений в карьере Шахтау. Она включает 213 раковин наутилоидей, семь – ортоцератоидей и две раковины бактритоидей ассельско-сакмарского возраста и 62 раковины наутилоидей, 72 – ортоцератоидей и трёх – 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.

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 века. Система таксонов семейственного ранга и ниже в отрядах Nautilida, Bactritida и Orthocerida принята по В.Н. Шиманскому (1967; 1968).

Ниже приводятся описания всех видов, обнаруженных к настоящему моменту в Шахтау и описания родов, выделенных автором лично и в соавторстве.

ПОДКЛАСС NAUTILOIDEA

ОТРЯД NAUTILIDA AGASSIZ, 1848

ПОДОТРЯД RUTOCERINA HYATT, 1883

НАДСЕМЕЙСТВО TEMNOCHEILATOIDEA MOJSISOVICS, 1902

СЕМЕЙСТВО TEMNOCHEILIDAE MOJSISOVICS, 1902

Род *Temnocheilus* M'Coу, 1884*Temnocheilus* sp.

Табл. I, фиг. 1 а, б.

Temnocheilus sp.: Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1117, pl. 7, fig. 3.

Описание. *Форма.* Раковина субплатиконовая, эволютная. Вентральная сторона широкая, равномерно выпуклая, с уплощённой или слабовогнутой срединной зоной. Вентральный край резкий и острый. Он отделяет единую латерально-умбиликальную поверхность, наклонённую под углом около 45° внутрь, от вентральной стороны. Дорсальная сторона узкая, вогнутая.

Скульптура представлена бугорками, расположенными по вентральному краю раковины. Бугорки в плане имеют субпирамидальную форму с направленной в сторону умбилика более длинной гранью, формирующей на ранних оборотах подобие ребра. На величину, равную ширине оборота, приходится три бугорка.

Перегородки очень слабо вогнуты. На величину, равную ширине оборота, приходится около 4.5 камер.

Перегородочная линия (рис. 5-1). На вентральной стороне расположено широкое уплощённое седло, в вершине осложнённое широкой мелкой лопастью. Латеральная лопасть также очень широкая и очень мелкая, почти прямая, на умбиликальном перегибе образует узкое и относительно высокое седло. Дорсальная лопасть значительно глубже латеральной, с округленным основанием.

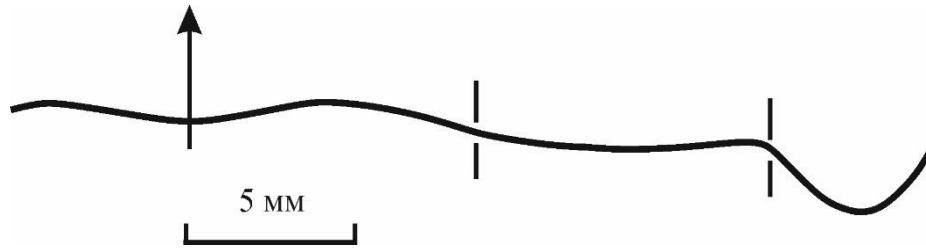


Рис. 5-1. Лопастная линия *Temnocheilus* sp. экз. ПИН № 5668/38.

Сифон не изучен, положение его не известно.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/38	36*	12.5	17.9	-	0.34	0.49	-	1.43

* - приблизительный диаметр раковины

Сравнение и замечания. Единственный экземпляр в коллекции представлен обломком второго оборота. По-видимому, он принадлежит новому виду. Но сохранность не позволяет корректно описать новый вид и провести полноценное сравнение. Принадлежность к роду *Temnocheilus* подтверждается, как формой раковины, так и строением перегородочной линии. Все ранее известные виды этого рода были найдены исключительно в каменноугольных отложениях, преимущественно в пенсильвании. Экземпляр, найденный в ассельско-сакмарских отложениях Шахтау, является первым пермским представителем *Temnocheilus*.

Распространение. Нижняя пермь. Пограничные ассельско-сакмарские отложения Шахтау, Башкортостан.

Материал. Один экземпляр из верхнеассельских-нижнесакмарских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

Род *Alexoceras* Leonova et Shchedukhin, 2020

Alexoceras: Leonova, Shchedukhin, 2020, p. 1115, pl. 7, fig. 1

Типовой вид – *Alexoceras mazaevi* Leonova et Shchedukhin, 2020 из верхнеассельских-нижнесакмарских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

Диагноз. Раковина субсфероконовая, крупная, эволютная, с крупным первым оборотом и большим умбиликальным отверстием (9-10 мм). Поперечное сечение близкое к октогональному, с явным преобладанием ширины над высотой. Умбилик средних размеров, глубокий, ступенчатый. Скульптура представлена продольными лирами и линиями нарастания. На втором обороте по вентральному краю расположены вытянутые бугорки. Перегородочная линия с широкой и неглубокой вентральной лопастью и слабо выраженной боковой.

Видовой состав. Типовой вид

Сравнение. От наиболее близкого *Temnocheilus* M'Coу отличается следующими признаками: более крупной раковиной с более широкой вентральной стороной, продольно, а не поперечно-вытянутыми бугорками, расположенными вдоль вентрального края и не переходящими на боковую сторону, а также хорошо выраженным умбиликальным перегибом. Кроме этого, отличается строением перегородочной линии, у *Temnocheilus* она почти прямая, а у нового рода с широкой вентральной лопастью и узким седлом на вентральном перегибе.

***Alexoceras mazaevi* Leonova et Shchedukhin, 2020**

Табл. I, фиг. 2 а-в.

Alexoceras mazaevi: Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1117, pl.7, fig. 1.

Голотип — ПИН № 5668/24; карьер Шахтау, Башкортостан; верхнеассельские отложения.

Описание. Форма. Раковина субсфероконовая ($Ш/Д=0.71$), крупная, эволютная, с резким преобладанием ширины над высотой ($Ш/В=1.76$). Первый оборот крупный, около 20 мм в диаметре, с умбиликальным отверстием в 9.3 мм. Поперечное сечение оборота у взрослой раковины нечетко октагональное, сжатое дорсо-вентрально. Максимальная ширина оборота наблюдается в области вентрального перегиба. Вентральная сторона широкая, уплощенная, ее средняя часть слегка вдавлена. Вентральный перегиб хорошо выражен, начиная со второго оборота. Боковые стороны неширокие, уплощенные, четко ограничены вентральным и умбиликальным перегибами. Умбиликальный перегиб тупоугольный, четкий. Умбиликальная стенка широкая, крутая, слегка наклонная. Умбилик средних размеров ($Ду/Д=0.34$), ступенчатый.

Скульптура представлена продольными лирами, особенно хорошо лиры видны на умбиликальном крае. Струйки нарастания на вентральной стороне образуют

небольшой синус. На вентральной стороне редкие лиры пересекаются со струйками нарастания. По вентральному краю с конца первой четверти второго оборота появляются продолговатые округленные бугорки, расположенные примерно через одну камеру друг от друга.

Перегородки слабоогнутые, камеры невысокие. На величину, равную ширине оборота, приходится около четырех камер.

Перегородочная линия (рис. 5-2). Вентральная лопасть очень широкая и неглубокая. На вентральном перегибе расположено несколько асимметричное, округленно - тупоугольное седло. Латеральная лопасть слабо развита, существенно мельче и уже вентральной. На умбиликальном перегибе находится неширокое, невысокое внутреннее седло с уплощённой вершиной. На умбиликальной стенке расположена очень мелкая широкая лопасть. Строение дорсальной части перегородочной линии не известно.



Рис. 5-2. Лопастная линия *Alexoceras mazaevi* Leonova et Shchedukhin, 2020, голотип ПИН № 5668/24.

Сифон не сохранился, его положение не известно.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/24	52.5	21.1	37.3	18.1	0.40	0.71	0.34	1.76
	20.9	9.7	16.9	9.3	0.46	0.80	0.44	1.74

Распространение. Нижняя пермь. Пограничные ассельско-сакмарские отложения Шахтау, Башкортостан.

Материал. Голотип.

Под *Gzheloceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954*Gzheloceras* sp.

Табл. II, фиг. 1, 2.

Gzheloceras sp.: Shchedukhin et Leonova, 2020, p. 1143, pl. 13, fig. 3, pl. 14, fig. 1.

Описание. *Форма*. Раковина весьма крупная, субплатиконовая, эволютная. Первый оборот небольшой, около 16-17 мм, состоит из 22 камер (экз. ПИН 5668/36). Умбилик средних размеров (Ду/Д=0.34-0.41), ступенчатый. Поперечное сечение оборота биангулярное или поперечно-эллиптическое. Вентральная сторона широкая, равномерно выпуклая. Вентральный край округленный, при этом хорошо выражен начиная со второго оборота и до конца третьего оборота. Боковая стенка равномерно выпуклая. Умбиликальный край плавно округлённый, нечетко выраженный. Умбиликальная стенка узкая, пологая. Дорсальная сторона, вероятно, узкая и слабовогнутая.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/34	131.9*	44.3	56.4*	55	0.33*	0.42*	0.41*	1.27*
	17.6	6.1	-	5,7	0.34	-	0.32	-
5668/36	16.3	6.7	-	5,6	0.41	-	0.34	-

* - приблизительный размер

Скульптура представлена тонкими поперечными струйками на первом полуобороте, они пересекают боковую сторону почти прямо, а на вентральной, по-видимому, образуют синус. Далее, со второй половины начального оборота появляются бугорки, расположенные по вентральному краю. Сначала бугорки округлой формы и умеренно выпуклые, начиная со второго оборота, от каждого бугорка на боковую сторону продолжается короткое выпуклое ребро. С возрастом ребра на боковой стороне становятся все грубее, на вентральной стороне они сглажены. Бугорки на вентральном крае заметны и на взрослых стадиях.

Перегородки равномерно вогнутые. Камеры невысокие, на втором обороте на ширину оборота приходится 3.5-4 камеры.

Перегородочная линия со слабо выраженными элементами. На изученном материале она сохранилась только на первом обороте. Вентральная лопасть очень

мелкая широкая. Внешнее седло невысокое, широко округлённое Лопасть на латеральной стороне слабо выраженная, широкая и неглубокая. Дорсальная часть лопастной линии не изучена.

Сифон не изучен.

З а м е ч а н и я. В нашей коллекции имеется два экземпляра, определенных как *Gzheloceras* sp. Один из них (экз. ПИН №5668/34) состоит из трех с половиной оборотов, представлен фрагментом и началом жилой камеры на четвертом обороте, его диаметр более 140 мм. Второй экземпляр – обломок раковины диаметром около 40 мм с неплохо сохранившимся начальным оборотом. По ряду признаков оба имеющихся в наличии экземпляра, несомненно, относятся к роду *Gzheloceras*. Авторами рода (Руженцев, Шиманский, 1954) было описано два артинских вида *Gzh. ellipsoidale* Ruzhencev et Shimansky или *Gzh. biangulare* Ruzhencev et Shimansky, оба – по юным экземплярам. Нами был изучен взрослый экземпляр в три с половиной оборота. Сравнение его с типовым материалом затруднено из-за большой разницы в их стадиях развития. От типового вида *Gzh. uralense* Ruzhencev et Shimansky они отличаются существенной разницей в относительной ширине оборота ($Ш/В=1.27$ против 1.51). Поскольку сохранность не позволяет изучить детали скульптуры, то отнести наши экземпляры к тому либо к другому виду (которые отличаются именно по этому признаку) не имеется возможности. До получения дополнительного материала мы описываем этот вид в открытой номенклатуре.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижняя пермь, артинский ярус Южного Урала

М а т е р и а л. Два экземпляра из верхнеартинских отложений карьера Шахтау

НАДСЕМЕЙСТВО TAINOCERATOIDEA HYATT, 1883

СЕМЕЙСТВО TAINOCERATIDAE HYATT, 1883

ПОДСЕМЕЙСТВО TAINOCERATINAE HYATT, 1883

Род *Metacoceras* Hyatt, 1884

***Metacoceras parartiense* Ruzhencev et Shimansky, 1954**

Табл. I, фиг. 3 а, б.

Metacoceras parartiense: Руженцев и Шиманский, 1954, с. 61, табл. V, фиг. 1-3; Shchedukhin et Leonova, 2020, p. 1138, pl. 12, fig. 4.

Г о л о т и п — ПИН № 626/105; правый берег р. Кураши; артинский ярус.

О п и с а н и е. *Форма.* Раковина субплатиконовая ($Ш/Д=0.48$), эволютная. Первый оборот крупный, диаметром от 20 до 22 мм. Умбиликальное отверстие относительно

большое, от 7.5 до 8.5 мм. У взрослых раковин на втором обороте поперечное сечение оборота трапециевидное или близкое к гексагональному. Вентральная сторона плоская, с заметной у некоторых особей вогнутой зоной посередине. Боковые стороны сильно уплощённые, вентральный и умбиликальный края чётко ограничивают их. Особенно хорошо это заметно при сохранившемся раковинном слое. Умбиликальная стенка широкая, расположена под углом в 50 - 70° к плоскости симметрии. Дорсальная сторона узкая, слабоогнутая. Умбилик средних размеров ($Dy/D=0.37$), ступенчатый. На последний (видимый) оборот приходится около 30 камер.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/46	55.1	24.4	26.2	20.3	0.44	0.48	0.37	1.07

Скульптура. На имеющемся образце раковинный слой не сохранился. На ядре наблюдаются крупные, сильно выпуклые, пирамидальной формы редкие бугорки, расположенные по вентральному краю. Они появляются, начиная со второй половины первого оборота. На латеральную сторону бугорки продолжают в виде коротких, затухающих ребрышек. Вершины бугорков расположены друг от друга на расстоянии 2 - 2.5 камер.

Перегородки равномерно вогнутые; на величину, равную ширине оборота приходится 3.5 - 4 камеры.

Перегородочная линия с широкой и глубокой, равномерно вогнутой вентральной лопастью. Внешнее седло асимметричное, в верхней части узко округлённое. Боковая лопасть широкая, равномерно вогнутая. Внутреннее седло широкое, асимметричное, с плоской вершиной, расположенной целиком на умбиликальной стенке. Дорсальная лопасть не сохранилась.

Сифон. На имеющемся материале сифон наблюдать не удалось.

Сравнение. С наиболее близким видом, *M. artiense* Kruglov, данный вид объединяет близкая форма поперечного сечения, характер скульптуры. Эти два вида заметно отличаются по глубине вентральной лопасти, которая у описанного вида заметно больше. По данным В.Н. Шиманского (Руженцев и Шиманский, 1954) наиболее явные отличия двух видов прослеживаются на эмбриональной части раковины: у *M. parartiense* первый оборот и умбиликальное отверстие несколько меньше, чем у *M. artiense*.

Распространение. Артинские отложения Южного Урала.

Материал. 18 экземпляров из артинских отложений карьера Шахтау, Стерлитамакского района Башкортостана.

***Metacoceras kruglovi* Ruzhencev et Shimansky, 1954**

Табл. I, фиг. 4 а-в.

Metacoceras kruglovi: Руженцев и Шиманский, 1954, стр. 63, табл. V, фиг. 4; Shchedukhin et Leonova, p. 1139, pl. 12, fig. 3.

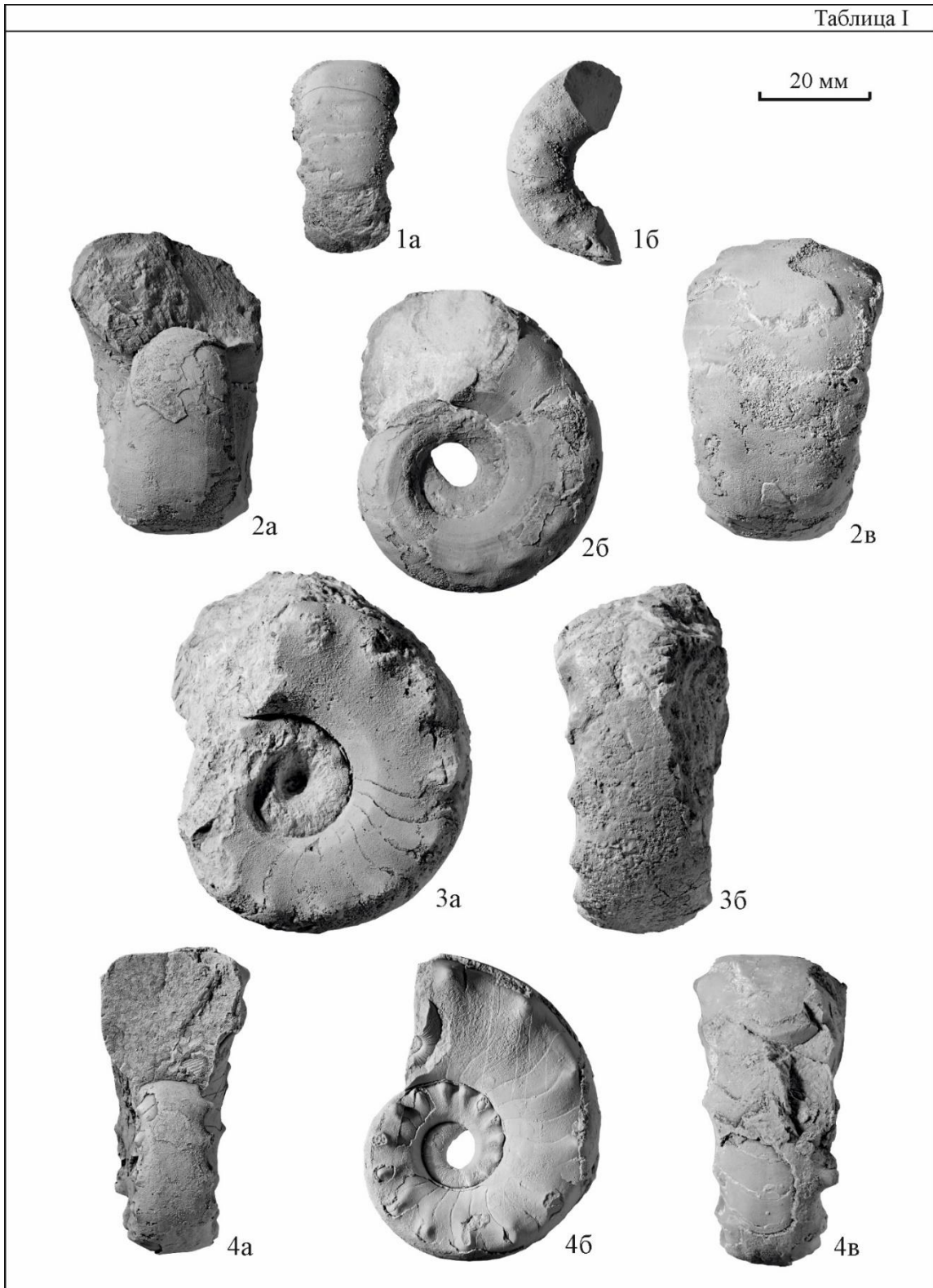
Г о л о т и п — ПИН № 626/55; правобережье р. Белгушки, в 1,5 км к северу от дер. Богословки; артинский ярус.

О п и с а н и е . *Форма*. Раковина крупная, субплатиконовая (Ш/Д=0.46), эволютная. Имеющийся в наличии образец около 60 мм диаметром представлен фрагментом без жилой камеры. Поперечное сечение трапециевидное, с более широкой вентральной стороной. Диаметр первого оборота 20-23 мм. Умбиликальное отверстие 8-9 мм. Вентральная сторона широкая, на взрослых оборотах слабоогнутая в центральной части. Боковые стороны уплощённые. Вентральный край отчетливый, умбиликальный – плавно округленный. Умбиликальная стенка довольно широкая, с плоскостью симметрии образует угол около 50°. Умбилик средних размеров (Ду/Д=0.37) ступенчатый. Дорсальная сторона неширокая, уплощённая.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/40	57.5	23.8	26.2	21.0	0.41	0.46	0.37	1.10
	40	14.8	16.8	15.2	0.37	0.42	0.38	1.14

Скульптура. На первом обороте представлена четкими поперечными струйками нарастания, с выраженным синусом на вентральной стороне. На втором обороте струйки становятся очень тонкими, едва заметными, а синус на вентральной стороне очень глубоким, языковидным. Начиная со второй половины первого оборота по



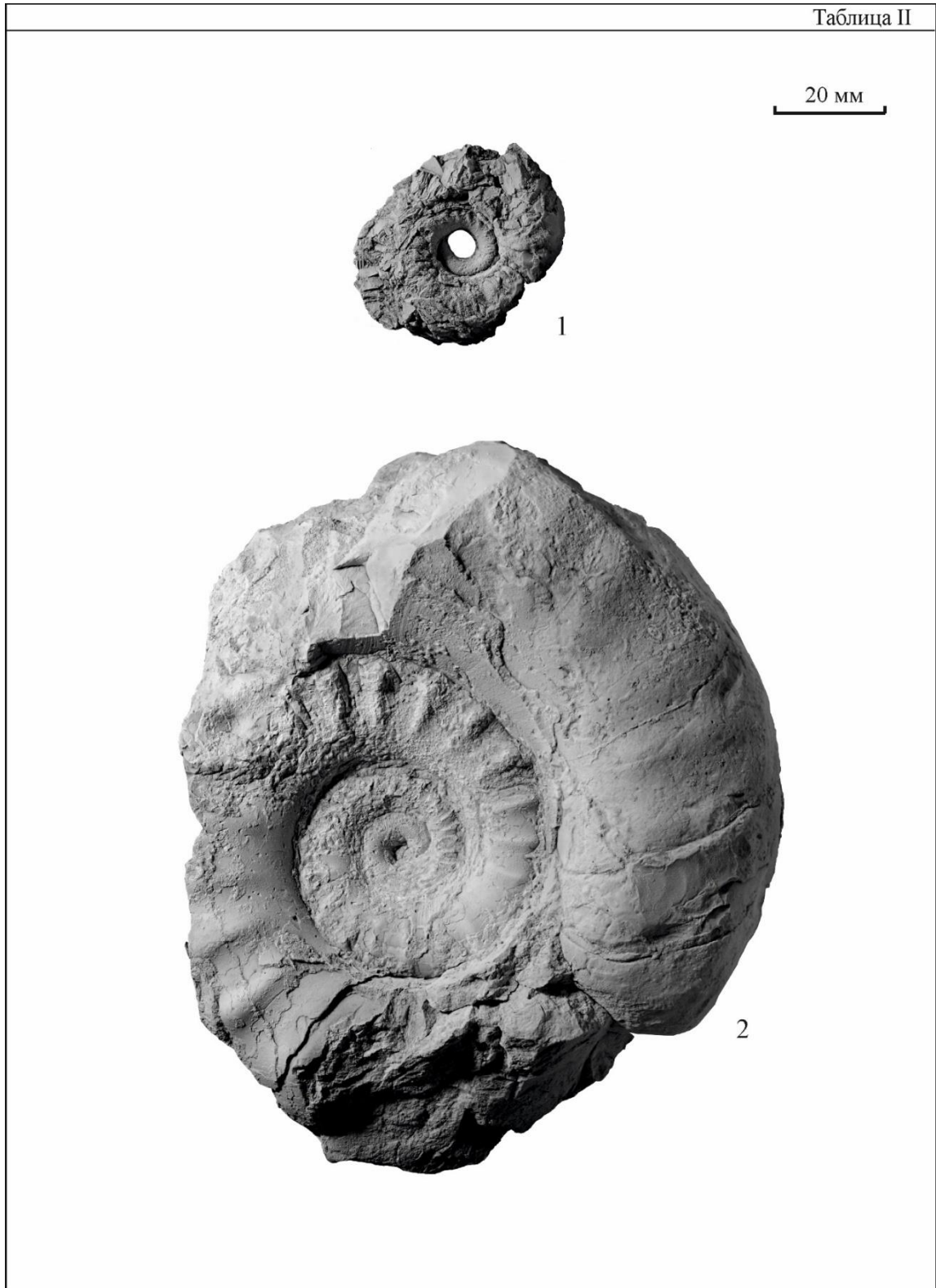
Объяснения к фототаблице I.

Фиг. 1 – *Temnocheilus* sp. экз. ПИН №5668/38: а – с вентральной стороны, б – сбоку. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

Фиг. 2 – *Alexoceras mazaevi* Leonova et Shchedukhin, 2020, голотип ПИН №5668/24: а – со стороны устья, б – сбоку, в – с вентральной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

Фиг. 3 – *Metacoceras parartiense* Ruzhencev et Shimansky, 1954, экз. ПИН № 5668/46: а – сбоку, б – с вентральной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.

Фиг. 4 – *Metacoceras kruglovi* Ruzhencev et Shimansky, 1954, экз. ПИН № 5668/40: а – со стороны устья, б – сбоку, в – с вентральной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.



Объяснения к фототаблице II.

Фиг. 1, 2 – *Gzheloceras* sp., **1** – экз. ПИН №5668/36, сбоку; **2** – экз. ПИН №5668/34, сбоку. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.

вентральному краю появляются сильно выпуклые, приостренные бугорки, от которых на боковые стороны продолжают невысокие радиальные складки. Со второй половины второго оборота бугорки становятся не столь выпуклыми и очень редкими – на три камеры фрагмокона приходится один бугорок. Складки, продолжающиеся на боковые стороны, образуют плавно волнистую поверхность и затухают на умбиликальной стенке.

Перегородки сильно вогнутые. Камеры низкие, на величину ширины оборота приходится 4.5-5 камер.

Перегородочная линия (рис. 5-3) с широкой и очень глубокой вентральной лопастью, в основании округлённой. Внешнее седло узко округлённое в верхней части. Боковая лопасть широкая и неглубокая, максимально вогнутая в центральной части. Внутреннее седло широкое. Его уплощённая вершина расположена на умбиликальной стенке. Дорсальная лопасть узкая и равномерно вогнутая.

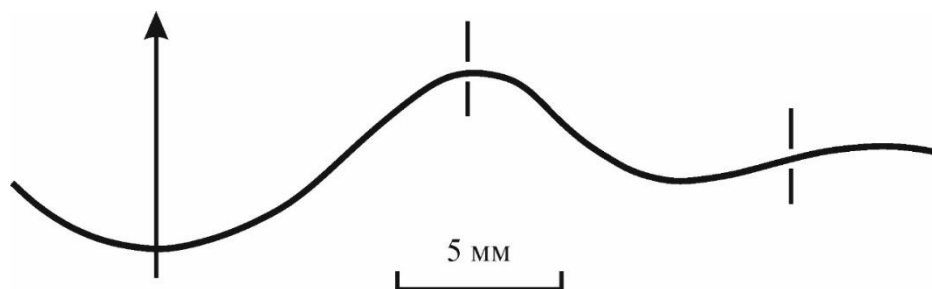


Рис. 5-3. Лопастная линия *Metacoceras kruglovi* Ruzhencev et Shimansky, 1954, экз. ПИН №5668/40.

Сифон смещён к вентральной стороне, расположен примерно на 0.35 - 0.38 высоты оборота от неё.

Сравнение. От наиболее близких видов, *M. artiense* Kruglov и *M. parartiense* Ruzhencev et Shimansky отличается более глубокой вентральной лопастью и очень выпуклыми, шипообразными бугорками. От *M. orthogonium* Ruzhencev et Shimansky отличается формой поперечного сечения со слегка выпуклыми латеральными сторонами и значительно меньшей шириной оборота при сходных размерах (Д=40, Ш=16.8, против Д=37, Ш=21.7), а также большим размером умбиликального отверстия. От *M. altilobatum* Ruzhencev et Shimansky и *M. subquadratum* Ruzhencev et Shimansky отличается трапецевидной формой поперечного сечения, у упомянутых видов оно субквадратное.

Распространение. Верхнеартинские отложения Южного Урала.

Материал. 20 экземпляров из верхней части артинского яруса карьера Шахтау, Стерлитамакского района Башкортостана.

Род *Pseudotemnocheilus* Ruzhencev et Shimansky, 1954*Pseudotemnocheilus kosswae* (Kruglov, 1928)

Табл. III, фиг. 1.

Temnocheilus posttuberculatus var. *kosswae*: Круглов, 1928, стр.119, табл. X, фиг. 1-9.

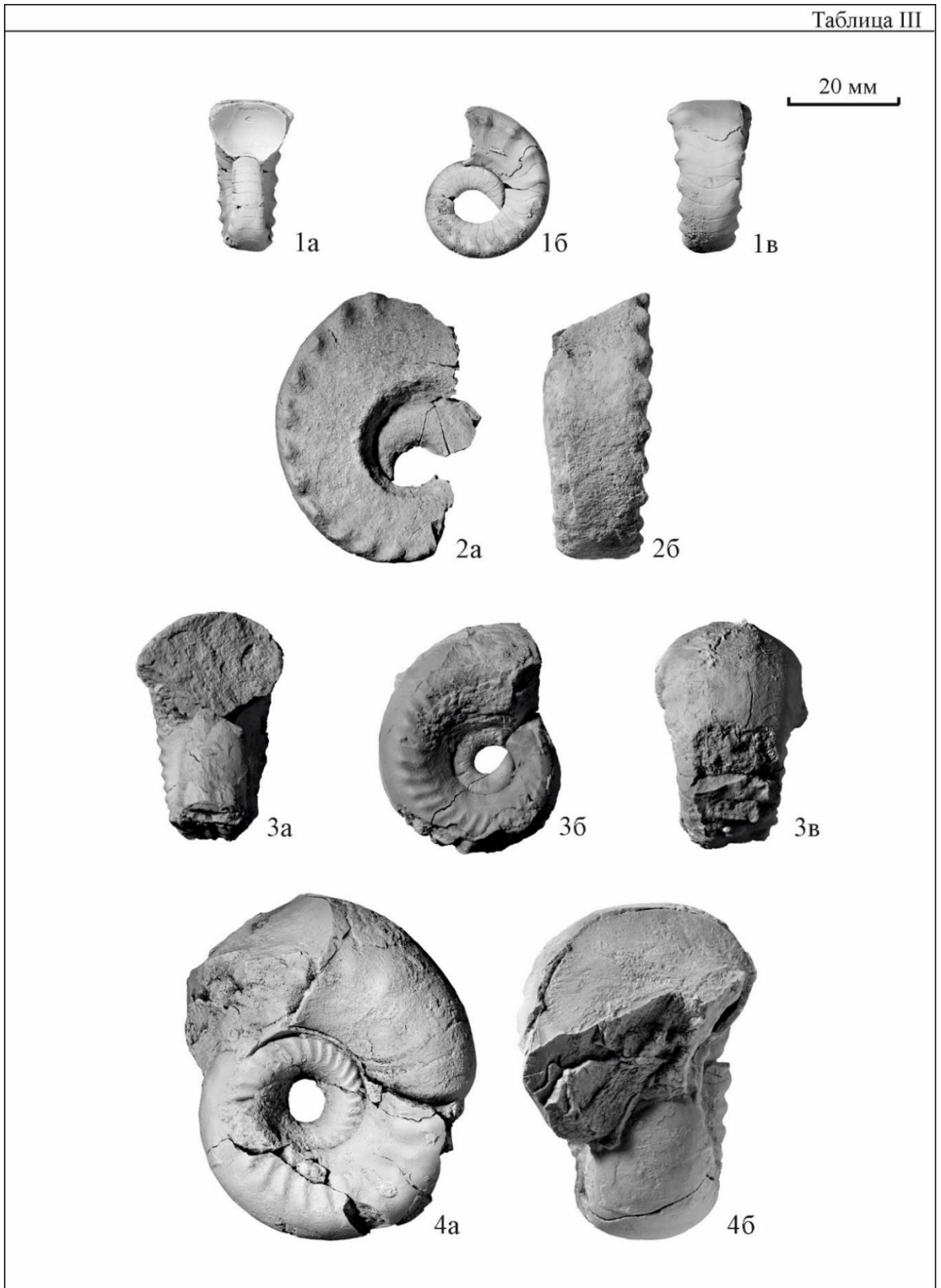
Temnocheilus posttuberculatus var. *waschkuricus*: Круглов, 1928, стр.119, табл. X, фиг. 1-9.

Pseudotemnocheilus kosswae: Руженцев и Шиманский, 1954, стр. 72, табл. VI, фиг. 6, табл. VII, фиг. 2; Shchedukhin et Leonova, 2020, p. 1139, pl. 12, fig. 1.

Г о л о т и п Круглова происходит из артинских отложений г. Халдинской на р. Косьве; место его хранения неизвестно.

О п и с а н и е. *Форма*. Раковина пахиконовая ($Ш/Д=0.54$), эволютная. Первый оборот крупный, состоит из 22-24 камер, диаметром около 20 мм. Умбиликальное отверстие 8 мм. До конца первой половины начального оборота поперечное сечение биангулярное, с сильно выпуклой дорсальной, уплощенной латеральной и слабо выпуклой, вентральной стороной. Вентральный край четкий. С начала второй половины оборота появляются бугорки, расположенные вдоль вентрального края, поперечное сечение становится субтрапециевидным. В начале второго оборота возникает дорсальный желобок, намечается умбиликальная стенка. Во взрослом состоянии поперечное сечение оборота округленно-трапециевидное. Вентральная сторона широкая, очень слабо выпуклая, почти плоская. Латеральные стороны средней ширины, слабо выпуклые, немного сходящиеся по направлению к умбилику. Умбиликальная стенка широкая, немного уже латеральной, отделена от неё умбиликальным перегибом и образует с плоскостью симметрии угол $50 - 60^\circ$. Дорсальная сторона узкая, слабо вогнутая. Умбилик умеренно широкий ($Ду/Д=0.46$), ступенчатый.

Скульптура на первой половине начального оборота представлена только поперечными струйками нарастания, формирующими на вентральной стороне синус. В ходе онтогенеза струйки становятся тоньше, на взрослом обороте на латеральных сторонах они направлены вперед, а на вентральной образуют глубокий языковидный синус. Начиная со второй половины начального оборота, появляются крупные приостренные бугорки, расположенные по вентральному краю. На втором обороте бугорки превращаются в шипы, имеющие округленно-трёхгранную форму. На боковой стороне шипы продолжают в короткие и широкие ребрышки, расположенные радиально. У молодых особей эти поперечные рёбра видны чётко, а с возрастом они



Объяснения к фототаблице III.

Фиг. 1 – *Pseudotemnocheilus kosswae* (Kruglov, 1928), экз. ПИН № 5668/48: а – со стороны устья, б – сбоку, в – с ventральной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.

Фиг.2 – *Mosquoceras planum* Leonova et Shchedukhin, 2020, голотип ПИН № 5668/30: а – сбоку, б – с вентральной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

Фиг. 3 – *Pararhiphaeoceras tastubense* (Kruglov, 1928), экз. ПИН № 5668/66: а – со стороны устья, б – сбоку, в – с вентральной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; нижнесакмарские отложения.

Фиг. 4 – *Pararhiphaeoceras aktastense* Ruzhencev et Shimansky, 1954, экз. ПИН № 5668/29: а – сбоку, б – со стороны устья. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.

сглаживаются.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/48	27.1	10.7	14.7	12.6	0.39	0.54	0.46	1.37
	18.3	7.4	10.3	7.3	0.40	0.56	0.40	1.39

Перегородки равномерно вогнуты. На величину, равную ширине оборота, приходится около 3.5-4 камеры.

Перегородочная линия (рис. 5-4). Вентральная лопасть широкая, глубокая, равномерно вогнутая. Внешнее седло узко округлённое, с вершиной на вентральном крае. Боковая лопасть неширокая, мелкая, слегка асимметричная. Внутреннее седло широкое, невысокое и тоже асимметричное. Дорсальная лопасть узкая, неглубокая, воронковидная.

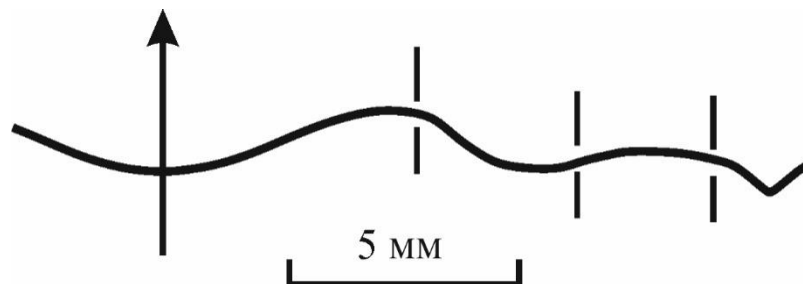


Рис. 5-4. Лопастная линия *Pseudotemnocheilus kosswae* (Kruglov, 1928), экз. ПИН №5668/48.

Сифон расположен на 0.35 - 0.36 высоты оборота от вентральной стороны.

Сравнение. От *Ps. posttuberculatum* (Kruglov) данный вид отличается меньшим размером умбиликального отверстия (7-8 мм против 10.5 мм), немного более широкой раковинной (Ш/Д=0.54-0.56 против 0.46-0.52) и более выраженной трапецевидной формой поперечного сечения.

Распространение. Артинские отложения Среднего и Южного Урала.
 Материал. Два экземпляра из верхнеартинских отложений карьера Шахтау.

СЕМЕЙСТВО MOSQUOCERATIDAE RUZHENCEV ET SHIMANSKY, 1954

Род *Mosquoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954

Mosquoceras planum Leonova et Shchedukhin, 2020

Табл. III, фиг. 2 а,б ; табл. IV, фиг. 1.

Mosquoceras planum: Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1120, pl. 7, fig. 4.

Голотип — ПИН № 5668/30; карьер Шахтау, Башкортостан; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения

Описание. *Форма*. Раковина субплатиконовая, очень крупная, эволютная. Первый оборот очень крупный, с диаметром около 30 мм. Умбиликальное отверстие размером около 9 мм. Поперечное сечение уже к середине первого оборота принимает латерально уплощённую, близкую к квадратной форму. На последнем, третьем, обороте поперечное сечение октогональное, с уплощёнными вентральной и латеральными сторонами. Вентральная сторона на первом обороте слабо выпуклая, на втором обороте широкая, плоская, очень слабо вогнутая в центральной части. Вентральный перегиб резкий, прямоугольный. боковые стороны плоские, слегка расходятся в районе умбиликального края. Умбиликальный перегиб четкий, умбиликальная стенка относительно широкая, наклоненная внутрь под углом к плоскости симметрии в 54°.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/30	48	19.1	20.6	19	0.39	0.42	0.39	1.07
	35.5	14.8	15.8	9	0.41	0.44	0.25	1.06

Скульптура на ядре представлена сильно выпуклыми бугорками, появляющимися не ранее второй половины начального оборота и расположенными строго по вентральному перегибу довольно часто (на половину второго оборота насчитывается не менее 13 бугорков). На вентральной стороне вдоль бугорков протягиваются слабо выраженные валиковидные вздутия, формирующие границы

20 мм



Объяснения к фототаблице IV.

Фиг. 1 – *Mosquoceras planum* Leonova et Shchedukhin, 2020, экз. ПИН №5668/225, сбоку. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.

вогнутой зоны, расположенной по центру этой стороны. С возрастом вентральные бугорки становятся более вытянутыми и сильнее приподнятыми, формируя грубые наклонные рёбра, своим краем достающие практически до середины латеральной стороны раковины. Начиная со второго оборота, в косом освещении становятся заметны мелкие и сглаженные бугорки на умбиликальном крае. Со второй половины второго оборота они становятся более вытянутыми, приобретают наклон, формируя второй ряд грубых рёбер. На последнем обороте умбиликальные рёбра выражены сильнее и расположены чаще, чем вентральные. На одно вентральное приходится два умбиликальных ребра. Два ряда рёбер разделены узкой, практически плоской зоной.

Перегородки вогнуты на полную высоту камеры фрагмокона. На ширину оборота приходится около четырёх камер.

Перегородочная линия с широкой вентральной лопастью. На вентролатеральном перегибе расположено широко-округлённое седло. Латеральная лопасть очень широкая, не глубокая. На умбиликальном перегибе лопасть переходит в узко-округлённое седло. На умбиликальной стороне линия практически прямая. Внутренняя часть не изучена.

Сифон не сохранился.

Сравнение и замечания. В.Н. Шиманский (1967) считал, что к роду *Mosquoceras* уверенно можно отнести всего четыре вида. От каменноугольного *M. tschernyschevi* (Tzwetaev, 1888) наш вид отличается более высокой и широкой раковиной (отношения В/Д=0.39 против 0.33 и Ш/Д=0.42 против 0.38). Следует отметить, что по числу бугорков, расположенных по вентральному перегибу, *M. planum* ближе к среднекаменноугольному *M. tschernyschevi*, чем к более молодым видам.

От пермских видов *M. simense* Ruzhencev et Shimansky и *M. jakowlewi* Ruzhencev et Shimansky отличается значительно большим числом бугорков вдоль вентрального перегиба (24-26 против 14-17) и меньшими относительными высотой и шириной (0.39 и 0.42 против 0.43-0.44 и 0.50 соответственно). От сакмарского вида *M. trigonotuberculatum* (Jakowlew) из Донецкого бассейна отличается числом и формой бугорков, треугольных у вида Яковлева.

Распространение. Нижняя пермь. Пограничные ассельско-сакмарские отложения Шахтау, Башкортостан.

Материал. Десять экземпляров из ассельско-сакмарских отложений карьера Шахтау.

СЕМЕЙСТВО RHIPHAEOCERATIDAE RUZHENCEV ET SHIMANSKY, 1954

Род *Pararhiphaeoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954*Pararhiphaeoceras tastubense* (Kruglov, 1928)

Табл. II, фиг. 4.

Temnocheilus multituberculatum Waagen var. *Tastubensis*: Круглов, 1928, стр.105, табл. VI, фиг. 2-7.

Pararhiphaeoceras tastubense: Руженцев и Шиманский, 1954, стр. 107, табл. X, фиг. 5.; Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1121, pl. 8, fig. 1.

Голотип происходит из известняков с. Тастубы на Уфимском плато, место хранения не известно.

Описание. *Форма.* Раковина пахиконовая, эволютная. Первый оборот небольшой, в диаметре достигает 18 мм. Умбиликальное отверстие около 6 мм. На начальных стадиях роста поперечное сечение оборота округлое, позднее становится широкоовальным, а к началу второго оборота – поперечно-эллиптическим, близким к трапециевидному с более широкой вентральной стороной. На втором обороте проявляется дорсальный желобок боковые стороны довольно узкие, сходящиеся внутрь под углом 60°. Умбиликальный край не выражен, боковые стенки без перегиба сливаются с умбиликальными. Вентральный край отчётливо виден, имеет узкоокруглённую форму. Умбилик средних размеров, воронкообразный.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/66	34.4	11.8	19.5	12.0	0.34	0.57	0.35	1.65

Скульптура представлена четкими поперечными струйками нарастания на первой половине начального оборота. На боковой стороне они почти прямые, слегка направлены вперед, на вентральной стороне образуют широкий и относительно глубокий синус. С возрастом, начиная со второй половины первого, оборота струйки замещаются четкими косыми поперечными рёбрами, расположенными на периферической части боковых сторон, у вентро-латерального перегиба. Рёбра короткие, слегка изогнутые в сторону устья, на вентральном крае заканчиваются мелкими, сильновыпуклыми бугорками. На вентральную сторону они не переходят. На одну камеру приходится 1 - 2 ребра. На последнем полуобороте количество рёбер достигает 15-16.

Перегородки слабо вогнутые. На взрослом обороте на величину, равную ширине оборота, приходится четыре камеры.

Перегородочная линия почти прямая. На взрослых стадиях на вентральной стороне наблюдается слабо выраженное широкое, уплощённое седло. Вблизи вентрального края расположена едва заметная зачаточная лопасть. Далее, ближе к умбилику находится также зачаточное седло. На умбиликальной стенке расположена небольшая широкая лопасть, отделённая от дорсальной – узким асимметричным седлом. Дорсальная лопасть глубокая, воронкообразная.

Сифон смещён к вентральной стороне, находится на расстоянии 0.37 высоты оборота от неё.

Сравнение. От артинского *P. aktastense* Ruzhencev et Shimansky описанный вид отличается большими размерами первого оборота, а также строением перегородочной линии: у *P. tastubense* отсутствует лопасть в вершине широкого седла на вентральной стороне. От артинского *P. incallidum* Ruzhencev et Shimansky отличается заметно большим диаметром первого оборота (18 мм против 14 мм).

Распространение. Нижняя пермь. Сакмарско-артинские отложения Южного Урала.

Материал. Пять экземпляров из нижнесакмарских отложений карьера Шахтау.

***Pararhiphaeoceras aktastense* Ruzhencev et Shimansky, 1954**

Табл. III, фиг. 4 а, б.

Pararhiphaeoceras aktastense: Руженцев и Шиманский, 1954, стр. 109, табл. X, фиг. 6; Shchedukhin et Leonova, 2020, p. 1136, pl. 12, fig. 2.

Голотип — ПИН № 626/13; левобережье р. Актасты, восточная гряда известняков; артинский ярус, актастинский горизонт.

Описание. *Форма*. Раковина пахиконовая, эволютная. Первый оборот маленький, с диаметром около 14 мм. Во взрослом состоянии сечение оборота поперечно-эллиптическое, близкое к шестиугольному, со значительным преобладанием ширины над высотой (Ш/В до 1.66). Вентральная сторона очень широкая, уплощённо-округлая. Умбиликальный край не выражен, вследствие чего узкие латеральные стороны сливаются с умбиликальной стенкой. Боковые стороны сходятся внутрь под углом около 55°. Умбилик широкий, воронкообразный. На последний оборот приходится 18 камер.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/29	56.8	18.9	31.5	19.7	0.34	0.55	0.35	1.66

Скульптура в виде тонких струек нарастания и резких коротких рёбрышек, косо направленных к устью, расположенных на латеральных сторонах. На втором обороте рёбра становятся грубыми, рельефными, они располагаются в зоне максимальной выпуклости боковой стороны. В процессе онтогенеза рёбра не ослабевают, а, наоборот, усиливаются. Ребра заканчиваются на вентральном перегибе утолщением в виде бугорка. Бугорки особенно хорошо заметны на ядре. На взрослом обороте на одну камеру фрагмокона приходится одно ребро.

Перегородки слабо вогнутые. На величину, равную ширине оборота, приходится четыре камеры.

Перегородочная линия (рис. 5-5). На вентральной стороне расположено очень широкое седло с небольшой лопастью в вершине. На латеральной стороне лопасть асимметричная, мелкая и широкая. Внутреннее седло узкое и также асимметричное. Дорсальную лопасть наблюдать не удалось.



Рис. 5-5. Лопастная линия *Pararhiphaeoceras aktastense* Ruzhencev et Shimansky, 1954, экз. ПИН №5668/29.

Сифон смещён к вентральной стороне, расположен так же, как и у других представителей рода, примерно на 0.4 высоты оборота от нее.

С р а в н е н и е. От наиболее близкого по размерам раковины, как в молодом, так и в взрослом состоянии артинского вида *P. incallidum* Ruzhencev et Shimansky отличается наличием широкой боковой лопасти, усилением с возрастом скульптуры из наклонных рёбер и наличием хорошо выраженного вентрального края. От сакмарско-артинского *P. tastubense* (Kruglov) отличается меньшими размерами первого оборота и присутствием лопасти в вершине вентрального седла.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Артинские отложения Южного Урала.

М а т е р и а л . Три экземпляра из верхнеартинских отложений карьера Шахтау.

***Pararhiphaeoceras parvum* Shchedukhin, 2022**

Табл. V, фиг. 1 а-в, фиг. 2.

Pararhiphaeoceras parvum: Щедухин, 2022, стр. 15, табл. III, фиг. 1, 2.

Г о л о т и п — ПИН № 5668/5-8; карьер Шахтау, Башкортостан;
верхнеассельские- нижнесакмарские отложения.

О п и с а н и е . *Форма*. Раковина эволютная, пахиконовая; состоит из 2.5-3 оборотов. Обороты возрастают заметно больше в ширину, чем в высоту (во взрослом состоянии Ш/В=1.66). Первый оборот маленький, диаметром 10.1 мм. Умбиликальное отверстие очень маленькое – 4.1-4.7 мм. Поперечное сечение в онтогенезе изменяется от округлого на протяжении первого оборота, до почковидного – с начала второго оборота и округло-октогонального во взрослом состоянии. Дорсальный желобок появляется с первой трети второго оборота. Вентральная сторона широко-округлённая. Вентро-латеральный край сглаженный. Боковые стороны немного уплощённые, сходятся к вентральной стороне. Умбиликальный перегиб отчётливый. Умбиликальная стенка слабовыпуклая, с плоскостью симметрии образует угол около 55°. Дорсальная сторона вогнута примерно на 1/5 высоты оборота. Умбилик среднего размера (Ду/Д=0.37), ступенчатый. У раковин с сохранившимся устьем на вентральной стороне расположен глубокий U-образный гипономический синус, равный примерно трети ширины всей вентральной стороны.

Размеры в мм и отношения

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/5-8	38.4	15.5	25.8	14.5	0.4	0.67	0.37	1.66
	10.1	3	7	4.1	0.29	0.69	0.4	2.3
5668/5-9	38.8	15	22.5	15	0.38	0.58	0.38	1.5
	10.7	3.2	5.7	4.7	0.29	0.53	0.43	1.78
5668/5-10	40.5	15.3	25.4	18	0.37	0.62	0.44	1.66

	11	2.7	5.3	4.7	0.24	0.48	0.42	1.96
5668/5-11	46.1	11.5	18.5	16.9	0.24	0.4	0.36	1.6
	10	3.1	5.9	4.3	0.31	0.59	0.43	1.9

Скульптура на первом полуобороте представлена тонкими прямыми струйками нарастания. С третьей четверти первого оборота на вентральной стороне возникают овальные бугорки, которые быстро сменяются наклонными рёбрышками. С возрастом рёбра становятся ещё более отчётливыми и немного изогнутыми по направлению от устья, лишь ближе к началу третьего оборота они слегка сглаживаются. На одну камеру приходится одно-два ребра. На последнем видимом обороте наблюдается 24 ребра.

Перегородки вогнуты примерно на высоту 1.5 камер фрагмокона. На вторую половину последнего видимого оборота приходится около 12 камер. На величину, равную ширине оборота, приходится 4 камеры.

Перегородочная линия (рис. 5-6) слабо расчленённая. На вентральной стороне расположено очень широкое, слабо выраженное седло, которое на латеральной и убиликальной стороне переходит в практически такую же широкую лопасть. Внутреннее седло узкое. Дорсальная лопасть V-образная, угол между её боковыми сторонами от 85 до 95°.

Сифон смещён от центра к вентральной стороне на величину 0.4 высоты оборота от неё.



Рис. 5-6. Лопастная линия *Pararhiphaeoceras parvum* Shchedukhin, 2022, голотип ПИН №5668/5-9.

Сравнение и замечания. От всех других видов этого рода отличается значительно меньшим размером первого оборота (10.1 против 14-18 мм). По внешнему облику и очертаниям перегородочной линии *P. parvum* напоминает

Pararhiphaeoceras tastubense Ruzhencev et Shimansky, 1954. Но между этими видами имеются и существенные отличия: высота камер у *P. parvum* меньше (на ширину оборота приходится 3.5-4 камеры против 2-2.5 камер у *P. tastubense*), а дорсальная лопасть у *P. tastubense* более глубокая. Различается и характер скульптуры: у последнего рёбра на раковине имеют заметно больший наклон, чем у *P. parvum*. От *P. aktastense* Ruzhencev et Shimansky, 1954 отличается формой поперечного сечения с менее выраженным вентро-латеральным краем и более отчётливым умбиликальным перегибом. Наиболее близок к новому виду *P. incallidum* Ruzhencev et Shimansky, 1954 из артинских отложений Казахстана. Сходство проявляется в близких отношениях В/Д, Ш/Д, Ду/Д, а также положении сифона. Тем не менее, оба вида чётко различаются между собой: для *P. parvum* характерна менее расчленённая внешняя часть перегородочной линии – в ней вентральное седло выражено слабее и не осложнено лопастью в вершине, а боковая лопасть почти не выражена. Кроме этого, у *P. incallidum* форма поперечного сечения со значительным преобладанием ширины над высотой (Ш/В=1.6 вместо Ш/В=1.39 у нового вида). От позднепермского – *P. probum* Shimansky, 1979 – отличается положением сифона, смещённым к вентральной стороне и формой рёбер на латеральных сторонах, которые на начальных оборотах не осложнены бугорком на вентральном крае.

Распространение. Нижняя пермь; пограничные ассельско-сакмарские отложения, Башкортостан, Шахтау.

Материал. Десять экземпляров из верхнеассельских-нижнесакмарских известняков карьера Шахтау, Башкортостан.

***Pararhiphaeoceras* sp.**

Табл. V, фиг. 4 а, б.

Pararhiphaeoceras sp.: Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1121, pl. 7, fig. 2.

Описание. *Форма.* Раковина пахиконовая, эволютная, очень быстро возрастающая в ширину и немного медленнее в высоту. Первый оборот крупный, в диаметре около 20 мм. Умбиликальное отверстие примерно 6.5 мм. Поперечное сечение начального оборота эллипсоидальное, далее становится почковидным. Умбилик средних размеров (Ду/Д=0.31), ступенчатый. Вентральная сторона очень широкая, равномерно умеренно выпуклая, от латеральной отделена отчётливым округленным вентральным перегибом. На первом и начале второго оборота латеральная и умбиликальная сторона образуют единую плавно-выпуклую поверхность. На взрослых стадиях эти стороны также почти не делимы, их

поверхность становится более уплощенной, сходящейся к плоскости симметрии под углом в 64° . Дорсальная сторона слабоогнутая.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Ш	В	Д	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5888/25	35.4	21.3	52.1	16.4	0.40	0.67	0.31	1.66

Размеры взрослой особи приблизительные.

Скульптура. На первой половине первого оборота скульптура не сохранилась. Начиная со второй половины первого оборота она представлена косо направленными вперед резкими ребрышками на латерально-умбиликальной поверхности. На ядре эти ребрышки почти незаметны. На втором обороте вдоль вентрального перегиба появляются низкие овальные бугорки, продолжающиеся на боковые стороны в виде грубых ребрышек. На взрослых стадиях ребрышки становятся более редкими и слабо выпуклыми.

Перегородки. слабо вогнутые. Камеры низкие, на величину, равную ширине оборота, приходится 4.5 камеры.

Перегородочная линия (рис. 5-7). На вентральной стороне расположено широкое седло, на взрослых стадиях осложненное в вершине мелкой лопастью, небольшими лопастями на боковых частях вентральной стороны, чуть заметным седлом на вентральном перегибе и очень широкой и неглубокой лопастью на латерально-умбиликальной поверхности. Дорсальный участок перегородочной линии исследовать не удалось.

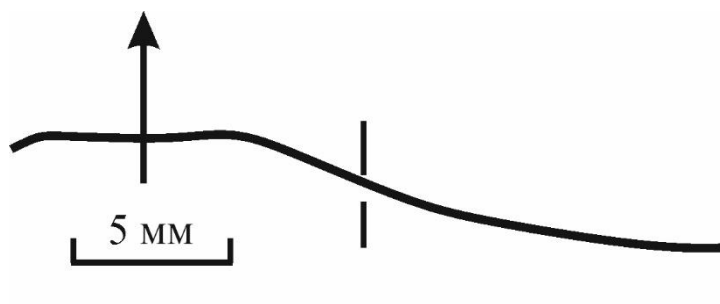


Рис. 5-7. Лопастная линия *Pararhiphaeoceras* sp. экз. ПИН №5668/25.

Сифон не сохранился.

Сравнение. От вышеописанного *Pararhiphaeoceras tastubense* из тех же отложений отличается, в первую очередь, заметно большей шириной оборота

(Ш/Д=0.67 против 0.57 при близких размерах раковины). Кроме этого, отличается менее резкими ребрышками на вентральной стороне и менее выпуклыми бугорками по вентральному перегибу, а также деталями строения перегородочной линии: в вершине вентрального седла намечается очень мелкая вентральная лопасть.

Материал. Один экземпляр из верхнеассельских-нижнесакмарских отложений карьера Шахтау, Башкортостан (экз. ПИН № 5668/25).

Под *Sholakoceras Ruzhencev et Shimansky, 1954*
Sholakoceras formosum Leonova et Shchedukhin, 2020

Табл. V, фиг. 3 а-в.

Sholakoceras formosum: Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1122, pl. 8, fig. 1.

Г о л о т и п — ПИН № 5668/32; карьер Шахтау, Башкортостан; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

О п и с а н и е. *Форма*. Раковина субплатиконовая, эволютная. Первый оборот небольшой, в диаметре достигает 15.5-16 мм. Умбиликальное отверстие размером около 6 мм. Поперечное сечение первой половины начального оборота округлое, далее, начиная со второй половины оборота, вентральная сторона слегка уплощается, и по её краям образуются очень мелкие бороздки, ограниченные едва заметными продольными лирами. С начала второго оборота лиры и бороздки практически исчезают. Проявляется дорсальный желобок, происходит формирование умбиликальной стенки, латеральные стороны уплощаются. На взрослых раковинах поперечное сечение оборота становится круглым, высота почти равняется его ширине. Вентральная сторона неширокая, равномерно выпуклая. Боковые стороны, почти равные по ширине вентральной, слабо выпуклые. Вентральный перегиб плавный, практически не выражен. Умбиликальный край угловато-круглённый. Умбиликальная стенка узкая, слабо выпуклая, образует с плоскостью симметрии угол около 70°. Дорсальная сторона узкая и слабо вогнутая. Умбилик средних размеров (Ду/Д=0.40).

Р а з м е р ы в м м и о т н о ш е н и я :

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/32	23.5	9.7	9.5	9.1	0.41	0.40	0.39	0.98
	16.0	5.9	6.3	7.0	0.37	0.39	0.44	1.07

Скульптура. Не сохранилась

Перегородки слабо вогнутые; на ширину второго оборота приходится три камеры.

Перегородочная линия (рис. 5-8). Вентральное седло широкое, со слабо выраженной лопастью в вершине. Латеральная лопасть широкая, неглубокая, асимметричная. Внутреннее седло асимметричное, довольно широкое, невысокое, за ним следует довольно глубокая дорсальная лопасть с округленным основанием.

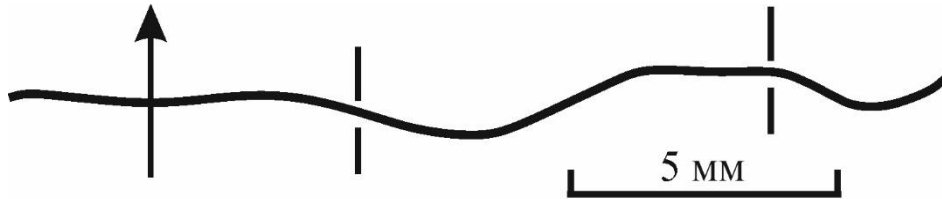


Рис. 5-8. Лопастная линия *Sholakoceras formosum* Leonova et Shchedukhin, 2020, голотип ПИН №5668/32.

Сифон смещён к вентральной стороне, находится от нее на расстоянии в 0.25 высоты оборота.

Сравнение. *S. formosum* близок ко всем трем видам, описанным В.Н. Шиманским (Руженцев, Шиманский, 1954) по размерам и строению начального оборота, а также по общему характеру перегородочной линии. От наиболее близкого *Sh. privum* Ruzhencev et Shimansky из нижнеартинского подъяруса отличается более выпуклой вентральной стороной, соотношением Ш/В (0.98 против 1.11) при близких размерах раковины, меньшей высотой камер (три против полутора) и немного большей величиной умбиликального отверстия. От двух других видов из тастубского горизонта сакмарского яруса *Sh. bisulcatum* Ruzhencev et Shimansky и *Sh. transforme* Ruzhencev et Shimansky отличается, в первую очередь, отсутствием на ядре скульптуры из поперечных рёбер на латеральных сторонах и особенностями строения лопастной линии: более глубокой боковой лопастью. Кроме этого, важным отличием является форма поперечного сечения, у *Sh. formosum* оно круглое, в то время как у указанных видов сечение оборота вытянуто в поперечном направлении.

Распространение. Нижняя пермь. Пограничные ассельско-сакмарские отложения Шахтау.

Материал. Два экземпляра из верхнеассельских-нижнесакмарских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

Eximioceras: Щедухин, 2022, стр. 17.

Типовой вид – *Eximioceras venustum* gen. et sp. nov. из верхнеассельских-нижнесакмарских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

Диагноз. Раковина эволютная, субплатиконовая. Первый оборот небольшой, около 15 мм. Умбиликальное отверстие средних размеров (6 мм). Поперечное сечение во взрослом состоянии гексагональное, с небольшим преобладанием ширины над высотой. Умбилик широкий, ступенчатый. Скульптура представлена слабоизогнутыми рёбрышками на латеральных сторонах. Каждое из них имеет утолщения на краевых частях. Край рёбрышка, расположенный на умбиликальном перегибе, имеет на своём конце приподнятое серповидное утолщение. Другой край ребра, расположенный ближе к вентро-латеральному перегибу, оканчивается округлым бугорком. Перегородочная линия извилистая, с очень широким вентральным седлом, широкой латеральной лопастью и узким умбиликальным седлом. Дорсальная лопасть V-образная, широкая и глубокая. Угол между сторонами дорсальной лопасти составляет от 90 до 105°.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От других родов этого семейства отличается гексагональной формой поперечного сечения и характерной скульптурой в виде слегка наклонных, изогнутых рёбрышек, с асимметричными утолщениями на краевых частях.

***Eximioceras venustum* Shchedukhin, 2022**

Табл. V, фиг. 5 а-в, фиг. 6.

Eximioceras venustum: Щедухин, 2022, с. 5, табл. 3, фиг. 3, 4.

Голотип — ПИН № 5668/127; карьер Шахтау, Башкортостан; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

Описание. *Форма*. (табл. I, фиг. 3, фиг. 4 а-в). Раковина эволютная, субплатиконовая. Во взрослом состоянии состоит из 2.5-3 оборотов. Обороты возрастают в ширину немного больше, чем в высоту (Ш/В=1.3). Первый оборот небольшой, в диаметре достигает 15 мм. Умбиликальное отверстие около 6.5 мм. Поперечное сечение на протяжении первого полуоборота округлое. С третьей четверти первого оборота начинают обособляться вентральный и умбиликальный края, поперечное сечение становится близким к овальному. Дорсальный желобок возникает со второй половины первого оборота, а поперечное сечение становится гексагональным. Вентральная сторона выпуклая, слегка уплощённая, на ней

расположен широкий и глубокий U-образный гипономический синус. Вентральный край скруглённый, но отчётливый. Боковые стороны слабовыпуклые. Умбиликальный перегиб резкий, узко-округлённый. Умбиликальная стенка слабовогнутая, с плоскостью симметрии образует угол около 50°. Дорсальная стенка вогнута чуть больше, чем на одну шестую высоты оборота. Умбилик средних размеров ($D_u/D=0.35-0.39$), ступенчатый.

Размеры в мм и отношения

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Д _у	В/Д	Ш/Д	Д _у /Д	Ш/В
5668/5-1	43.5	17.4	22.5	18.2	0.4	0.51	0.41	1.29
	15.7	5.8	8	6.6	0.36	0.5	0.42	1.37
5668/5-2	35	14.3	17.7	14.6	0.4	0.5	0.41	1.24
5668/5-3	47.5	19	24.7	16.9	0.4	0.52	0.35	1.3
	14.4	4.2	7.2	6	0.29	0.5	0.41	1.71
5668/5-4	45.2	18.3	22.7	19.9	0.4	0.5	0.44	1.24
	15.2	5.2	8.4	5.3	0.34	0.55	0.34	1.61
5668/5-5	39.1	16.5	18.4	13.6	0.42	0.47	0.34	1.11
	14.3	4.9	8	5.8	0.34	0.55	0.4	1.6
5668/5-6	32.7	13.2	14.7	14.2	0.4	0.44	0.43	1.11

Скульптура. Поверхность раковины покрыта тонкими струйками нарастания. На первом полуобороте струйки слегка наклонены назад. Со второй половины первого оборота характер струйчатости изменяется. На вентральной стороне струйки формируют широкий и глубокий синус, переходящий в широко-округлённый изгиб вперёд на вентро-латеральном крае. На умбиликальном крае расположен узко-

округлённый синус. На умбиликальной стенке струйки образуют небольшой изгиб вперёд.

Со второй половины первого оборота на латеральных сторонах появляются отчётливые наклонные рёбрышки. С первой половины второго оборота рёбрышки становятся более отчётливыми, с характерными асимметричными бугорками на краях. Край рёбрышка, приближенный к вентро-латеральному перегибу, оканчивается округлым бугорком, приподнятым над поверхностью ребра и слегка скошенным по направлению к устью. На другой оконечности ребра, на умбиликальном перегибе, бугорок имеет серповидную форму и выражен ещё сильнее. На одну камеру приходится одно ребро. С возрастом рёбрышки становятся более сглаженными. На последнем обороте насчитывается 28 рёбер.

Перегородки вогнуты примерно на 1.5-2 камеры. Камеры низкие. На ширину поперечного сечения приходится около четырёх камер. На вторую половину последнего видимого оборота приходится 14 камер.

Перегородочная линия (рис. 5-9) слабоизвилистая. Широкое вентральное седло разделено неглубокой лопастью. Латеральная лопасть широкая. На умбиликальной поверхности перегородочная линия практически прямая. Дорсальная лопасть V-образная, глубокая, угол между её боковыми сторонами около 90-105°.

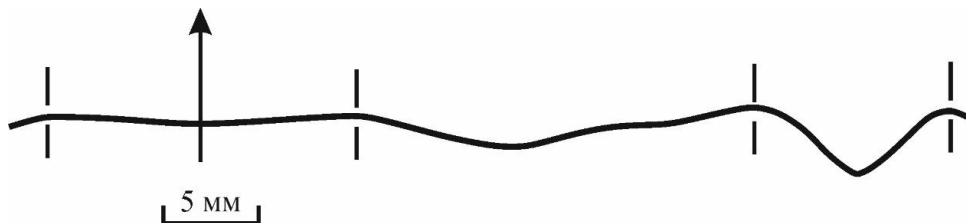
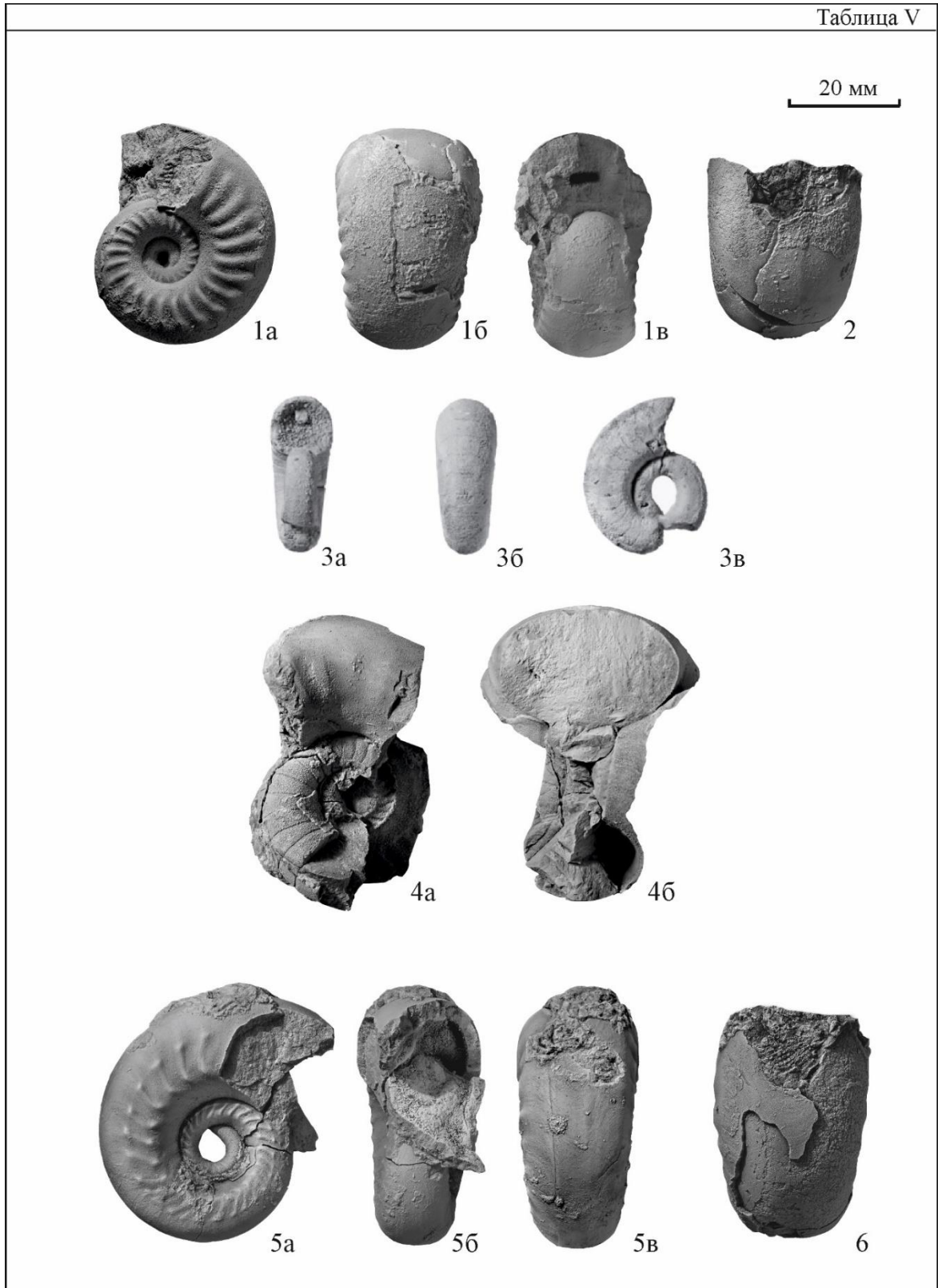


Рис. 5-9. Лопастная линия *Eximioceras venustum* Shchedukhin, 2022, экз. ПИН №5668/5-2.

Сифон узкий, смещён от центра к вентральной стороне на 0.39 высоты оборота от неё.

Распространение. Нижняя пермь, пограничные ассельско-сакмарские отложения, Башкортостан, Шахтау.

Материал. Семь экземпляров из верхнеассельских-нижнесакмарских известняков карьера Шахтау, Башкортостан.



Объяснения к фототаблице V.

Фиг. 1, 2 – *Pararhiphaeoceras parvum* Shchedukhin, 2022, **1** – голотип ПИН №5668/5-8: а – сбоку, б – с вентральной стороны, в – со стороны устья; **2** – экз. ПИН №5668/5-11, гипонимический синус. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

Фиг. 3 – *Sholakoceras formosum* Leonova et Shchedukhin, 2020 голотип ПИН № 5668/32: а – со стороны устья, б – с вентральной стороны, в – с латеральной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

Фиг. 4 – *Pararhiphaeoceras* sp. экз. ПИН № 5668/25: а – сбоку, б – со стороны перегородки, вентральная сторона разрушена. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

Фиг. 5, 6 – *Eximioceras venustum* Shchedukhin, 2022, **5** – голотип ПИН №5668/5-1: а – сбоку, б – со стороны устья, в – с вентральной стороны; **6** – экз. ПИН №5668/5-3, гипонимический синус. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

ПОДОТРЯД LIROCERINA FLOWER, 1955

НАДСЕМЕЙСТВО LIROCERATOIDEA MILLER ET YOUNGQUIST, 1949

СЕМЕЙСТВО ERHIPPIOCERATIDAE MILLER ET YOUNGQUIST, 1949

Род *Megaglossoceras* Miller, Dunbar et Condra, 1933

Megaglossoceras barskovi Leonova et Shchedukhin, 2020

Табл. VI, фиг. 3 а-в.

Megaglossoceras barskovi: Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1123, pl. 8, fig. 5.

Голотип — ПИН № 5668/42; карьер Шахтау, Башкортостан; верхнеассельские отложения.

Описание. Форма. Раковина сфероконовая, инволютная, близка к сферической. Поперечное сечение оборота широко овальное, почковидное, с резким преобладанием ширины над высотой (при $D=43.02$ отношение ширины оборота к его высоте равно 1.78). Вентральная сторона широкая, сильно выпуклая, образует с латеральными сторонами единую выпуклую поверхность. Умбиликальный перегиб хорошо выражен, плавно округленный. Умбилик очень глубокий, узкий. Умбиликальные стенки высокие, крутые.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/42	43.02	21.9	39.2	8.06	0.50	0,91	0.18	1.78

Скульптура. Раковина, гладкая, без видимой скульптуры.

Перегородки слабоогнутые. Камеры низкие, на ширину оборота приходится 5-6 камер.

Перегородочная линия (рис. 5-10). Вентральное седло очень высокое, узкое, языковидное. Латеральные лопасти очень широкие, неглубокие, асимметричные. На

умбиликальном перегибе наблюдается неширокое, низкое седло. Внутреннюю часть перегородочной линии изучить не удалось.

Сифон узкий, субцентральный, слабо смещён к вентральной стороне.

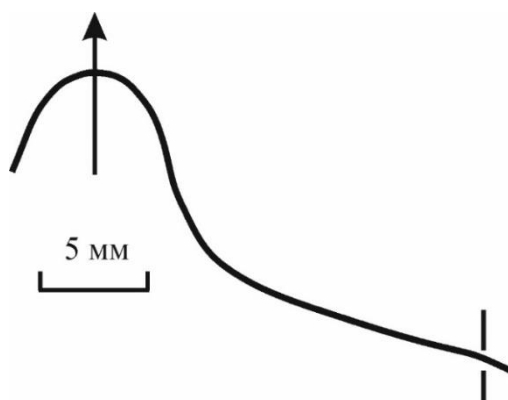


Рис. 5-10 Лопастная линия *Megaglossoceras barskovi* Leonova et Shchedukhin, 2020, голотип ПИН №5668/42.

Сравнение. От типового вида *M. montgomeryense* Worthen отличается меньшей шириной раковины (Ш/В=1.78 против 2.1) и более высоким и узким вентральным седлом перегородочной линии; от *M. johnsoni* Miller, Dunbar et Condra и *M. rectilaterale* Miller, Dunbar et Condra – также более высоким и узким вентральным седлом. От *M. okense* Shimansky отличается более широкой раковиной (Ш/В= 1.78 против 1.35). От позднекаменноугольного *Megaglossoceras*. sp., изображенного В.Н. Шиманским (1967, табл. 30, фиг. 6) – большей шириной раковины и более высоким и узким вентральным седлом.

Замечания. Большинство ранее описанных видов рода *Megaglossoceras* происходят из каменноугольных отложений: из пенсильвания Северной Америки, один вид из карбона Подмосковья и один в открытой номенклатуре – из оренбургского яруса Южного Урала (Шиманский, 1967). *M. barskovi* является первым пермским представителем этого рода.

Следует отметить, что к настоящему времени вопрос разграничения видов, относимых к родам *Megaglossoceras* и *Ehippioceras* (семейства *Ehippioceratidae*) остается неясным. В диагнозе этих родов четко указано, что основное их отличие определяется формой вентрального седла, у первого рода оно высокое, языковидное, а у второго – треугольное или крышевидное. То же самое утверждает и В.Н. Шиманский (1967, с. 208) при описании этих родов. Но при знакомстве с коллекциями оригиналов к работе В.Н. Шиманского (1967) по каменноугольным наutilusам выяснилось, что некоторые виды (например, *Ehippioceras clitellarium*

(Sowerby), экз. ПИН №1192/505) обладают перегородочной линией с высоким языковидным вентральным седлом, очень напоминающим *Megaglossoceras*, и это очень усложняет их идентификацию. Род *Ehippioceras* встречается как в каменноугольных, так и в нижнепермских отложениях, а *Megaglossoceras* ранее был известен только из каменноугольных. Очевидно, что необходима ревизия семейства *Ehippioceratidae* с учетом всех имеющихся в настоящее время данных.

Распространение. Нижняя пермь. Пограничные ассельско-сакмарские отложения Шахтау, Башкортостан.

Материал. Два экземпляра из ассельско-сакмарских отложений карьеров Шахтау и Тратау.

СЕМЕЙСТВО LIROCERATIDAE MILLER ET YOUNGQUIST, 1949

Род *Liroceras* Hyatt, 1984

Liroceras shakhtauense Leonova et Shchedukhin, 2020

Табл. VI, фиг. 2 а-в.

Liroceras shakhtauense: Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1126, pl. 8, fig. 3.

Голотип — ПИН № 5886/76; карьер Шахтау, Башкортостан; верхнеассельские отложения.

Описание. *Форма.* Раковина субсфероконовая, инволютная.оборот очень быстро возрастает в ширину и умеренно – в высоту. Поперечное сечение оборота поперечно эллиптическое. Вентральная сторона сильновыпуклая, плавно переходит в широкие, менее выпуклые боковые стороны, образуя единую поверхность. Умбилик узкий, глубокий, воронковидный.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/60	-	33.8	48.0	4.5	-	-	-	1.42
5668/76	-	23.7	33.8	3.6	-	-	-	1.43
5668/51	54*	28.0	40*	5.0	0.52	0.74*	0.09	1.43
5668/54	14.2	7.4	10.6	1.3	0.52	0.75	0.09	1.43

*размеры приблизительные

Скульптура. Поверхность взрослой раковины гладкая. На юном экземпляре на вентральной стороне начального оборота наблюдаются очень тонкие лиры.

Перегородки равномерно слабовогнутые, камеры низкие. На величину, равную ширине оборота, приходится пять камер.

Перегородочная линия (рис. 5-11). На вентральной стороне перегородочная линия практически прямая, на боковой стороне расположена широкая, очень мелкая латеральная лопасть. На дорсальной стороне наблюдать перегородочную линию не удалось.



Рис. 5-11. Лопастная линия *Liroceras shaktauense* Leonova et Shchedukhin, 2020, голотип ПИН №5668/60.

Сифон узкий, расположен субцентрально, немного смещён к вентральной стороне.

С р а в н е н и е. От других пермских видов отличается формой раковины с более узким умбиликом и умеренно широкой раковиной ($Ш/В=1.43$). От сакмарского *L. korulkense* (Jakowlew) – более широкой раковиной и более центральным положением сифона; от североамериканского артинского *L. globulare* (Hyatt) – более узкой раковиной. От среднепермского *L. volgense* Barskov et Shilovsky также отличается заметно более узким умбиликом и меньшей шириной раковины.

З а м е ч а н и я. В настоящее время в составе рода *Liroceras* выделяется около 30 видов, примерно 20 из каменноугольных отложений и 10 из пермских. Лироцерас из Шахтау по всем признакам (форма раковины и перегородочная линия) является типичным представителем рода. Как указывал ещё Шиманский (1967) род *Liroceras* нуждается в кардинальной ревизии. Для этой работы необходимо накопить более представительный материал.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижняя пермь. Пограничные ассельско-сакмарские отложения Шахтау, Башкортостан.

М а т е р и а л. Пять экземпляров из верхнеассельских-нижнесакмарских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

Род *Leniceras* Leonova et Shchedukhin, 2020

Leniceras: Leonova, Shchedukhin, 2020, p. 1125

Типовой вид – *Leniceras ovale* sp. nov., карьер Шахтау, Башкортостан; ассельский – сакмарский ярус.

Диагноз. Раковина небольшого размера, субсфероконовая, с почковидным сечением оборота. Вентральная сторона слабовыпуклая. Умбилик узкий, ступенчатый. Начальный оборот маленький, умбиликальное отверстие небольшое. Перегородочная линия на наружной стороне раковины почти прямая, с очень мелкими лопастями, на дорсальной стороне образует воронковидную лопасть.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От наиболее близких родов отличается: от *Liroceras* Teichert – вздуто-дисковидной, а не сферической формой раковины с более широким умбиликом и большим умбиликальным отверстием, от *Hemiliroceras* Ruzhencev et Shimansky – более широкой раковинной, меньшим умбиликальным отверстием и значительно более низкими камерами, от *Condraoceras* Miller, Lane et Unklesbay – меньшим диаметром первого оборота и хорошо сформированной дорсальной лопастью на перегородочной линии, от *Permonautilus* Kruglov отличается отсутствием устьевых выростов и более выраженными лопастями перегородочной линии; от *Peripetoceras* Hyatt и *Coelogasteroceras* Hyatt отличается отсутствием вдавленности на вентральной и латеральных сторонах и строением перегородочной линии.

***Leniceras ovale* Leonova et Shchedukhin, 2020**

Табл. VI, фиг. 1 а-в.

Leniceras ovale: Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1125, pl. 8, fig. 2.

Голотип — ПИН № 5668/41; карьер Шахтау, Башкортостан; ассельский – сакмарский ярус.

Описание. *Форма*. Раковина субсфероконовая, инволютная. Первый оборот небольшой, диаметр около 13 мм. Умбиликальное отверстие 3.2 мм. Поперечное сечение первого оборота широко-эллиптическое. С начала второго оборота появляется дорсальный желобок и поперечное сечение становится почковидным, а во взрослом состоянии полуовальным, второй оборот объемлет большую часть первого. Вентральная сторона не отделена от боковых сторон, вместе они образуют единую плавно выпуклую поверхность. Вентро-латеральный край выражен отчетливо, округлый. Умбиликальная стенка широкая, крутая, слабовыпуклая, с

плоскостью симметрии образует угол около 76-80°. Умбилик умеренно узкий ($Du/D=0.24$). Дорсальная сторона неширокая, вогнутая.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/41	23.8	11.7	17.9	5.7	0.49	0.75	0.24	1.53

Скульптура. Ядро гладкое, раковинный слой не сохранился.

Перегородки равномерно и слабо вогнутые. На величину, равную ширине оборота, приходится 4-4.5 камеры.

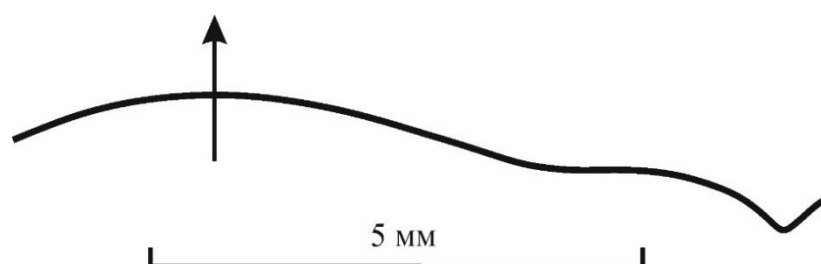


Рис. 5-12. Лопастная линия *Leniceras ovale* Leonova et Shchedukhin, 2020, голотип ПИН №5668/41.

Перегородочная линия (рис. 5-12). На вентральной стороне расположено очень широкое, низкое седло с довольно широкой, но весьма неглубокой лопастью в вершине. Латеральная лопасть неглубокая, но отчётливая. Внутреннее седло неширокое, расположено на умбиликальной стенке. Дорсальная лопасть воронковидная, средней глубины с округленным основанием.

Сифон не сохранился.

Распространение. Нижняя пермь. Пограничные ассельско-сакмарские отложения Шахтау, Башкортостан.

Материал. Три экземпляра верхнеассельских-нижнесакмарских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

Род *Shikhanonautilus* Leonova et Shchedukhin, 2020

Shikhanonautilus: Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1126; Щедухин, 2023, стр. 27.

Типовой вид. *Shikhanonautilus siphonoventralis* Leonova et Shchedukhin, 2020; карьер Шахтау, Башкортостан; нижняя пермь, верхнеассельский подъярус.

Диагноз. Раковина крупная, пахионовая, инволютная, состоит из трех оборотов. Жилая камера занимает половину оборота. Каждый оборот полностью объемлет предыдущий. Поперечное сечение от овального на начальных стадиях развития до округло-трапециевидного во взрослом состоянии. Вентральная сторона с уплощенной средней частью, латеральные стороны также уплощенные в средней части, слабовыпуклые. Вентральные перегибы нечеткие. Умбиликальная стенка широкая с плавным перегибом между ней и латеральной стороной. Дорсальная сторона сильно вогнутая. Умбилик на ядре узкий, глубокий, воронковидный, на сохранившейся раковине закрытый. Сифон узкий, краевой, на протяжении первого оборота расположен очень близко к вентральной стороне. В онтогенезе положение сифона изменяется от краевого вентрального до отстоящего от вентральной стороны на 0.20-0.25 высоты оборота. Перегородочная линия слабоизвилистая. Вентральная лопасть мелкая, очень широкая. Седло, расположенное на вентро-латеральном перегибе узкое и низкое. Латеральная лопасть широкая и глубокая, слегка асимметричная. Седло на умбиликальном крае низкое, узко-округленное. Дорсальная лопасть широкая и глубокая, U-образная.

Видовой состав. *S. siphonoventralis* Leonova et Shchedukhin, 2020; *S. compressus* sp. nov. из ассельских и сакмарских отложений Южного Урала.

Сравнение. От наиболее близких родов отличается: от *Liroceras* Teichert – пахионовой, а не близкой к сфероконовой формой раковины. От *Hemiliroceras* Ruzhencev et Shimansky – более крупной раковины и U-образной формой дорсальной части перегородки; от *Peripetoceras* Nyatt и *Coelogasteroceras* Nyatt отличается более развитой перегородочной линией и отсутствием вдавленности на вентральной и латеральных сторонах. Отличие от среднепермского *Paraliroceras* Barskov et Shilovsky выражено в большем возрастании оборотов в высоту, чем в ширину. От всех родов семейства *Liroceratidae* отличается вентральным или близким к нему положением сифона.

Распространение. Нижняя пермь. Ассельский и сакмарский ярусы Южного Урала.

***Shikhanonautilus compressus* Shchedukhin, 2023**

Табл. VII, фиг. 1 а-в.

Shikhanonautilus compressus: Щедухин, 2023, стр.28, табл. III, фиг. 1.

Голотип — ПИН № 5668/221; карьер Шахтау, Башкортостан; пограничные ассельско-сакмарские отложения.

Описание. Форма. Раковина крупная, пахиконовая, инволютная. Состоит из 2.5-3 оборотов. Жилая камера занимает половину оборота. Первый оборот размером около 22 мм, в поперечном сечении округлый. Начиная со второго оборота, сечение приобретает овальную форму, уплощенную с латеральных сторон. Во взрослом состоянии поперечное сечение трапециевидное, латерально сжатое, отношение ширины к высоте составляет 0.7-0.8. Вентральная сторона узкая, уплощенная. Вентро-латеральный край хорошо выражен. Латеральные стороны уплощенные, очень слабовыпуклые. Умбиликальный перегиб четкий, округленный. Дорсальная стенка вогнута примерно на треть высоты оборота. Умбилик при сохранившейся раковине закрытый, на ядре узко-воронковидный.

Размеры в мм и отношения :

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/220	104*	60.4	51*	4.7*	0.58	0.49	0.04	0.84
Голотип 5668/221	101*	65.1	47.2	4.5*	0.64	0.46	0.04	0.72
5668/222	88.1	53.8	36.5	3*	0.61	0.41	0.03	0.67

* размеры приблизительные

Скульптура не сохранилась, ядро гладкое.

Перегородки вогнуты примерно на одну камеру, камеры низкие.

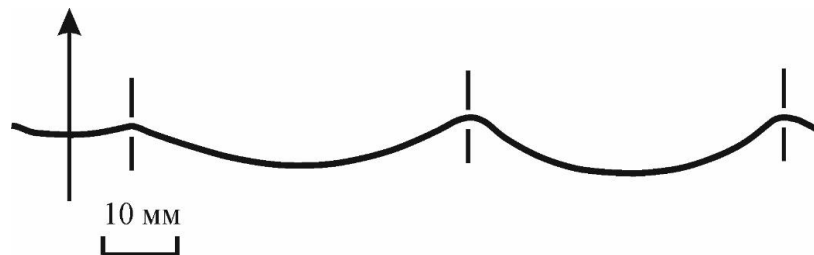


Рис. 5-13. Лопастная линия *Shikhanonautilus compressus* Shchedukhin, 2023, экз. ПИН №5668/220.

Перегородочная линия (рис. 5-13) на вентральной стороне с широкой и мелкой лопастью. На вентральном крае расположено широкое седло с приостренной вершиной, которое на латеральной стороне переходит в широкую и глубокую, практически симметричную лопасть округлой формы. На умбиликальном перегибе расположено широко-округленное седло, на дорсальной стороне переходящее в широкую и глубокую U-образную лопасть.

Сифон узкий, на первом и первой половине второго оборота приближен к вентральной стороне. Начиная со второй половины второго оборота происходит его смещение к центру, в результате которого на последнем обороте он расположен на 0.21 высоты от вентральной стенки раковины.

Сравнение. От *S. siphonoventralis* отличается, прежде всего, формой поперечного сечения, значительно сжатого латерально ($Ш/В=0.7-0.8$), большей степенью инволютности и более узкой вентральной стороной.

Распространение. Нижняя пермь. Ассельский и сакмарский ярусы Южного Урала.

Материал. Семь экземпляров из пограничных ассельско-сакмарских отложений карьера Шахтау.

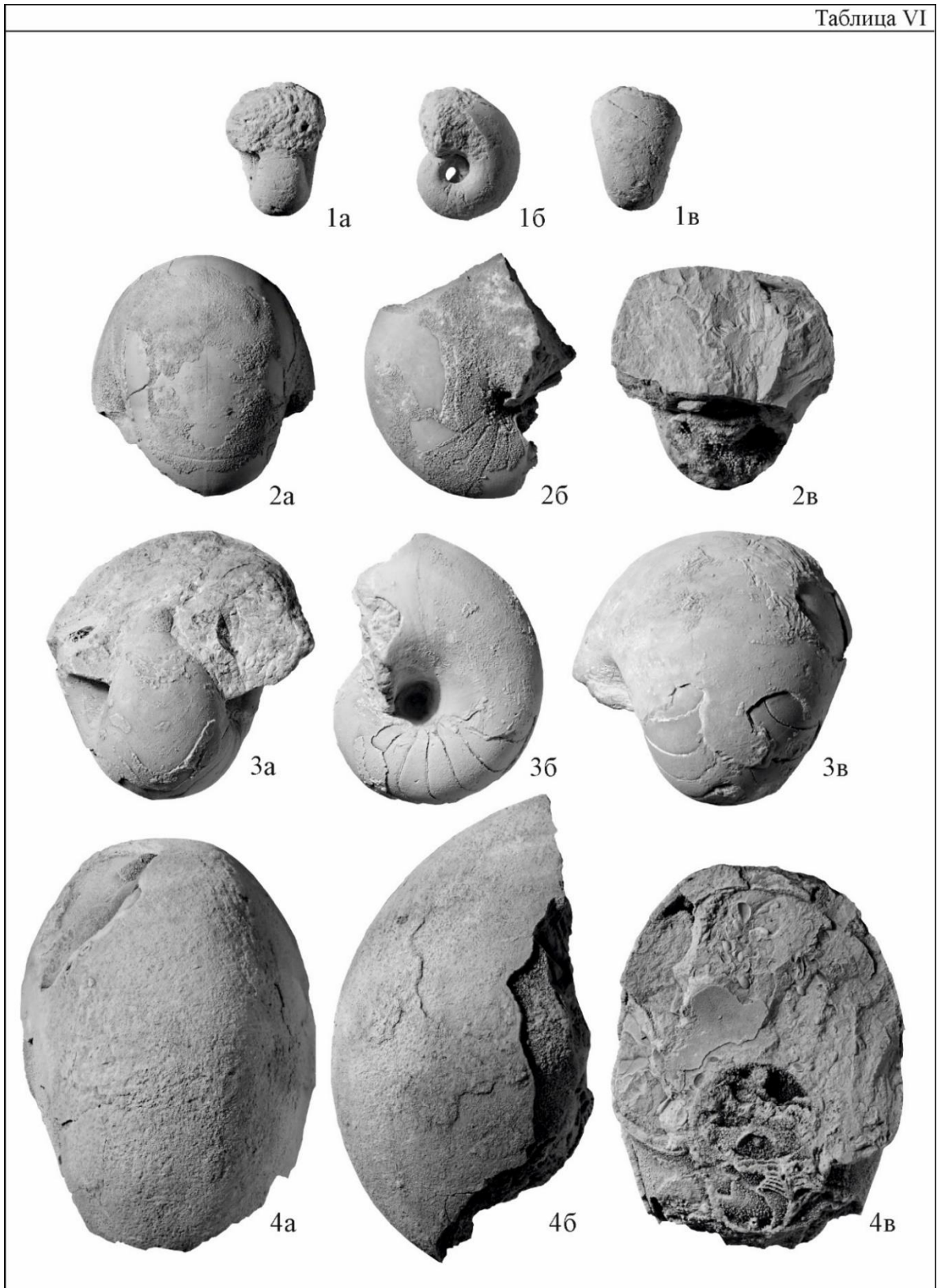
***Shikhanonautilus siphonoventralis* Leonova et Shchedukhin, 2020**

Табл. VI, фиг. 4 а-в.

Shikhanonautilus siphonoventralis: Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1127, pl. 9, fig. 1, 2; Щедухин, 2023, стр. 29, табл. IV, фиг. 1.

Голотип – ПИН № 5886/56; карьер Шахтау, Башкортостан; верхнеассельские отложения.

Описание. *Форма.* Раковина крупная (110-150 мм), пахиконовая, инволютная. Состоит из трех оборотов. Жилая камера занимает половину оборота. Первый оборот в диаметре достигает 20 мм, в поперечном сечении округлый. Со второго оборота поперечное сечение становится овальным. На последнем обороте поперечное сечение округло-трапецевидное, с отношением ширины к высоте примерно равном единице. Каждый оборот полностью объемлет предыдущий. Вентральная сторона уплощенная, на некоторых экземплярах с сохранившейся жилой камерой её центральная часть слабоогнутая. Вентро-латеральный перегиб слабо выраженный, широко-округленный. Латеральные стороны уплощенные, слабовыпуклые. Умбиликальная стенка узкая, перегиб между ней и латеральной стороной практически



Объяснения к фототаблице VI.

Фиг. 1 – *Leniceras ovale* Leonova et Shchedukhin, 2020, голотип ПИН №5668/41: а – со стороны устья, б – сбоку, в – с вентральной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

Фиг. 2 – *Liroceras shakhtauense* Leonova et Shchedukhin, 2020, голотип ПИН №5668/60: а – с вентральной стороны, б – сбоку, в – со стороны устья.

Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

Фиг. 3 – *Megaglossoceras barskovi* Leonova et Shchedukhin, 2020, голотип ПИН №5668/42: а – со стороны устья, б – сбоку, в – с вентральной стороны.

Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

Фиг. 4 – *Shikhanonautilus siphonoventralis* Leonova et Shchedukhin, 2020, голотип ПИН № 5668/56: а – с вентральной стороны, б – сбоку, в – со стороны устья.

Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

отсутствует. Дорсальная стенка вогнута примерно на 1/4 высоты оборота. Умбилик очень узкий и глубокий, при сохранившейся раковине совершенно закрытый. Умбиликальное отверстие 4-4.5 мм, его можно наблюдать на ядре раковины. Устье на поздних стадиях развития слегка суженое с латеральных сторон. Форма устья описана по струйкам нарастания в графе скульптура.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
Голотип 5668/56	89*	54.4	53.7	7.1	0.61	0.60	0.08	0.99
5668/57	-	58.9	63.9	-	-	-	-	1.08
5668/199	115	70.2	64.5	-	0.61	0.56	-	0.91
5668/198	151	77.3	78.3	9.7	0.51	0.51	0.06	1.01
5668/197	-	61.4	62*	-	-	-	-	1

*размеры приблизительные

Скульптура представлена только тонкими струйками роста. На вентральной стороне струйки образуют глубокий, U-образный гипономический синус. На вентро-латеральном перегибе начинается изгиб вперед, продолжающийся до середины латеральной стороны. На внутренней половине латеральной стороны наблюдается резкий изгиб назад, переходящий в широкий окулярный синус, в приумбиликальной зоне струйки изогнуты вперед. В районе умбилика расположен узкий и неглубокий синус.

Перегородки вогнуты примерно на одну камеру, камеры низкие. На ширину оборота приходится 4-5 камер. Во взрослой раковине насчитывается около 40 камер.

Перегородочная линия (рис. 5-14) на вентральной стороне с очень широкой и мелкой лопастью. На вентро-латеральном перегибе перегородка образует широкое седло с приостренной вершиной. На латеральной стороне расположена широкая и глубокая, округленная асимметричная лопасть. На умбиликальном шве расположено широко-округленное седло, на дорсальной стороне переходящее в протяженную и глубокую U-образную лопасть.

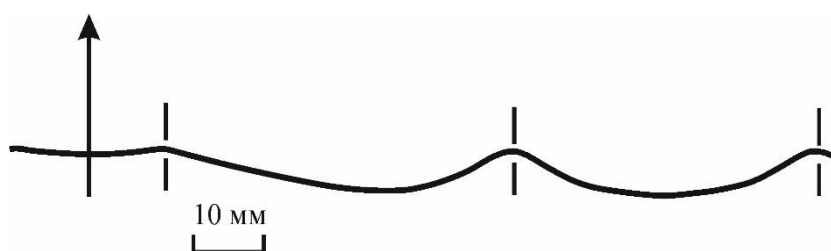


Рис. 5-14. Лопастная линия *Shikhanonautilus siphonoventralis* Leonova et Shchedukhin, 2023, экз. ПИН №5668/197.

Сифон узкий, смещён к вентральной стороне, но не прилегает к ней. На последнем обороте он находится на 0.23 высоты оборота от вентральной стороны.

Сравнение. Отличия *S. siphonoventralis* от *S. compressus* вида приведены в описании последнего.

Распространение. Нижняя пермь. Ассельский и сакмарский ярусы Южного Урала.

Материал. 111 экз. из ассельских и сакмарских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

Род *Hemiliroceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954

?*Hemiliroceras artum* Shchedukhin et Leonova, 2020

Табл. VIII, фиг. 1 а-в.

Hemiliroceras artum: Shchedukhin et Leonova, 2020, p. 1145, pl. 13, fig. 2.

Голотип — ПИН №5886/35; карьер Шахтау, Башкортостан; артинский ярус.

Описание. Форма. Раковина пахиконовая, эволютная, поперечное сечение оборота округло-пятиугольное. Вентральная сторона широкая, уплощенно-выпуклая, плавно переходит в неширокие латеральные, не формируя отчетливого перегиба. Умбиликальный край чёткий, практически прямоугольный. Наибольшая ширина оборота отмечается вблизи умбиликального перегиба. Умбиликальная стенка довольно высокая, почти вертикальная. Умбилик умеренно узкий, ступенчатый. Умбиликальное отверстие около 2 мм.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/35	29.1	14.2	20.4	8.4	0.49	0.70	0.29	1.44

Скульптура представлена тонкими струйками нарастания, которые на умбиликальной стенке формируют неглубокий узкий синус, на умбиликальном перегибе изгибаются вперёд и образуют очень широкий неглубокий синус на вентральной стороне. По умбиликальному перегибу проходит тонкое продольное ребро, маркирующее край.

Перегородки незначительно вогнутые. Камеры низкие, на величину, равную ширине оборота приходится около пяти камер.

Перегородочная линия. На вентральной стороне расположена широкая неглубокая лопасть, которая ограничивается узким невысоким наружным седлом от узкой и очень мелкой латеральной лопасти. Умбиликальную и дорсальную части перегородочной линии наблюдать не удалось.

Сифон субцентральный.

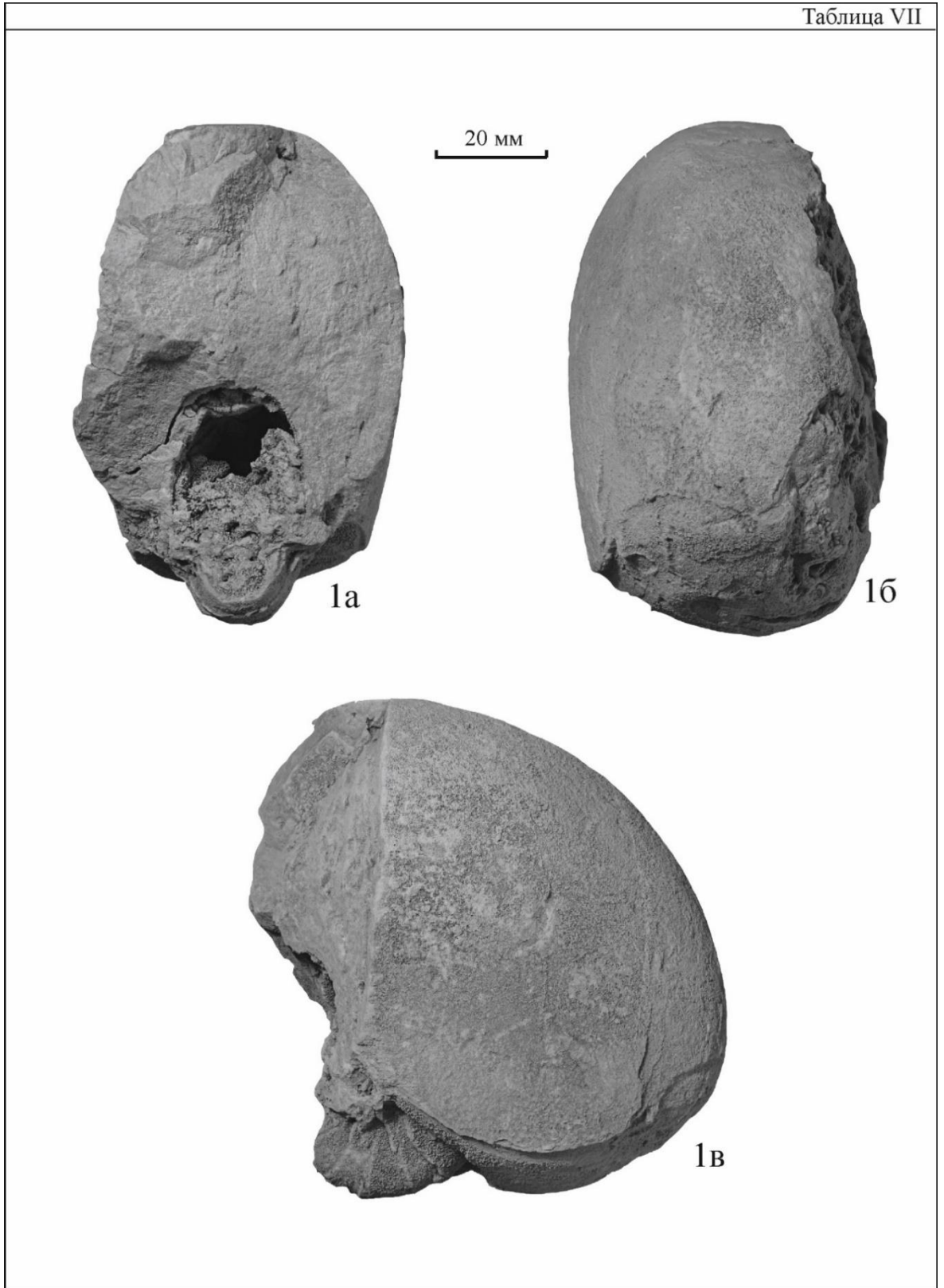
Сравнение. От типового вида *H. inflatum* Ruzhencev et Shimansky, отличается меньшей шириной умбиликального отверстия (2 мм против 4 мм) и большей относительной шириной оборота ($Ш/В=1.44$ против 1.34). Отличия в очертаниях перегородочной линии не совсем ясны, поскольку на единственном изученном экземпляре она сохранилась не полностью. От второго уральского вида *H. zhiltauense* Ruzhencev et Shimansky отличается значительно большей шириной оборота ($Ш/Д=0.70$ против 0.60 и $Ш/В=1.44$ против 1.27).

Замечания. Род *Hemiliroceras* был установлен (Руженцев, Шиманский, 1954) на Южном Урале в составе двух видов, типового *H. inflatum* (материал – три экземпляра из актастинского подъяруса) и второго *H. zhiltauense* (материал – один экземпляр из верхней части артинского яруса). Очевидно, что имеющийся у авторов материал был недостаточен для изучения внутривидовой изменчивости. Основным отличием этого рода от *Liroceras* Teichert была полуэволютная форма раковины и значительно большая величина умбиликального отверстия (4 мм против 1.5 мм). Единственный экземпляр из Шахтау по форме раковины вполне соответствует диагнозу рода *Hemiliroceras*, но обладает меньшим умбиликальным отверстием. Поэтому мы относим башкирский вид к этому роду с некоторой долей условности. Более определенно этот вопрос можно будет решить при получении дополнительного материала.

Распространение. Артинский ярус Башкортостана.

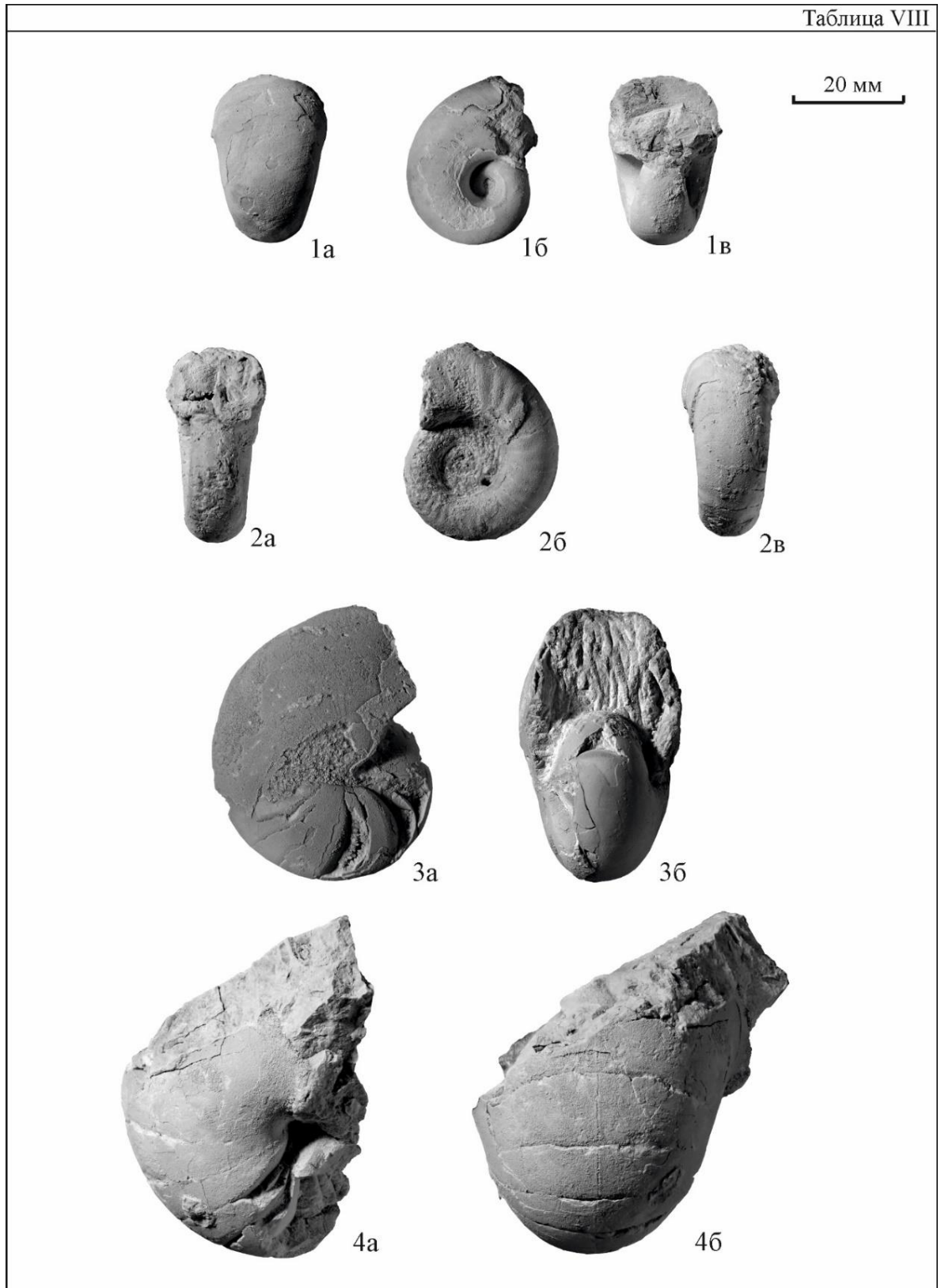
Материал. Голотип.

Таблица VII



Объяснения к фототаблице VII.

Фиг. 1 – *Shikhanonautilus compressus* Shchedukhin, 2023, голотип ПИН № 5668/221: а – со стороны устья, б – с вентральной стороны, в – сбоку. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.



Объяснения к фототаблице VIII.

Фиг. 1 - ?*Hemiliroceras artum* Shchedukhin et Leonova, 2020, голотип ПИН № 5668/35: а - с вентральной стороны, б – сбоку, в – со стороны устья. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.

Фиг. 2 – *Domatoceras (Domatoceras) sterlitamakense* Leonova et Shchedukhin, 2020, голотип ПИН № 5668/50: а – с вентральной стороны, б – сбоку, в – с вентральной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

Фиг. 3 - *Condraoceras procerum* Shchedukhin et Leonova, 2020, голотип ПИН № 5668/37: а – с латеральной стороны, б – со стороны устья. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.

Фиг. 4 - *Thyoceras involutum* Leonova et Shchedukhin, 2020, голотип ПИН № 5668/67: а сбоку, б – с вентральной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

Род *Condraoceras* Miller, Lane et Unklesbay, 1947

Condraoceras procerum Shchedukhin et Leonova, 2020

Табл. VIII, фиг. 3 а, б.

Condraoceras procerum: Shchedukhin et Leonova, 2020, p. 1147, pl. 15, fig. 1.

Г о л о т и п – ПИН № 5668/37; карьер Шахтау, Башкортостан; верхнеартинский подъярус.

О п и с а н и е. *Форма*. Раковина пахиконовая, средних размеров, involутная, в поперечном сечении полуовальная. Обороты очень быстро возрастают в высоту и полностью облекают предыдущие. Начальный оборот изучить не удалось. Вентральная сторона округленная, выпуклая, без всякого перегиба переходит в широкие, слегка выпуклые боковые стороны. Максимальная ширина оборота наблюдается в средней части боковых сторон. Умбиликальный край резкий. Умбилик очень узкий, почти закрытый.

Р а з м е р ы в м м и о т н о ш е н и я :

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/37	50.2	31.9	28.8	3.1	0.64	0.57	0.06	0.90
	33.9	22.3	21.9	2.6	0.66	0.65	0.08	0.98

Скульптура представлена очень тонкими струйками нарастания, которые на вентральной стороне образуют глубокий синус. Ядро гладкое.

Перегородки значительно вогнутые. Камеры средней высоты, при диаметре раковины 36 мм на величину, равную ширине оборота приходится четыре камеры.

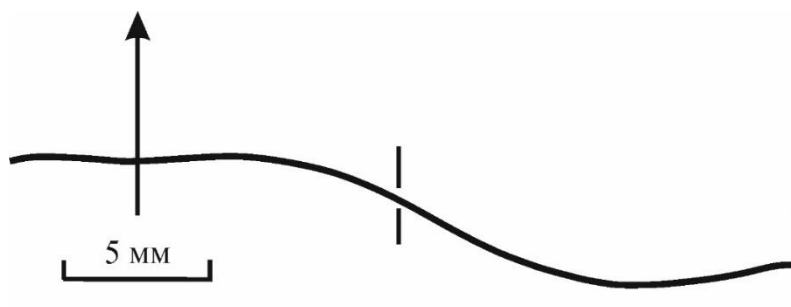


Рис. 5-15. Лопастная линия *Condraoceras procerum* Shchedukhin et Leonova, 2020, голотип ПИН №5668/37.

Перегородочная линия (рис. 5-15). Вентральное седло широкое, средней высоты, в его вершине наблюдается широкая и очень мелкая лопасть. Латеральная лопасть глубокая, асимметричная, наиболее вогнутая ее часть приближена к вентральному седлу. Внутренняя часть перегородочной линии не видна.

Сифон наблюдать не удалось.

Сравнение. От второго пермского вида *C. ellipsoidale* Ruzhencev et Shimansky, 1954 отличается более узкой раковинной Ш/В=0.98 против 1.10 при сопоставимых диаметрах и немного более узким умбиликом. Кроме этого, отличается немного меньшей высотой камер, а также более глубокой латеральной лопастью. По отношению высоты к диаметру раковины описываемый вид ближе к каменноугольному *C. primum* Miller, Lane et Unklesbay, типовому виду рода *Condraoceras* (Miller, Lane and Unklesbay, 1947).

Распространение. Нижняя пермь, артинский ярус Южного Урала
Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО PERMONAUTILIDAE BARSKOV ET SHILOVSKY, 2014

Род *Thyoceras* Leonova et Shchedukhin, 2020

Thyoceras involutum: Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1127.

Типовой вид. *Thyoceras involutum* sp. nov., карьер Шах-Тау, Башкортостан; верхнеассельский подъярус.

Диагноз. Раковина крупная, субсферическая, инволютная, с почковидным сечением оборота с латеральными выростами в зоне устья. Вентральная сторона округленная, плавно переходит в слабо выпуклые боковые стороны. Умбиликальная

стенка почти вертикальная. Умбилик очень узкий, глубокий, воронковидный. Перегородочная линия с широким вентральным седлом, осложненным в вершине очень мелкой лопастью.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение и замечания. От двух других родов пермонаутилид: *Permonautilus* Kruglov и *Nemdoceras* Barskov et Shilovsky отличается очень узким умбиликом и полностью инволютной формой раковины. И.С. Барсков (Barskov et al., 2014), устанавливая семейство Permonautilidae, отмечал в его диагнозе, что основным признаком является наличие в устьевой части взрослых особей длинных или коротких боковых выростов различного сечения. Также для его представителей характерна полуинволютная или эволютная форма. Наличие боковых выростов (или их остатков) подтверждает принадлежность описываемой формы к пермонаутилидам, а совершенно инволютная форма раковины явилась основанием для выделения этой формы в качестве нового рода.

***Thyoceras involutum* Leonova et Shchedukhin, 2020**

Табл. VIII, фиг. 4 а, б.

Thyoceras involutum: Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1127, pl. 10, fig. 1–3.

Голотип – ПИН № 5668/67; карьер Шахтау, Башкортостан; ассельский – сакмарский ярусы.

Описание. *Форма*. Раковина крупная, субсфероконовая, инволютная. На юном экземпляре поперечное сечение оборота полуовальное, на взрослой стадии – почковидное, на всех стадиях последний оборот полностью объемлет предыдущий. На исследованном материале сохранились только основания характерных для семейства латеральных выростов в зоне устья. Ширина оборота преобладает над высотой. Вентральная сторона широкая, слабо выпуклая. Вентральный перегиб не выражен. боковые стороны слабо выпуклые, плавно сливаются с вентральной. Умбиликальный перегиб хорошо выражен, округлённый. Умбиликальная стенка широкая, почти вертикальная. Умбилик очень узкий, глубокий, воронковидный. Дорсальная сторона сильно вогнутая.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Ш	В	Д	В/Д	Ш/Д	Ш/В
5668/58	99.5*	74.97	-	-	-	1.3

5668/67	37.9	27.3	52*	0.5	0.7	1.3
5668/53	14.30	10.5*	16.1	0.6	0.8	1.3

* размеры приблизительные.

Скульптура. На вентральной стороне ядра раковины присутствует тонкое продольное рёбрышко. Поверхностная скульптура не сохранилась.

Перегородки слабоогнутые. На ширину оборота при средних размерах раковины приходится около четырех камер.

Перегородочная линия почти прямая. На вентральной стороне расположено очень широкое и невысокое седло, осложненное в вершине широкой и мелкой лопастью. На боковой стороне расположена широкая неглубокая латеральная лопасть.

Сифон субцентральный, немного смещён от центра к вентральной стороне.

Замечания. На самом крупном экземпляре (ПИН 5668/58), представленном жилой камерой, отчётливо виден широкий мускульный отпечаток, повторяющий форму последней перегородки. Его максимальная ширина (около 8 мм) приходится на середину вентральной стороны.

Распространение. Нижняя пермь. Пограничные ассельско-сакмарские отложения Шахтау, Башкортостан.

Материал. 12 экземпляров из верхнеассельских-нижнесакмарских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

НАДСЕМЕЙСТВО CENTROCERATOIDEA HYATT, 1900

СЕМЕЙСТВО GRYOCERATIDAE HYATT, 1900

ПОДСЕМЕЙСТВО DOMATOCERATINAE MILLER ET YOUNGQUIST, 1949

Род *Domatoceras* Hyatt, 1891

Подрод *Domatoceras* Hyatt, 1891

Domatoceras (Domatoceras) sterlitamakense Leonova et Shchedukhin, 2020

Табл. VIII, фиг. 2 а-в.

Domatoceras sterlitamakense: Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1130, pl. 11, fig. 2.

Голотип — ПИН № 5668/50; карьер Шахтау, Башкортостан; ассельский – сакмарский ярусы.

Описание. Форма. Раковина эволютная, субплатиконовая. Поперечное сечение оборота в начальной части раковины округлое, на втором обороте становится поперечно-овальным. Вентральная сторона слабовыпуклая, округло-уплощённая.

Вентральный перегиб не выражен, вентральная сторона плавно переходит в слабовыпуклые боковые. Умбиликальный перегиб округлый, выражен отчетливо начиная со второго оборота. Умбиликальная стенка слабовыпуклая, наклонная. Умбилик умеренно широкий ($Du/D=0,48$), ступенчатый.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
ПИН 5668/50	33.6	12.3	16.7	16.0	0.37	0.50	0.48	1.21

Скульптура. На фрагментах сохранившейся раковины видны широкие, плоские ребра. Они направлены вперед на боковой стороне, а на вентральной образуют глубокий синус.

Перегородки равномерно вогнутые. Камеры средней высоты, на величину, равную ширине оборота, приходится три камеры.

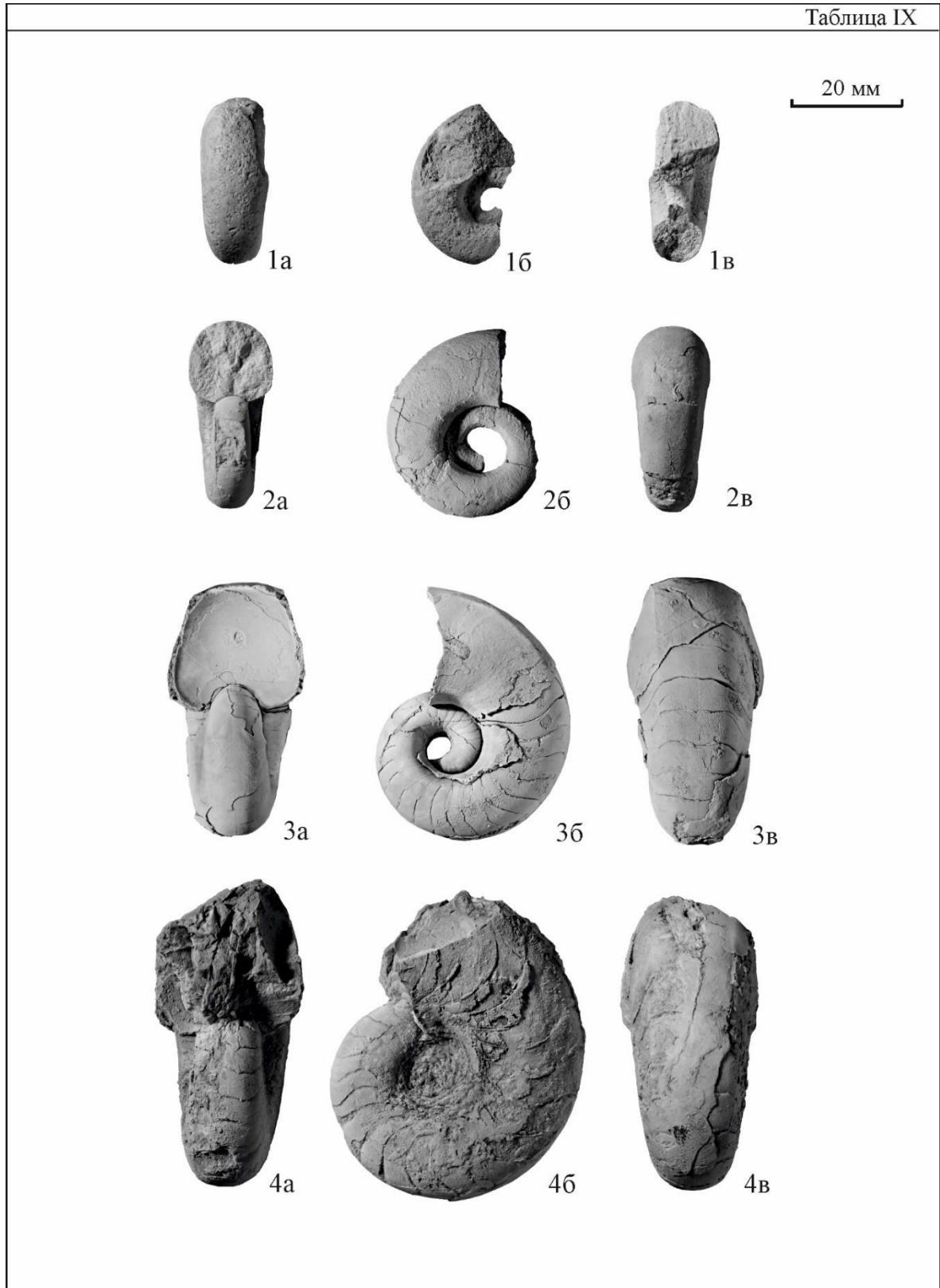


Рис. 5-16. Лопастная линия *Domatoceras (Domatoceras) sterlitamakense* Leonova et Shchedukhin, 2020, голотип ПИН №5668/50.

Перегородочная линия (рис. 5-16). На вентральной стороне расположено широкое, невысокое седло, в вершине осложнённое неглубокой лопастью. На вентральном перегибе расположено узкое, уплощённое седло. Латеральная лопасть широкая, асимметричная. Внутреннее седло слабо заметно. На умбиликальной стороне лопасть почти не выражена, она очень мелкая. Дорсальная часть перегородки не изучена.

Сифон наблюдать не удалось.

Сравнение. От наиболее близких каменноугольных видов *D. (D.) tulense* (Barbot de Marny) и *D. (D.) latum* Shimansky отличается более широкими оборотами и значительно большей эволютностью раковины. От джульфинских (позднепермских) *D. (D.) gracile* Shimansky и *D. (D.) atypicum* Shimansky отличается отсутствием вентрального перегиба, большей шириной раковины и умбилика.



Объяснения к фототаблице IX.

Фиг. 1. *Domatoceras (Domatoceras) bashkircum* Leonova et Shchedukhin, 2020, голотип ПИН №5668/43: а – с вентральной стороны, б – сбоку, в – со стороны устья. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

Фиг. 2. *Shatoceras umbilicatum* Leonova et Shchedukhin, 2020, голотип ПИН №5668/31: а – со стороны устья, б – сбоку, в – с вентральной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

Фиг. 3. *Neodomatoceras delicatum* Shchedukhin et Leonova, 2020, голотип ПИН №5668/39: а – со стороны устья, б – сбоку, в – с вентральной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.

Фиг. 4. *Neothrincoceras* aff. *soshkinae* Ruzhencev et Shimansky, 1954, экз. ПИН №5668/45: а – со стороны устья, б – сбоку, в – с вентральной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.

З а м е ч а н и я . Представители рода *Domatoceras* в основном были описаны из каменноугольных отложений. Пермские виды этого рода были описаны из верхней перми Закавказья (Шиманский, 1979). Между каменноугольными и позднепермскими *Domatoceras* достоверно не было известно ни одного вида. Ранне- и среднепермские доматоцератины описывались в составе родов *Permodomatoceras* и *Neodomatoceras* из артинских отложений Урала (Руженцев, Шиманский, 1954), от которых описываемые в настоящей работе виды резко отличаются по форме раковины, но близки по скульптуре. Позднее В.Н. Шиманский (1965) выразил сомнение, что описанный им род *Permodomatoceras* является самостоятельным родом, а не подродом в составе *Domatoceras*. В любом случае раннепермские находки *Domatoceras* заполняют существующий пробел и позволяют точнее реконструировать развитие этой ветви доматоцератид.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Нижняя пермь. Пограничные ассельско-сакмарские отложения Шахтау, Башкортостан.

М а т е р и а л . Три экземпляра из верхнеассельских-нижнесакмарских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

***Domatoceras (Domatoceras) bashkiricum* Leonova et Shchedukhin, 2020**

Табл. IX, фиг. 1 а-в.

Domatoceras bashkiricum: Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1132, pl. 11, fig. 1.

Г о л о т и п — ПИН № 5668/43; карьер Шахтау, Башкортостан; ассельский – сакмарский ярус.

О п и с а н и е . *Форма*. Раковина полуинволютная, субплатиконовая. Поперечное сечение оборота в начальной части раковины поперечно-овальное, с возрастом становится изометричным, округленно-трапециевидным с максимальной шириной у умбиликального края. Вентральная сторона выпуклая, округлённая. Внешний край раковины нечёткий. боковые стороны уплощённые. Умбиликальный перегиб округлый,

выражен сильнее вентрального. Умбиликальная стенка слабовыпуклая. Умбилик средних размеров ($Dy/D=0.32$), ступенчатый.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/43	30.4*	9.9	11.1	9.8*	0.33	0.37	0.32	1.1

* приблизительные значения

Скульптура представлена очень тонкими линиями нарастания, образующими на боковой стороне высокую дугу, направленную вперед, а на вентральной стороне глубокий синус.

Перегородки равномерно вогнутые.

Перегородочная линия сохранилась плохо. Вентральное седло широкое, невысокое, в вершине осложнённое неглубокой лопастью. На вентральном перегибе расположено узкое, уплощённое седло. Латеральная лопасть широкая, асимметричная. Внутреннее седло узкое, невысокое. Дорсальную лопасть наблюдать не удалось.

Сифон узкий, расположен субцентрально, немного (на 0.15 высоты оборота) смещён к вентральной стороне.

Сравнение. От совместно встречаемого *D. (D.) sterlitamakense* Leonova et Shchedukhin отличается формой поперечного сечения и меньшими размерами умбилика ($Dy/D=0.32$ против $Dy/D=0.48$). От каменноугольных – *D. (D.) tulense* и *D. (D.) latum* – большей эволютностью раковины и сглаженным вентральным краем.

Распространение. Нижняя пермь. Пограничные ассельско-сакмарские отложения Шахтау, Башкортостан.

Материал. Четыре экземпляра из верхнеассельских-нижнесакмарских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

Род *Omorhoceras* Leonova et Shchedukhin, 2023

Omorhoceras: Леонова, Щедухин, 2023, стр. 27.

Типовой вид *Omorhoceras igori* Leonova et Shchedukhin, 2023. из ассельско-сакмарских известняков карьера Шахтау, Башкортостан.

Диагноз. Раковина субплатиконовая, полуинволютная с высоким угловато-овальным сечением оборота, гладкая. Вентральная сторона узкая, уплощенная, в центральной части слегка вогнутая с резкими вентральными краями, образующими кили. Боковые стороны широкие, слабовыпуклые, почти плоские. Умбиликальный край

округленный. Умбилик средних размеров, ступенчатый. Сифон занимает субцентральное положение. Камеры низкие, на высоту оборота их приходится пять.

Поверхность раковины практически гладкая. На ядре также не наблюдается никаких скульптурных элементов.

Перегородочная линия с неширокой и глубокой вентральной лопастью, узким высоким наружным седлом, расположенным на вентральном крае. Латеральная лопасть очень широкая, занимает всю боковую сторону, и очень глубокая. На умбиликальном перегибе расположено невысокое умбиликальное седло, на дорсальной стороне – неглубокая дорсальная лопасть, возможно, с аннулярным отростком.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Domatoceras* Hyatt, 1891 отличается формой поперечного сечения со значительно большей высотой и меньшей шириной оборота, а также сильно уплощенными латеральными сторонами и слегка вогнутой очень узкой вентральной стороной. Обороты не прилегающие, а объемлющие. Все элементы перегородочной линии выражены гораздо контрастнее, чем у *Domatoceras*: вентральная лопасть более узкая и гораздо более глубокая, наружное седло более высокое и латеральная лопасть значительно глубже. От второго близкого рода *Stenopoceras* Hyatt, 1893 отличается формой сечения оборота с более плоскими и почти параллельными латеральными сторонами, значительно более широким умбиликом (Ду/Д 0.33-0.34 против 0.04-0.07), полуинволютной, а не инволютной раковины и наличием глубокой вентральной лопасти в перегородочной линии.

Замечания. Ш. Нико и Р. Мэйпс (Niko, Mapes, 2016) описали нового позднекаменноугольного представителя доматоцератин из штата Оклахома (США) под видовым названием *Domatoceras collinsvillense* Nico et Mapes, 2016. Этот вид по форме раковины напоминает описываемый нами род, но отличается от него перегородочной линией с неглубокой вентральной лопастью и менее глубокой латеральной лопастью, а также менее широким умбиликом. Включение этого вида в состав рода *Domatoceras* вызывает большие сомнения, поскольку его раковина имеет в значительной мере объемлющие обороты, а для *Domatoceras* характерны практически не объемлющие, а прилегающие обороты. К сожалению, описание вида дано авторами не в полном объеме, также отсутствует рисунок перегородочной линии. Не исключено, что дальнейшие исследования позволят отнести американский вид *D. collinsvillense* к роду *Omorhoceras*.

Табл. X, фиг. 3 а-в.

Omorphoceras igori: Леонова, Щедухин, 2023, стр. 29, Табл. V, фиг. 3.

Г о л о т и п – ПИН экз. №5668/211, карьер Шахтау, Башкортостан, Южный Урал; пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки, нижняя пермь.

О п и с а н и е. *Форма*. Раковина от платиконовой до субплатиконовой, крупная, дисковидной формы, с высокими и узкими оборотами угловато-овального сечения, инволютная. Высота оборота превышает его ширину в полтора раза у взрослых экземпляров. Вентральная сторона узкая (в 2.5 раза уже соответствующей ширины оборота), уплощенная, на взрослых оборотах в центральной части слегка вогнутая с резкими вентральными краями, образующими кили. Боковые стороны очень широкие, слабовыпуклые, почти плоские. Умбиликальный край округленный. Умбилик средних размеров ($Du/D = 0.33-0.34$), неглубокий, ступенчатый. Умбиликальное отверстие около 4 мм.

Скульптура. На ядре не наблюдается никаких скульптурных элементов. Поверхность раковины гладкая, за исключением очень тонких линий нарастания. Последние едва заметны на сохранившихся участках раковины и образуют глубокий и широкий синус на вентральной стороне. На одном из образцов видно очертание устья, на вентральной стороне оно образует широкий и глубокий синус, на внешней части боковой стороны – плавный изгиб вперед, а в приумбиликальной зоне – небольшой синус, возможно, в этом месте помещался глаз животного.

Перегородки слабовогнутые. Камеры низкие, на высоту оборота их приходится 5-5.5.

Перегородочная линия (рис. 5-17) с неширокой и глубокой вентральной лопастью (её глубина немного превышает высоту камеры), узким высоким наружным седлом, приостренная вершина которого расположена на вентральном крае. Латеральная лопасть очень широкая, более или менее симметричная, с округлым основанием, занимает всю боковую сторону, глубокая – вдвое превышает высоту камеры. На умбиликальном перегибе и стенке расположено невысокое и довольно широкое умбиликальное седло, на дорсальной стороне – неглубокая дорсальная лопасть, возможно, с аннулярным отростком.

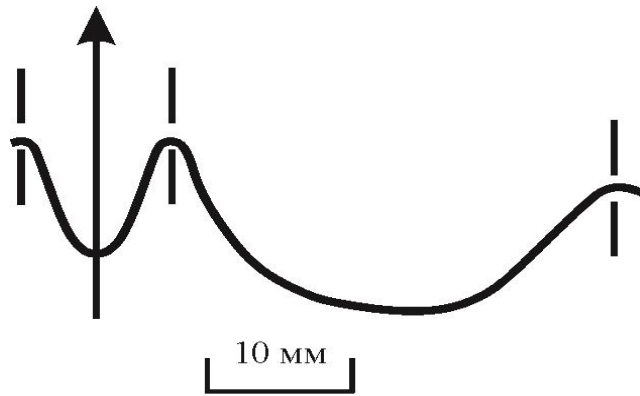


Рис. 5-17. Лопастная линия *Omorphoceras igori* Leonova et Shchedukhin, 2023, голотип ПИН №5668/211.

Размеры в мм и отношения

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
Голотип	117	54	33*	39	0.46	0.28	0.33	0.61
5668/211	90	43	28	31	0.48	0.31	0.34	0.63
5668/212	40*	17.6	14.1	13.4	0.44	0.35	0.34	0.80

*Размеры приблизительные

Сифон занимает субцентрального положение.

Распространение. Пограничные ассельско-сакмарские отложения Башкортостана.

Материал. Семь экземпляров, из пограничных ассельско-сакмарских рифовых известняков карьера Шахтау, Башкортостан.

Род *Stenopoceras* Hyatt, 1893

Подрод *Leptodomatoceras* Leonova et Shchedukhin, 2023

Типовой вид *Stenopoceras (Leptodomatoceras) bashkiricum* Leonova et Shchedukhin, 2023; карьер Шахтау, Башкортостан, Южный Урал; пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки, нижняя пермь.

Диагноз. Субплатиконовая инволютная раковина средних размеров с высоко-трапециевидным сечением оборота и очень узким умбиликом. На средних и поздних стадиях вентральная сторона плоская, неширокая. Боковые стороны широкие, уплощенные, на взрослых стадиях отделены от вентральной резким перегибом. Умбилик очень узкий, глубокий, с выраженным умбиликальным перегибом. Скульптура отсутствует, за исключением очень тонких струек роста, которые образуют на боковой стороне плавный изгиб вперед, а на вентральной – синус. Сифон занимает

субцентрального положения. Камеры средней высоты, на высоту оборота их приходится четыре. Перегородочная линия с глубокой и умеренно широкой вентральной лопастью, занимающей всю вентральную сторону, узким вентро-латеральным седлом, расположенным на вентральном перегибе. На боковой стороне находится глубокая и широкая латеральная лопасть, немного асимметричная, с округленным основанием, в умбиликальной зоне расположено высокое и широкое латерально-умбиликальное седло округло-треугольной формы. Центр широкой умбиликальной лопасти фиксируется на умбиликальном шве.

Видовой состав. Типовой вид

Сравнение. От номинативного подрода *Stenopoceras* (*Stenopoceras*) отличается очертаниями поперечного сечения оборота: более широкой вентральной стороной (отношение ширины оборота к ширине вентральной стороны 2-2.5 против 4.5-6) и более параллельными (менее расходящимися к умбилику) латеральными сторонами. Перегородочная линия нового подрода отличается присутствием хорошо сформированной вентральной лопасти вместо уплощенной вершины вентрального седла.

***Stenopoceras (Leptodomatoceras) bashkircum* Leonova et Shchedukhin, 2023**

Табл. X, фиг. 1 а-в, фиг. 2 а-в.

Stenopoceras (Leptodomatoceras) bashkircum: Леонова, Щедухин, 2023, с. 30, табл. V, фиг. 1, 2.

Голотип – ПИН экз. №5668/217, карьер Шахтау, Башкортостан, Южный Урал; пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки, нижняя пермь.

Описание. *Форма.* Раковина средних размеров, субплатиконовая, инволютная с высоким трапецевидным сечением оборота. Угловатость наблюдается за счет хорошо выраженных вентральных перегибов, ограничивающих узкую плоскую вентральную сторону. Ширина вентральной стороны в 2-2.5 раза меньше соответствующей ширины оборота. Боковые стенки очень широкие, почти плоские, под небольшим углом (12-15 градусов) расходятся от вентрального перегиба к зоне умбилика, где раковина имеет максимальную ширину. Умбилик очень узкий, с крутыми умбиликальными стенками. Умбиликального отверстия наблюдать не удалось.

Скульптура. Поверхность раковины покрыта едва различимыми тонкими струйками роста, которые образуют на боковой стороне широкий изгиб вперед, а на вентральной – глубокий синус.

Перегородки сильновогнутые. Камеры средней высоты, на высоту оборота их приходится четыре.

Перегородочная линия (рис. 5-18). Вентральная лопасть глубокая, с округленным основанием, занимает всю вентральную сторону, ограничена двумя узкими наружными седлами, приостренные вершины которых расположены на вентральных перегибах.

Латеральная лопасть очень глубокая и широкая, немного асимметричная, занимает больше половины боковой стороны. За ней следует высокое и широкое седло, которое в умбиликальной зоне переходит в широкую умбиликальную лопасть, центр которой расположен на умбиликальном шве. Дорсальную часть перегородочной линии изучить не удалось.

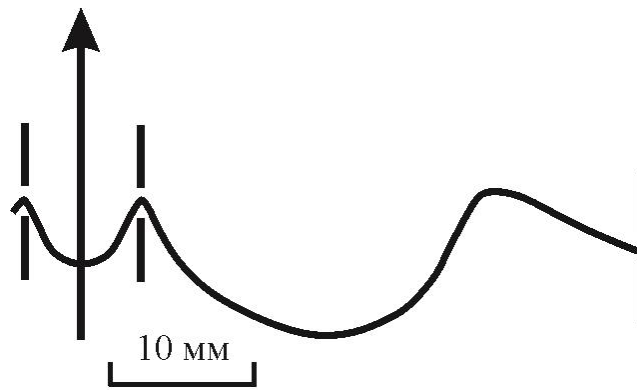


Рис. 5-18. Лопастная линия *Stenopoceras (Leptodomatoceras) bashkircum* Leonova et Shchedukhin, 2023, голотип ПИН №5668/117.

Размеры в мм и отношения

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
Голотип	93.5	56	*30	6.5	0.60	*0.32	0.07	*0.54
5668/217	64.5	38.5	22.5	4.3	0.60	0.35	0.07	0.58
5668/218	? 51	31.2	17.7	3.4	0.61	0.35	0.07	0.57

* приблизительные значения

Сифон занимает субцентральное положение.

Сравнение. Типовой вид

Распространение. Пограничные ассельско-сакмарские отложения Башкортостана.

Материал. Два экземпляра удовлетворительной сохранности из пограничных ассельско-сакмарских рифовых известняков карьера Шахтау, Башкортостан.

Shatoceras: Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1132.

Типовой вид – *Shatoceras umbilicatum* Leonova et Shchedukhin 2020.

Диагноз. Раковина небольших размеров, субплатиконовая, эволютная. Начальный оборот средних размеров с поперечно-овальным сечением. Умбиликальное отверстие довольно большое, около 8 мм. На взрослых стадиях сечение оборота становится практически изометричным, полуовальным. Вентральная сторона умеренно выпуклая, плавно переходит в слабо выпуклые латеральные. Вентральный край не выражен. Умбиликальный край округленный. Умбиликальная стенка узкая, наклонная. Умбилик широкий, ступенчатый. Скульптура в виде тонких линий нарастания, образующих глубокий синус на вентральной стороне. Камеры умеренно высокие. Перегородочная линия с низким и широким вентральным седлом, осложненным в вершине очень мелкой лопастью, и неглубокой воронковидной дорсальной лопастью.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Domatoceras* Hyatt и *Stenopoceras* Hyatt отличается более крупным начальным оборотом и большим диаметром умбиликального отверстия, а также полуовальным сечением взрослого оборота. От *Permodomatoceras* Ruzhencev et Shimansky отличается более низким и округленным сечением оборота с отсутствующим вентральным перегибом; от *Neodomatoceras* Ruzhencev et Shimansky – менее широкой и более эволютной формой раковины и более высокими камерами. От *Parastenopoceras* Ruzhencev et Shimansky резко отличается очертаниями перегородочной линии, а также более низким сечением взрослого оборота.

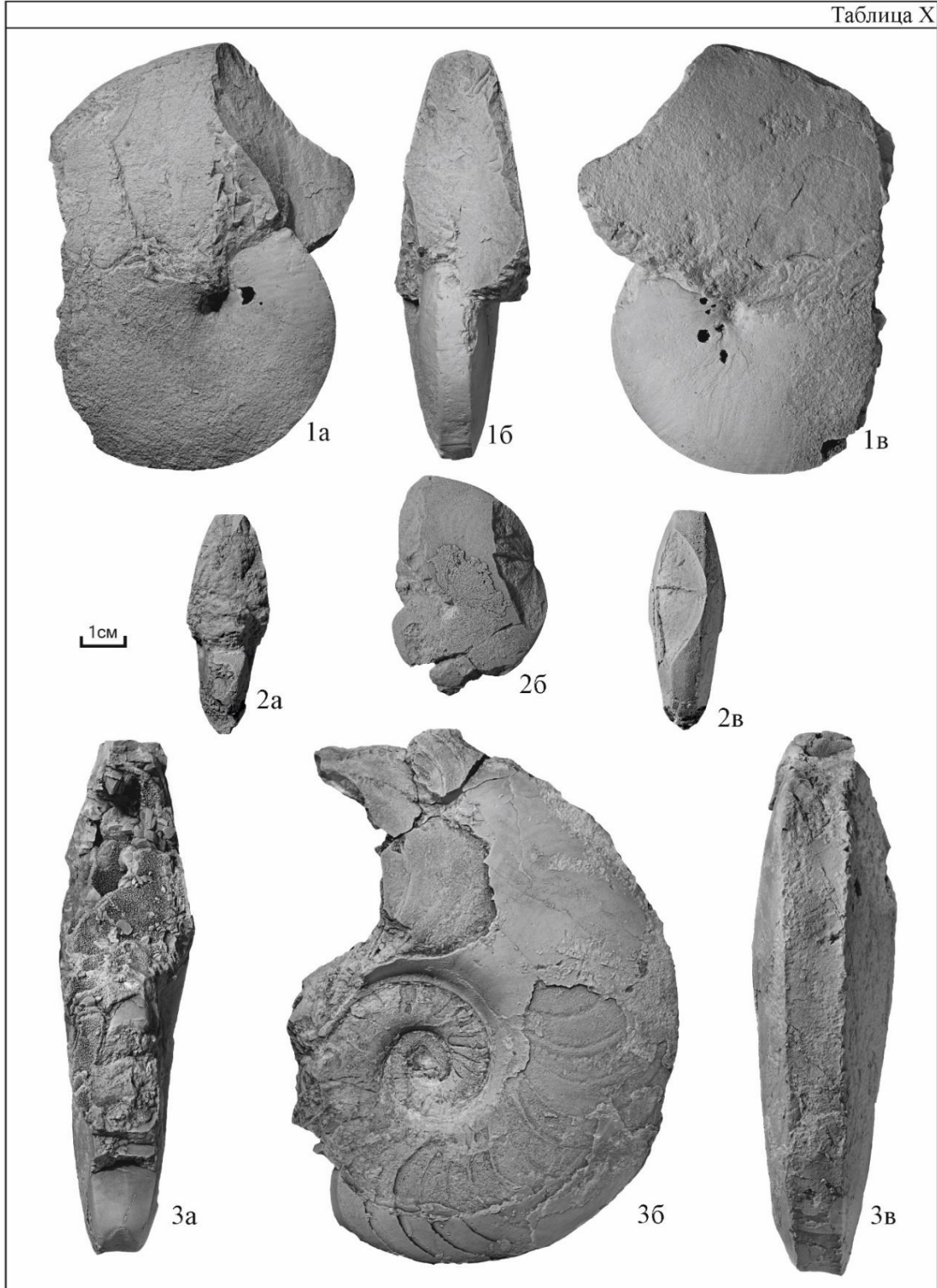
***Shatoceras umbilicatum* Leonova et Shchedukhin, 2020**

Табл. IX, фиг. 3 а-в.

Shatoceras umbilicatum: Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1132, pl. 11, fig. 3.

Голотип - ПИН № 5668/31; карьер Шахтау, Башкортостан; ассельско-сакмарские отложения.

Описание. *Форма*. Раковина субплатиконовая, эволютная. Поперечное сечение оборота сначала округлое, на взрослых оборотах почти изометричное, полуэллиптическое, с неясно выраженным округленным умбиликальным краем. Первый оборот небольшой, диаметром около 15-18 мм, состоит из 19 камер. Умбиликальное отверстие около 8 мм. Вентральная сторона полукруглая, сильновыпуклая, не обособленная от более широких, уплощённых боковых сторон. Дорсальная сторона незначительно вогнутая, со второй половины первого оборота на ней появляется неглубокий желобок. Умбиликальные



Объяснения к фототаблице X.

Фиг. 1, 2 – *Stenopoceras (Leptodomatoceras) bashkircum.*, 1 – голотип ПИН №5668/217; а, в – сбоку, б – со стороны устья; 2 – экз. ПИН №5668/218 а – со стороны устья, б – сбоку, в – с вентральной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

Фиг. 3 – *Omorphoceras igori* Leonova et Shchedukhin, голотип ПИН №5668/211; а – со стороны устья, б – с вентральной стороны, в – сбоку. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

стенки неширокие, крутые, с плоскостью симметрии образуют угол около 75°. Умбилик средних размеров.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/31	33.6	14.2	14.3	12.7	0.42	0.43	0.38	1.01

Скульптура. Поверхность первой половины первого оборота покрыта тонкими поперечными струйками нарастания, на более взрослых стадиях струйки образуют изгиб вперед на латеральной стороне, а на вентральной – глубокий языковидный синус.

Перегородки равномерно вогнуты. Камеры умеренно высокие, на величину, равную ширине оборота, приходится 2.5 - 3 камеры.

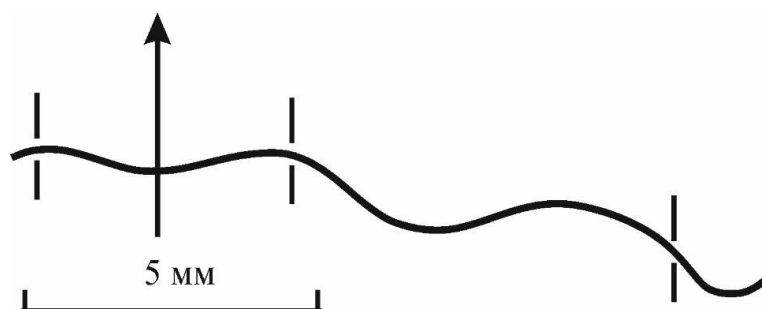


Рис. 5-19. Лопастная линия *Shatoceras umbilicatum* Leonova et Shchedukhin, 2020, голотип ПИН №5668/31.

Перегородочная линия (рис. 5-19). На вентральной стороне расположено широкое седло с очень мелкой вентральной лопастью в вершине. Латеральная лопасть глубокая, широкая, слегка асимметричная. Внутреннее седло невысокое, узко-округлённое. Дорсальная лопасть неглубокая, широко-воронковидная.

Сифон узкий, смещён от центра к вентральной стороне.

Распространение. Нижняя пермь. Пограничные ассельско-сакмарские отложения Шахтау, Башкортостан.

Материал. Два экземпляра из верхнеассельских-нижнесакмарских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

Род *Neodomatoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954

Neodomatoceras delicatum Shchedukhin et Leonova, 2020

Табл. IX, фиг. 4 а-в.

Neodomatoceras delicatum: Shchedukhin et Leonova, 2020, p. 1140, pl. 13, fig. 1.

Г о л о т и п — ПИН № 5668/39; Башкортостан, Стерлитамакский район, карьер Шахтау; артинский ярус.

О п и с а н и е. *Форма*. Раковина средних размеров, при диаметре более 45 мм представлена фрагментом, субплатиновая, умеренно расширяющаяся, во взрослом состоянии полуинволютная. Начальный оборот крупный, очень быстро возрастающий в высоту и ширину, диаметром 25 мм, состоит из 20 камер. Умбиликальное отверстие около 6 мм. На начальных стадиях роста, в первой четверти первого оборота дорсальная сторона уплощенная, а вентральная – округленная, боковые стороны уплощенные. Начиная с середины первого оборота поперечное сечение округлое, далее становится близким к эллиптическому, далее округло-трапециевидным и с начала второго оборота становится изометрично-трапециевидным. Вентральная сторона слабовыпуклая. Боковые стороны уплощенные, наклонные к вентральной стороне. Дорсальная сторона узкая, сильновогнутая. Умбиликальная стенка широкая, плоская, образующая с плоскостью симметрии угол, близкий к прямому (80-84°). Во взрослом состоянии на раковине отчетливо выражены умбиликальный и вентральный перегибы. Умбилик ступенчатый, умеренно узкий.

Р а з м е р ы в м м и о т н о ш е н и я :

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/39	46.5	23.3	21.7	13.0	0.50	0.47	0.29	0.93
	27.8	13.0	14.2	8.9	0.47	0.51	0.32	1.09

Скульптура. Раковина покрыта тонкими поперечными струйками нарастания с хорошо выраженным синусом на вентральной стороне. Струйки особенно хорошо заметны на начальном обороте. На взрослых стадиях вентральный синус очень глубокий, языковидный. В начале второго оборота вдоль умбиликального края появляются широкие, сглаженные бугорки. Они хорошо заметны на участках с сохранившейся раковинной и едва прослеживаются на ядре. Начиная со второй половины второго оборота, вентральный край становится резким, что также особенно заметно при сохранившейся раковине. *Перегородки* неравномерно вогнутые.

Наибольший прогиб находится ближе к дорсальной стороне. Камеры невысокие, на величину, равную ширине оборота, приходится 4 – 4.5 камеры.



Рис. 5-20. Лопастная линия *Neodomatoceras delicatum* Shchedukhin et Leonova, 2020, голотип ПИН №5668/39.

Перегородочная линия (рис. 5-20) на вентральной части расположено широкое, невысокое седло, осложненное мелкой лопастью в вершине. Латеральные лопасти очень широкие и глубокие, почти равносторонние. Дорсальная лопасть широко округлённая, неглубокая.

Сифон узкий, расположен субцентрально.

Сравнение. От типового вида *Neodomatoceras rarum* Ruzhencev et Shimansky отличается менее широким сечением оборота при сходных размерах (Ш/В=0.93 против 1.10), а также наличием слабо выпуклых бугорков на умбиликальном крае. Кроме этого у нового вида имеется резко выраженный вентральный перегиб между сильно уплощенными вентральной и латеральными сторонами.

Замечания. Единственный экземпляр, который был описан как типовой вид рода *Neodomatoceras* – *N. rarum* (Руженцев и Шиманский, 1954), представлен обломком второго оборота. В связи с этим описание его не совсем полное: нет сведений о первом обороте, его размере и строении, о соотношении ширины и высоты раковины с диаметром, также не была исследована скульптура. Все эти характеристики удалось изучить на имеющемся в нашей коллекции экземпляре. Сравнение образца из Шахтау с голотипом *N. rarum* из коллекции оригиналов – ПИН № 626/67, представленным фрагментом оборота типового вида, показало их существенное различие, на этом основании был выделен новый вид.

Распространение. Верхнеуртинский подъярус Башкортостана.

Материал. Два экземпляра из верхнеуртинских отложений карьера Шахтау.

Род *Foveroceras* Leonova et Shchedukhin, 2023

Типовой вид *Foveroceras magnum* Leonova et Shchedukhin, 2023; карьер Шахтау, Башкортостан, Южный Урал; пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки, нижняя пермь.

Диагноз. Очень крупная инволютная субплатиконовая раковина с параболическим сечением высокого оборота. На ранних и средних стадиях вентральная сторона округленная, без выраженных перегибов, затем она уплощается, и на третьем обороте становится совсем плоской, а к концу его – даже немного вогнутой в центральной части. Боковые стороны широкие, уплощенные, на взрослых стадиях отделены от вентральной резким перегибом. Умбилик очень узкий, глубокий, воронкообразный, без выраженного умбиликального перегиба. Сифон занимает субцентральное положение. Камеры средней высоты, в три раза меньше высоты оборота. Скульптура отсутствует, раковина гладкая. Перегородочная линия с очень глубокой и узкой вентральной лопастью, высоким приостренным наружным седлом, расположенным на вентральном перегибе и очень глубокой асимметричной латеральной лопастью с приостренным основанием, занимающей половину боковой стороны, на приумбиликальной части боковой стороны расположено резко асимметричное высокое и широкое седло. Умбиликальная лопасть асимметричная, узкая, на внутренней стороне оборота находится ещё одно очень высокое и широкое седло с округленной вершиной. Дорсальная лопасть очень узкая и глубокая с аннулярным отростком.

Видовой состав. Типовой вид

Сравнение. От типового рода этого семейства – *Permoceras* Miller et Collinson (Haniel, 1915, табл. LV (10), фиг. 3) отличается более узкой раковиной (Ш/Д 0.37-0.41 против 0.57-0.63) с плоской вентральной стороной и угловатыми вентро-латеральными перегибами на взрослых оборотах. Ганиэль (Haniel, 1915) при описании вида, впоследствии принятого как типовой для рода *Permoceras*, указывает, что сначала ширина превышает высоту оборота, потом они становятся равными, или даже высота превышает ширину, соотношение Ш/В=0.94-1.02, а у уральской формы на всех стадиях высота больше ширины – Ш/В=0.63-0.72. Также отличается значительно более узким умбиликом: Ду/Д 0.05-0.07 против 0.16-0.22. Перегородочная линия *Foveroceras* отличается более широкой вентральной, более симметричной, а не клювовидной латеральной и более глубокой дорсальной лопастями. Основания всех лопастей нового рода (кроме дорсальной) имеют менее заостренную форму.

Foveroceras magnum Leonova et Shchedukhin, 2023

Табл. XI, фиг. 1 а, б; фиг. 2 а-в.

Foveroceras magnum: Леонова, Щедухин, 2023, стр. 31, табл. VI, фиг. 1, 2.

Г о л о т и п – ПИН экз. №5668/200; карьер Шахтау, Башкортостан, Южный Урал; пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки, нижняя пермь.

О п и с а н и е. *Форма*. Взрослая раковина состоит из трех оборотов, очень крупная, субплатиконовая, диаметром до 200 мм и более, инволютная, с высоким параболическим сечением оборота. На первом и половине второго оборота вентральная сторона округленная, затем она уплощается, и на третьем обороте становится совершенно плоской, а к концу его – даже немного вогнутой. Боковые стороны сходятся к вентральной стороне, они широкие, слегка выпуклые, почти плоские, на взрослых стадиях отделены от вентральной резким перегибом. Умбилик очень узкий, глубокий, воронкообразный, без выраженного умбиликального перегиба.

Скульптуру наблюдать не удалось, раковина гладкая.

Перегородки сильновогнутые. Камеры средней высоты, на высоту оборота их приходится три.

Перегородочная линия (рис. 5-21) с очень глубокой и довольно узкой вентральной лопастью, высоким приостренным наружным седлом, расположенным на вентральном перегибе и очень глубокой (2.5 камеры) асимметричной латеральной лопастью с приостренным основанием, занимающей половину боковой стороны. На приумбиликальной части боковой стороны расположено высокое и широкое, резко асимметричное седло. Умбиликальная лопасть узкая, клювовидная. На внутренней стороне оборота находится дорсо-умбиликальное седло, очень высокое и широкое с округленной вершиной. Дорсальная лопасть очень узкая и глубокая с длинным аннулярным отростком.

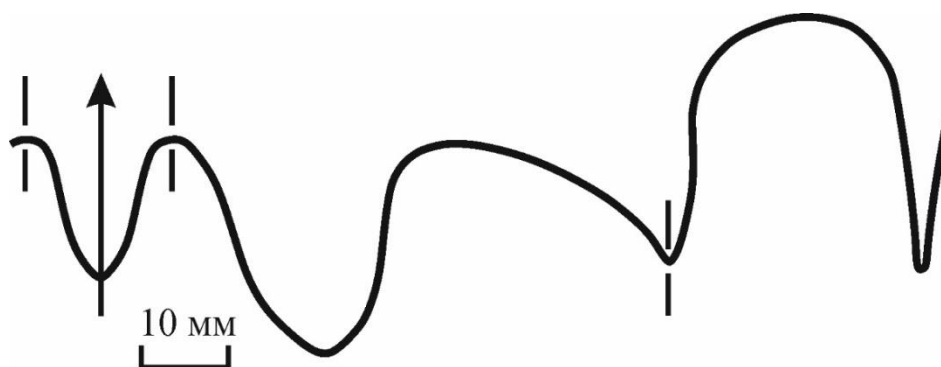


Рис. 5-21. Лопастная линия *Foveroceras magnum* Leonova et Shchedukhin, 2023, голотип ПИН №5668/200.

Сифон занимает субцентрального положение.

Размеры в мм и отношения

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
Голотип	190*	108	78	10	0.57	0.41	0.05	0.72
5668/200		104	69					0.66
5668/203	132	76	48	8	0.58	0.36	0.06	0.63
5668/202	170*	100*	64*	12	0.59	0.38	0.07	0.64?
5668/201		59						

Сравнение. Типовой вид.

Распространение. Пограничные ассельско-сакмарские отложения Башкортостана.

Материал. 12 экземпляров, представленных крупными фрагментами раковины средней и плохой сохранности из пограничных ассельско-сакмарских рифовых известняков карьера Шахтау, Башкортостан.

НАДСЕМЕЙСТВО TRIGONOCERATOIDEA HYATT, 1884

СЕМЕЙСТВО TRIGONOCERATIDAE HYATT, 1884

ПОДСЕМЕЙСТВО THRINCOCERATINAE RUZHENCEV ET SHIMANSKY, 1954

Род *Neothrincoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954

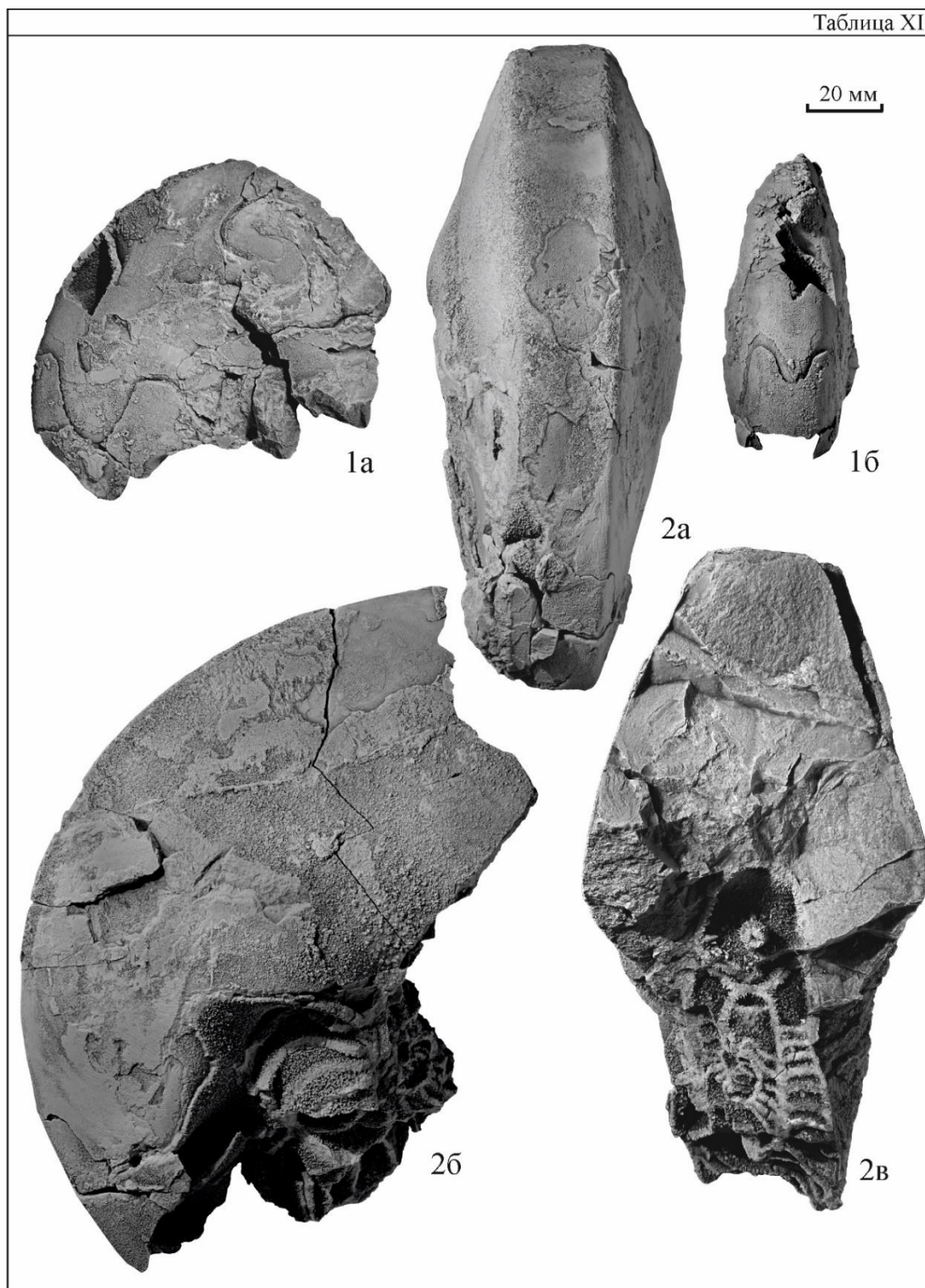
Neothrincoceras aff. *soshkinae* Ruzhencev et Shimansky, 1954

Табл. IX, фиг. 4 а-в.

Neothrincoceras aff. *soshkinae*: Shchedukhin et Leonova, 2020, p. 1142, pl. 13, fig. 4.

Голотип — ПИН № 626/12; левобережье р. Актасты, восточная гряда известняков; артинский ярус, актастинский горизонт.

Описание. *Форма*. Раковина сублатиконовая, полуинволютная. На начальных стадиях роста поперечное сечение оборота округлое, во взрослом состоянии – округленно-гексагональное. Вентральная сторона неширокая, слабовыпуклая. Боковые стороны средней ширины, уплощённые, сходящиеся к вентральной стороне. Во взрослом состоянии на раковине отчётливо выражены умбиликальный и вентральный перегибы. Умбилик ступенчатый, умеренно узкий.



Объяснения к фототаблице XI.

Фиг. 1, 2 – *Foveroceras magnum* Leonova et Shchedukhin, экз. ПИН: №5668/201: а – сбоку, б – с дорсальной стороны; голотип ПИН №5668/200; а – с вентральной стороны, б – сбоку, в – со стороны устья. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/45	52.9	26.8	24.2	15.3	0.51	0.46	0.29	0.90
	40.1	19.8	19.9	14.0	0.49	0.50	0.35	1.0

Скульптура. На имеющемся в нашем распоряжении образце скульптура не сохранилась.

Перегородки сильновогнутые. На величину, равную ширине оборота, приходится три камеры.

Перегородочная линия вентральная лопасть хорошо выражена, широкая, неглубокая. Внешнее седло узкое, округлённое, приходится на вентральный перегиб. Боковая лопасть широкая и глубокая, почти равномерно вогнутая. Внутреннее седло широкое. Дорсальная лопасть не сохранилась.

Сифон наблюдать не удалось.

Сравнение. От *N. uralicum* отличается меньшей относительной шириной оборота ($Ш/Д=0.46-0.50$ против 0.56), большей относительной высотой оборота ($В/Д=0.41-0.51$ против 0.41-0.43), сходящимися к вентральной стороне латеральными сторонами, а также особенностями строения перегородочной линии: меньшей шириной вентральной лопасти.

З а м е ч а н и я . От голотипа (Руженцев и Шиманский, 1954 с. 121, табл. XI, фиг. б) изученный экземпляр отличается немного большей инволютностью раковины, и большей относительной высотой оборота при примерно одинаковом размере раковины. Поскольку в коллекции В.Н. Шиманского имелось всего два экземпляра, то изучить внутривидовую изменчивость не представлялось возможным. Вероятно, пределы описываемых параметров могли быть шире. По всем остальным признакам экземпляр из Шахтау хорошо согласуется с диагнозом вида *Neothrincoceras soshkinae*.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Артинский ярус Южного Урала.

М а т е р и а л . Один экземпляр из верхнеартинских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

НАДСЕМЕЙСТВО KONINCKIOCERATOIDEA NYATT, 1893

СЕМЕЙСТВО KONINCKIOCERATIDAE NYATT, 1900

Род *Millkoninckioceras* Kummel, 1963

?Millkoninckioceras sp.

Табл. XII, фиг. 3 а, б.

?Millkoninckioceras sp.: Shchedukhin et Leonova, 2020, p. 1145, pl. 15, fig. 2.

Описание. Форма. Раковина платиконовая, эволютная, поперечное сечение взрослого (третьего) оборота субгексагональное. Вентральная сторона узкая, уплощенная. Вентральный перегиб вполне отчетливый. Боковые стороны довольно широкие, заметно шире вентральной, уплощенные. На первых двух оборотах вентральная и латеральные стороны округленные, слабо выпуклые, без четко выраженных вентрального и умбиликального перегибов. Умбиликальное отверстие предположительно 5-6 мм. Умбиликальный перегиб округленно-тупоугольный, хорошо выражен. Наибольшая ширина оборота отмечается вблизи умбиликального перегиба. Умбиликальная стенка плоская, довольно широкая, наклонена к плоскости симметрии под углом 50-60°. Умбилик умеренно широкий ($Dy/D=0.48$), ступенчатый.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/33	100.8	31.5	27.4	48.6	0.31	0.27	0.48	0.87

Скульптура представлена тонкими четкими лирами, расположенными полосой в 5.5 мм по периферии вентральной стороны вдоль вентрального перегиба. Число лир с каждой стороны составляет 5-6 штук. Струйки нарастания образуют по центру вентральной стороны глубокий языковидный синус и пересекаются под острым углом с продольными лирами.

Перегородки равномерно вогнутые. Камеры высокие, на величину, равную ширине оборота, приходится около двух камер.

Перегородочная линия. Не сохранилась.

Сифон смещён от центра к вентральной стороне и находится от нее примерно на одну третью часть высоты оборота.

Сравнение и замечания. В изученной коллекции имеется одна крупная широкоэволютная раковина, представленная неполным ядром, которая по ряду признаков может быть отнесена к роду *Millkoninckioceras* Kummel, 1963. Вместе с этим, в отличие от типичных представителей рода, по форме поперечного сечения последнего оборота и своеобразной скульптуре этот экземпляр сравним с раннекаменноугольным монотипическим родом *Epidomatoceras* Turner. Поскольку

последний характеризуется перегородочной линией с высоким угловатым вентральным седлом, а на нашем экземпляре такового наблюдать не удалось, то до получения более веского обоснования мы с некоторым сомнением относим его к роду *Millkoninckioceras*. Следует отметить, что и этот род изучен явно недостаточно, и требуются дополнительные исследования, чтобы определить его место в системе наутилид и точно определить видовой состав. Известные на настоящее время представители рода *Millkoninckioceras* распространены преимущественно в каменноугольных отложениях Европы и, главным образом, Северной Америки. Единственный вид *M. bibbi* Miller et Kemp известен из нижнепермских отложений Техаса.

Распространение. Нижняя пермь, артинский ярус Башкортостана.

Материал. Один экземпляр из верхнеартинских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

НАДСЕМЕЙСТВО RUTCERATOIDEA HYATT, 1884

СЕМЕЙСТВО DENTOCERATIDAE RUZHENCEV ET SHIMANSKY, 1954

Род *Dentoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954

Dentoceras magnum Ruzhencev et Shimansky, 1954

Табл. XII, фиг. 2.

Dentoceras magnum: Руженцев и Шиманский, 1954, с. 143, табл. XV, фиг. 1; Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1133, pl. 11, fig. 4.

Голотип — ПИН № 442/262; левобережье р. Актасты, восточная гряда известняков; артинский ярус, актастинский горизонт.

Описание. *Форма*. Раковина крупная, коническая, очень слабо согнутая. Поперечное сечение в начальной части раковины широко овальное, с возрастом становится близким к трапециевидному в результате формирования перегибов на краях боковых сторон. Раковина представлена только жилой камерой, газовые камеры отсутствуют. Апикальный конец широкий, округлённый и тупой, образует угол в 35°. Вентральная сторона сильновыпуклая. Дорсальная сторона почти прямая, плоская.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	ш	в	Ш	В	ш/в	Ш/В	Дл	Угол А, °
5668/47	24.6	20.6	48.3	43.2	1.20	1.12	50.5	35

Скульптура. Ядро гладкое.

Перегородки и перегородочная линия отсутствуют.

Сифон. Принято считать, что желобок на вентральной стороне является отпечатком сифона (Руженцев, Шиманский, 1954). Видимая часть составляет около 20 мм.

Сравнение. От двух других видов этого рода, известных в настоящее время, отличается углом расширения раковины: от позднеасакмарского *D. ultuganense* Ruzhencev et Shimansky – большим (35° против 25°), а от раннеартинского *D. latum* Ruzhencev et Shimansky – меньшим (35° против 44 - 46°).

Замечания. Семейство Dentoceratidae Ruzhencev et Shimansky, 1954 включает два рода наутилид, практически лишенных фрагмокона. Предполагается, что у *Dentoceras* газовые камеры сбрасывались моллюском сразу после выхода из яйца (Руженцев и Шиманский, 1954). По мнению авторов семейства, такая стратегия определялась условиями обитания, при которых моллюск возвращался к бентосной жизненной форме. Принадлежность дентоцератид к классу головоногих моллюсков остается дискуссионной. Руженцев и Шиманский (1954) описали три вида – *D. latum*, *D. ultuganense*, *D. magnum* и включили это семейство в состав наутилид. Позже Флауэр (Flower, 1964) описал новый вид *D. belemnitifforme* Flower, 1964 из нижнего пенсильвания и отнёс семейство Dentoceratidae к подотряду Oncoceratina. Таким образом, в настоящий момент в состав *Dentoceras* входят четыре вида. Сравнительно недавно американские исследователи описали новый род *Grafordites* Niko et Mapes в составе семейства Dentoceratidae, без указания принадлежности к определённому подклассу и отряду. *Grafordites* происходит из позднепенсильванских отложений Техаса (Niko, Mapes, 2019). От рода *Dentoceras* его отличает более узкоконическая форма раковины с поперечными грубыми рёбрами. В настоящий момент невозможно установить таксономическое положение этих своеобразных форм в системе моллюсков. Возможно, обнаружение нового материала из раннего и среднего карбона позволит разобраться в этом непростом вопросе.

Распространение. Нижнепермские отложения Южного Урала.

Материал. Два экземпляра из верхнеасельских-нижнеасакмарских, четыре – из раннеартинских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

***Dentoceras latum* Ruzhencev et Shimansky, 1954**

Табл. XII, фиг. 3.

Dentoceras latum: Руженцев и Шиманский, 1954, с. 143, табл. XIV, фиг. 2; Shchedukhin et Leonova, 2020, p. 1147, pl. 16, fig. 5.

Голотип — ПИН № 442/259; Южный Урал, левобережье р. Актасты, восточная гряда известняков; артинский ярус, актастинский горизонт.

Описание. *Форма*. Раковина крупная, ширококоническая, весьма слабо согнутая, в поперечном сечении широкоовальная. Апикальный конец широкий, округлённый и тупой, образует угол в $44 - 46^\circ$. Дорсальные края не выражены. На вентральной стороне, в начале конуса раковины, имеется так называемый «сифонный желобок», длиной до 25 - 30 мм.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	В	Ш	Ш/В	Угол А, °
5668/61	23.6	25.9	1.09	44°

Скульптура на ядре не отражена. Раковинный слой не сохранился.

Перегородки и перегородочная линия отсутствуют.

Сифон предположительно оставил след в виде желобка на вентральной стороне, длина его видимой части колеблется от 10 до почти 30 мм.

Сравнение. Наиболее важным отличием данного вида от других является угол расширения — $44 - 46^\circ$ против 25° у поздне-сакмарского *D. ultuganense* Ruzhencev et Shimansky и 35° у сакмарско-артинского *D. magnum* Ruzhencev et Shimansky.

Распространение. Артинские отложения Южного Урала.

Материал. Шесть экземпляров из верхнеартинских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

СЕМЕЙСТВО SCYPHOCERATIDAE RUZHENCEV ET SHIMANSKY, 1954

Род *Scyphoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954

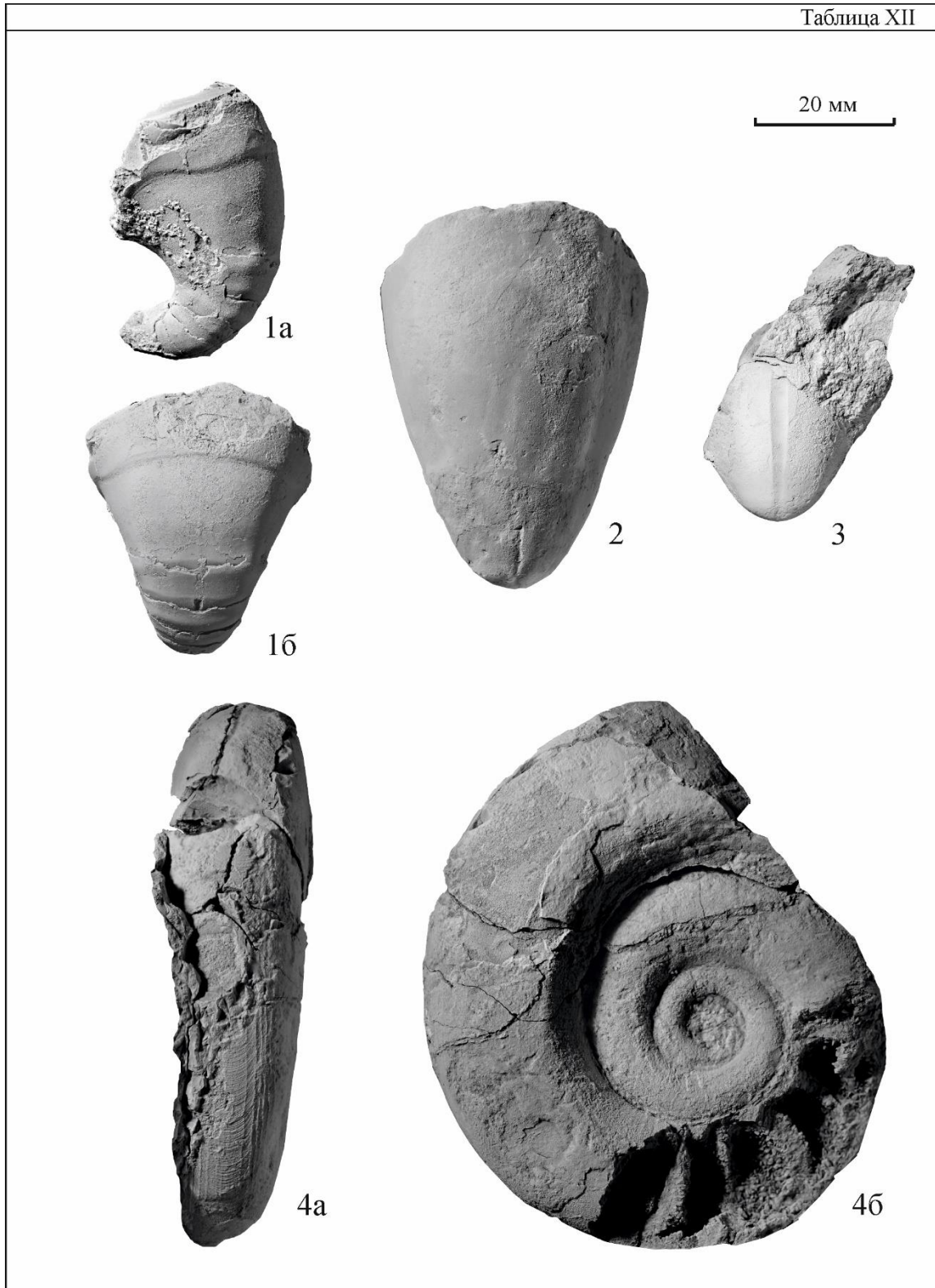
Scyphoceras angulatum Ruzhencev et Shimansky, 1954

Табл. XII, фиг. 1 а, б.

Scyphoceras angulatum: Руженцев, Шиманский, 1954, с. 137, табл. XIII, фиг. 5.

Голотип — ПИН № 626/20; левый берег р. Актасты, западная гряда известняков; артинский ярус.

Описание. *Форма*. Раковина средних размеров, экзогастрически согнутая, быстро расширяющаяся в ширину и менее интенсивно — в высоту (Ш/В=1.20). Угол расширения 48° . Поперечное сечение округло-трапециевидное, ширина преобладает над высотой. Вентральная сторона уплощённая. Вентро-латеральный край отчётливый. Угол между вентральной и латеральной стороной составляет 117° . Латеральные



Объяснения к фототаблице XII.

Фиг. 1 – *Scyphoceras angulatum* Ruzhencev et Shimansky, экз. ПИН №5668/223: а – сбоку, б – с вентральной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.
 Фиг. 2 – *Dentoceras magnum* Ruzhencev et Shimansky экз. ПИН №5668/47, с вентральной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

Фиг. 3 – *D. latum* Ruzhencev et Shimansky экз. ПИН №5668/61, с вентральной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.

Фиг. 4 – ?*Millkoninckioceras* sp. экз. ПИН №5668/33: а – с вентральной стороны, б – сбоку. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.

стороны плоские. Дорсальная сторона и умбиликальные стенки образуют единую широко-округлённую поверхность. Перегиб между латеральной и дорсальной сторонами образует сглаженный в вершине острый угол.

Скульптура. Сохранившаяся часть раковины несёт на себе тонкие изогнутые струйки. На ядре раковины на вентральной и латеральных сторонах видны поперечные рёбра, по одному ребру на каждой камере фрагмокона. На вентро-латеральном перегибе у каждого ребра имеются утолщения в виде небольших симметричных бугорков.

Перегородки сильновогнутые. Камеры низкие, на срединный диаметр приходится 3.5 камеры.

Перегородочная линия прямая, расположена перпендикулярно продольной оси раковины. На вентральной стороне ядра иногда остаётся узкая прямоугольная лопасть в месте прилегания сифона к стенке раковины.

Сифон узкий, прилегает к вентральной стороне

Сравнение. От остальных видов этого рода отличается угловатым поперечным сечением и немного бóльшим углом расширения (48° против 43-45°).

Распространение. Артинские отложения Южного Урала.

Материал. Один экземпляр (экз. ПИН № 5668/223) из верхнеартинских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

ОТРЯД ONCOCERIDA?

INSERTA FAMILIA

Род *Barskoceras* Leonova et Shchedukhin, 2020

Barskoceras: Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1115

Типовой вид – *Barskoceras mirum* Leonova et Shchedukhin, gen. et sp. nov. из верхнеассельских отложений шихана Шах-Тау, Башкортостан.

Диагноз. Раковина крупная, циртоконическая, экзогастрическая, с трохонидным навиванием первого оборота, быстро возрастает в ширину и высоту. Сечение оборота круглое или незначительно сжато в дорсо-вентральном направлении. Поверхность раковины покрыта тонкими линиями нарастания. Фрагмокон составляет почти целый оборот. Камеры небольшой высоты.

Перегородочная линия почти прямая, без выраженных лопастей и седел. Сифон узкий, без внутрисифонных отложений имеет краевое вентральное расположение.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение и замечания. И.С. Барсков первым предположил, что описываемые формы могут быть отнесены к отряду Oncocerida по форме раковины, близкой к некоторым среднедевонским или каменноугольным формам (Барсков и др., 2018). Отнесение к онкоцеридам определяется циртоконической, экзогастрической формой раковины с узким краевым вентральным сифоном, лишенным внутрисифонных образований. По мнению Ф.А. Журавлевой (1974) это наиболее распространенный тип сифона среди онкоцерид. Кроме этой группы, подобный сифон типичен и для наутилид. Мы не смогли найти близких к изученным форм ни среди описанных таксонов онкоцерид, ни среди наутилид. От обладающих циртоцераконовой раковинной наутилид из семейств Airoceratidae Hyatt, 1883 и Scyphoceratidae Ruzhencev et Shimansky, 1954, башкирские цефалоподы отличаются формой раковины со слегка трохойдным навиванием начального оборота, практически круглым поперечным сечением, высотой камер, отсутствием лопастей и седел в перегородочной линии и очень крупными размерами. Выяснение семейственной принадлежности рода из-за недостаточной изученности весьма скудного материала в настоящее время вызывает затруднение. Мы надеемся, в будущем новые находки помогут решить этот вопрос более аргументированно.

***Barskoceras mirum* Leonova et Shchedukhin, 2020**

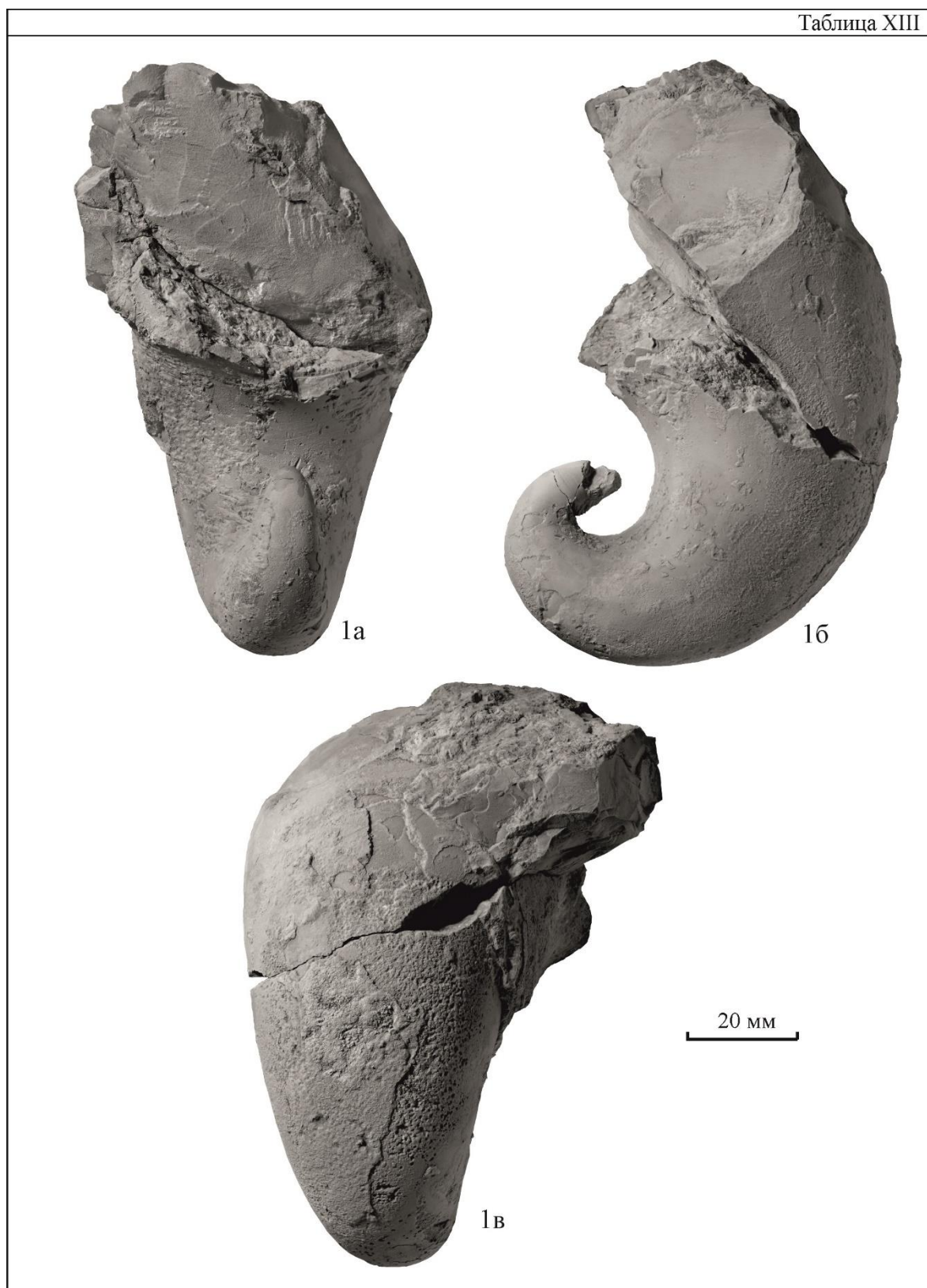
Табл. XIII, фиг. 1 а-в.

Barskoceras mirum: Leonova et Shchedukhin, 2020, p. 1115, pl. 5, fig. 1, pl. 6, fig.

1.

Голотип – ПИН № 5668/2; карьер Шахтау, Башкортостан; верхи ассельского яруса.

Описание. *Форма*. Раковина крупная, согнутая, экзогастрическая, с едва заметным трохойдным навиванием (начальная часть раковины, образующая завиток, отклоняется от плоскости симметрии примерно на 3-4°). Оборот очень быстро возрастает в ширину и высоту, причем боковые стороны имеют немного большую скорость расширения (угол $A=30-32^\circ$). Сечение оборота незначительно сжато в дорсо-вентральном направлении. Фрагмокон составляет почти всю сохранившуюся часть раковины. Жилая камера и устье не сохранились.



Объяснения к фототаблице XIII.

Фиг. 1 – *Baraskoceras mirum* Leonova et Shchedukhin, экз. ПИН № 5668/1: а – со стороны устья, б – сбоку, в – с вентральной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Дс	Дб	дс	Дб	Дл	Дб/Дс	дб/дс	К (камер/Дб)	Угол А, °
5668/2	68.3	68.4	26.9	24.7	124.1	1.0	0.92	10	30
5668/1	57.6	64.3	18.2	17.9	114.2	1.12	0.98	8	32
5668/70	54.0	57.0	33.5	32.3	80.2	1.06	0.96	9	30

Скульптура. На сохранившихся фрагментах раковины наблюдаются очень тонкие поперечные линии нарастания.

Перегородки слабо, равномерно вогнутые. Камеры низкие. На взрослой стадии на величину, равную большому диаметру оборота (55-68 мм), приходится восемьдесят камер.

Перегородочная линия прямая, расположена перпендикулярно к продольной оси раковины. Лопастей и седел не наблюдается.

Сифон узкий, без внутренних структур, краевой, расположен на вентральной (выпуклой) стороне раковины.

Замечания. И.С. Барсков указывал на отличия, отмечаемые между двумя хорошо сохранившимися экземплярами, и придавал им видовой или даже родовой ранг (Барсков и др., 2018). Предполагалось, что две формы с сохранившимся завитком (экз. ПИН № 5668/1 и 5668/2) отличаются высотой камер и наличием короткого фрагмента у одного из них (экз. ПИН № 5668/1). После более полной обработки этих образцов выяснилось, что оба они представлены практически целиком фрагментами, а жилые камеры не сохранились. В 2019 г. был найден ещё один экземпляр (ПИН № 5668/70), представленный довольно крупным обломком фрагмента, на котором хорошо видны перегородочные линии. Число камер при максимальных размерах раковины на всех трех экземплярах колеблется в небольших пределах, от 8 до 10 на величину, равную ширине оборота, т.е. высота камер почти одинаковая. Единственным отличием между изученными экземплярами является немного отличающаяся форма поперечного сечения взрослого оборота, что подтвердилось и нашими исследованиями на полностью отпрепарированном материале (Дб/Дс колеблется от 1.0 до 1.12 с промежуточным значением 1.06 у экз. ПИН № 5668/70). Скульптура, характер перегородочной линии и краевое расположение

узкого сифона у всех имеющихся экземпляров очень сходны. Эти особенности послужили основанием для отнесения всех исследованных образцов к одному виду.

Распространение. Нижняя пермь. Верхнеассельские отложения; Башкортостан.

Материал. Пять экземпляров из верхнеассельских-нижнесакмарских отложений карьера Шахтау, Башкортостан Шахтау.

ПОДКЛАСС ORTHOCERATOIDEA KUHN, 1940

ОТРЯД ORTHOCERIDA KUHN, 1940

СЕМЕЙСТВО PSEUDORTHOCERATIDAE FLOWER ET CASTER, 1935

Род *Uralorthoceras* Shimansky, 1951

Uralorthoceras tzwetaevae Shimansky, 1951

Табл. XIV, фиг. 6, 7, 8.

Uralorthoceras tzwetaevae: Шиманский, 1951, с. 19; Девингталь, 1951 стр. 1140, рис. 2а, б; Шиманский, 1954, с. 103, табл. IV, фиг. 1-8; Shchedukhin et Leonova, 2020, р. 1149-1150, pl. 16, fig. 2.

Голотип — ПИН № 626/55; правобережье р. Белгушки, в 1,5 км к северу от дер. Богословки; артинский ярус.

Описание. *Форма.* Раковина ортоцераконовая, узкокониическая, умеренно расширяющаяся, с углом расширения 4-10°. Поперечное сечение оборота округлое или овальное, уплощённое дорсо-вентрально. У разных экземпляров отношение Дб/Дс варьируется от 1,02 до 1,17. Устье открытое.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Дс	Дб	дс	дб	Дл	Дб/Дс	дб/дс	К	Ч	Угол А,°
5668/16	12.6	14.2	11.7	13.1	7.4	1.1	1.1	4	25	6
5668/17	12.7	14.6	9.2	12.1	18.9	1.1	1.3	4.5	5.50	6
5668/18	11.2	13.2	10.7	12.1	11.4	1.2	1.1	3.8	3.50	8

Скульптура. Поперечные струйки; мелкие, случайно разбросанные по поверхности ядра ямки. На некоторых экземплярах заметен спинной штрих. На ядрах жилых камер присутствует широкий и глубокий пережим, являющийся отражением

утолщения раковины в этом месте. На поверхности раковины в месте внутреннего утолщения скульптура только в виде поперечных струек.

Перегородки перпендикулярны продольной оси раковины, незначительно вогнуты. Камеры средней высоты. Внутри камер на стенках расположены толстые и многослойные отложения. У взрослых раковин последние камеры низкие, вогнутость перегородки в них равняется почти половине высоты камеры.

Перегородочная линия перпендикулярна продольной оси раковины, иногда слабонаклонная, извилистая. На ней наблюдаются широкая и неглубокая вентральная лопасть и слабозаметная дорсальная.

Сифон расположен между центром и вентральной стороной, смещён от центра на расстояние 0.2 - 0.3 короткого диаметра раковины. Сифонные трубки короткие, сильно отогнутые. Сифонные кольца почти цилиндрические, в верхней части немного шире, чем в нижней.

Сравнение и замечания. От *U. verneuili* Möller отличается более развитой перегородочной линией с вентральной и дорсальной лопастями, а также положением сифона (у данного вида сифон заметно смещён к вентральной стороне) и его строением — более отогнутыми сифонными трубками. Кроме этого, наблюдаются отличия в скульптуре (в случае сохранения раковинного слоя) — у *U. tzwvetaevae* поверхность покрыта тонкими струйками разной толщины, в то время как у *U. verneuili* раковина совершенно гладкая.

Шиманский (1954) указывает, что три образца из его коллекции *U. tzwvetaevae*, насчитывающей в целом 168 экземпляров, происходят из Шахтау. У одного из них Шиманский (1954, с. 104) отмечает наличие «в верхней половине жилой камеры широкого, глубокого пережима». Изучение оригиналов позволило установить присутствие этого пережима и у других экземпляров в коллекции. Более того, на эту особенность впервые было обращено внимание ещё раньше (Девингталь, 1951). В нашей коллекции у всех экземпляров *U. tzwetaevae* с сохранившейся жилой камерой присутствует такой пережим. По-видимому, эту особенность можно считать характерной именно для этого вида.

Распространение. Артинские отложения Южного Урала.

Материал. 29 экземпляров из верхнеартинских и ассельско-сакмарских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

***Uralorthoceras verneuili* (Möller, 1862)**

Табл. XIV, фиг. 3.

Orthoceratites verneuili: Мёллер, 1862, с. 461, табл. VI, фиг. 6.

Uralorthoceras verneuili: Шиманский, 1954, с. 106, табл. V, фиг. 1-5; Shchedukhin et Leonova, 2020, p. 1150, pl. 16, fig. 1.

Голотип не указан.

Описание. *Форма.* Раковина средних размеров, ортоцераконовая, узкоконическая, умеренно расширяющаяся, с углом расширения от 3 до 9°. В поперечном сечении имеет форму от круглой на начальных стадиях роста до овальной, уплощённой дорсо-вентрально. Устье открытое. На последних камерах взрослой особи может проявляться уплощённость с вентральной стороны. Отношение Дб/Дс колеблется от 1.04 до 1.20.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН	Дб	Дс	дб	Дс	Дл	Дб/Дс	К	Ч	Угол А,°
№5668/23	16.8	14.0	14.1	12.8	16.7	1.2	3.5	4	9

Скульптура. Поверхность раковины гладкая, не несёт на себе скульптуры. На некоторых экземплярах хорошо выражен спинной штрих.

Перегородки вогнуты на глубину, равную четверти большого диаметра раковины. По свидетельству Шиманского (1954), в невысоких камерах развиты толстые, многослойные отложения.

Перегородочная линия почти прямая, перпендикулярна продольной оси раковины. На вентральной стороне имеется очень слабо выраженная лопасть, на дорсальной стороне лопасть практически не заметна.

Сифон немного смещён от центра, на молодых раковинах может иметь вид центрального. Сифонные кольца цилиндрические, их ширина немного больше диаметра сифонных трубок.

Сравнение приведено в описании *U. tzwetaevae*.

Распространение. Верхнеуртинские отложения Южного и Среднего Урала.

Материал. Один экземпляр из верхнеуртинских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

Род *Dolorthoceras* Shimansky, 1954
***Dolorthoceras stiliforme* Shimansky, 1948**

Табл. XIV, фиг. 3.

Orthoceratites siphocentrale: Кротов (pars), 1885, с. 191, табл. 1, фиг. 2;

Dolorthoceras stiliforme: Шиманский, 1948а, с. 871, рис 1а, б.; 1954, с. 113, табл. I, фиг. 1-10, табл. 2, фиг.1-6; Shchedukhin et Leonova, 2020, p. 1150, pl. 16, fig. 3.

Голотип не указан.

Описание. Форма. Раковина средних размеров, прямая, узкоконическая, умеренно расширяющаяся кверху. Апикальный угол у взрослых особей составляет 4 - 7°, у эмбриональных раковин немного меньше 4°. Поперечное сечение округлое. Устье широко открытое.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Дс	Дб	Дс	дб	Дл	Дб/Дс	Дб/дс	К(камер/диаметр)	Угол А,°
5668/65	7.3	7.3	6.0	6.1	13.2	1.0	1.02	2	5

Скульптура представлена извилистыми, немного различающимися по толщине и расстоянию между ними поперечными струйками.

Перегородки значительно вогнутые. Камеры высокие, составляют около 2/3 большего диаметра раковины.

Перегородочная линия расположена перпендикулярно к продольной оси раковины, с узкими, очень неглубокими лопастями и сёдлами.

Сифон узкий, центральный. Отложения развиты на стенках внутри камер.

Сравнение и замечания. От близкого *D. siphocentrale* (Krotow), распространенного также в сакмарско-артинских отложениях Южного и Среднего Урала, отличается отсутствием сетчатой скульптуры.

Распространение. Верхнеартинские отложения Южного Урала.

Материал. 20 экземпляров из верхнеартинских отложений карьера Шахтау.

***Dolorthoceras siphocentrale* (Krotow, 1885)**

Табл. XIII, фиг. 9.

Orthoceratites siphocentralis: Кротов, 1885, стр.191, табл. I, фиг. 3.

Dolorthoceras siphocentrale: Девингталь, 1951, стр. 1140, рис. 3; Шиманский, 1954, стр. 111, табл. 1, фиг. 11, 12.

Голотип — ГМ КГУ №8/449, Халдинская гора на р. Косьве, верхняя часть артинского яруса.

Описание. Форма. Раковина прямая, среднего размера, умеренно расширяющаяся. Поперечное сечение округлое. Апикальный угол от 3.5 до 8°. Устье открытое. Эмбриональная часть раковины узко-округлённая, слегка согнутая.

Скульптура. Поверхность раковины, начиная с самых первых камер, покрыта тонким сетчатым орнаментом, образованным сочетанием тонких продольных лир и более грубых поперечных рёбер. На некоторых образцах скульптура несколько сглаженная, на других более чётко выраженная. Это можно объяснить различной степенью сохранности раковинного материала.

Перегородки вогнуты на половину высоты камеры. На диаметр раковины приходится немногим более двух камер фрагмокона.

Перегородочная линия прямая, перпендикулярная продольной оси раковины.

Сифон субцентральный, ортохоанитовый.

Сравнение от *D. stiliforme* отличается формой эмбриональной раковины и скульптурой со значительно более выраженными продольными лирами, в результате сетчатый рисунок более отчётливый.

Замечания. В работе, посвящённой некоторым прямораковинным цефалоподам Шахтау (Щедухин, 2021), представитель этого вида был ошибочно отнесён к *Pseudorthoceras neumannae* Shimansky. Изучение раковин этих видов под электронным микроскопом позволило выявить существенные отличия в их микроскульптуре и отнести имеющийся в нашем распоряжении материал к *Dolorthoceras stiliforme* (см. главу 9, рис. 9-3).

Распространение. Сакмарский, артинский ярусы Южного Урала.

Материал. Шесть экземпляров плохой и удовлетворительной сохранности из артинских отложений карьера Шахтау.

Род *Shikhanoceras* Shimansky, 1954

***Shikhanoceras sphaerophorum* Shimansky, 1954**

Рис. 9-4 а, б, рис. 9-5.

Shikhanoceras sphaerophorum: Шиманский, 1954, стр. 118, табл. III, фиг. 1-9.

Голотип — ПИН № 442/9408. Гора Торатау в Стерлитамакском районе республики Башкортостан, верхнеартинские отложения.

Описание. Форма. Раковина среднего размера, прямая, равномерно расширяющаяся. Апикальный угол составляет 4-7°. Эмбриональная часть раковины имеет булавовидную форму и состоит из 5 камер, первая из которых представляет собой полусферу.

Скульптура. на поверхности взрослой раковины представлена поперечными струйками. На эмбриональной части раковины наблюдается крайне своеобразная скульптура. Она представлена множеством ямочек, которые формируют сетчатый узор. Ямочки в размере не превышают 25 микрон, каждый ряд ямок немного смещён относительно другого. Ямочки имеют сложную форму: их задняя (расположенная ближе к апикальному концу раковины) и передняя (ближе к устью) части U-образно выгнуты вперёд, боковые стороны практически прямые. В сужающейся части эмбриона они постепенно исчезают, им на смену приходят поперечные лиры и пережимы.

Перегородки вогнуты на половину высоты камер. Камеры высокие, до $\frac{3}{4}$ от срединного диаметра раковины.

Перегородочная линия прямая, перпендикулярная продольной оси раковины.

Сифон субцентральный.

Распространение. Сакмарский, артинский ярусы Южного Урала.

Материал. Пять начальных частей раковин из артинских отложений карьера Шахтау.

Род *Bitaunioceras* Shimizu et Obata, 1936

***Bitaunioceras krotowi* Dewingthall, 1951**

Табл. XIV, фиг. 5, 10.

Orthocerastites sp.: Кротов, 1885, стр. 197, табл. 1, фиг. 4, 5.

Bitaunioceras krotowi: Девингталь, 1951, стр. 1139, рис. 1; Шиманский, 1954, стр. 125, табл. VII, фиг. 1-5, табл. IX, фиг. 4-6, табл. XII, фиг. 3.

Голотип — ПГНИУ №4/5, Пермский край, Халдина гора, р. Косьва; артинский ярус.

Описание. Форма. Раковина средних размеров, в поперечном сечении округлая. Апикальный угол от 2.5 до 7°. Устье открытое.

Размеры в мм и отношения

Экз. ПИН №	Д	д	Дл	К(камер/диаметр)	Угол А,°

5668/82	10.7	6.5	35.4	2	7.5
5668/99	3	0.9	32.1	2	7
5668/101	5.8	1.6	51.9	1.75	5
5668/130	8	4.6	31.4	~2	4

Скульптура. На поверхности раковины развиты тонкие поперечные струйки нарастания. На некоторых экземплярах хорошо заметны характерные для этого рода пережимы, являющиеся отражением утолщений раковины на ядре. Точное назначение таких структур неясно.

Перегородки вогнуты примерно на высоту одной камеры. Камеры средней высоты.

Перегородочная линия практически прямая, перпендикулярная продольной оси раковины.

Сифон ортохоанитовый, занимает от центрального до субцентрального положения, слегка смещённого к вентральной стороне.

Сравнение и замечания. В настоящее время известно не менее 12 видов, относимых к роду *Bitaunioceras* (таблица 5-1).

№ п/п	Виды <i>Bitaunioceras</i>	Место, возраст
1	<i>B. bitauniense</i> (Haniel, 1915)	Тимор, нижняя пермь (Bitauni beds, кунгур)
2	<i>B. coahuilense</i> Miller, 1944	Мексика, нижняя пермь (Leonardian, кунгур)
3	<i>B. gradatum</i> Gemellaro, 1890	Сицилия, пермь (Sosio limestones, ворд-чансин (Jones et al., 2015))
4	<i>B. zonatum</i> Gemellaro, 1890	Сицилия, средняя-верхняя пермь (Sosio limestones, ворд-чансин)
5	<i>B. waageni</i> Gemellaro, 1890	Сицилия, средняя-верхняя пермь (Sosio limestones, ворд-чансин)
6	<i>B. oeherti</i> Gemellaro, 1890	Сицилия, средняя-верхняя пермь (Sosio limestones, ворд-чансин)
7	<i>B. elegantum</i> Gemellaro, 1890	Сицилия, средняя-верхняя пермь (Sosio limestones, ворд-чансин)
8	<i>B. texanum</i> Miller et Youngquist, 1949	Мексика, нижняя пермь (Wolfcamp Formation, сакмара)
9	<i>B. krotowi</i> Dewingthall, 1951	Южный Урал, нижняя пермь (сакмара-арти)
10	<i>B. undulatum</i> Niko et Nishida, 1987	Хонсю, нижняя пермь (Mizuayadani Formation, сакмара (Niko, Nishida, 1987))
11	<i>B. buckhornense</i> (Smith, 1938)	Северная Америка, Верхний карбон

		(Desmoinesian stage, пенсильваний)
12	<i>B. inordinatum</i> Shimansky, 1996	Памир, нижняя пермь (Болорский подъярус, кунгур)

Таблица 5-1. Видовой состав рода *Bitaunioceras* Shimitzu et Obata, 1936.

Подавляющее большинство видов происходит из пермских отложений, только один вид, *B. buckhornense* (Smith), описан из пенсильвания Оклахомы (Niko et al., 2018). Описанный вид отличается от американского вида более часто расположенными поперечными лирами и бóльшим углом расширения, от *B. coahuilense* Miller и *B. texanum* Miller et Youngquist из нижней перми Северной Америки — менее высокими камерами, которые составляют только половину от диаметра раковины. От большинства видов с Сицилии отличается более низкими камерами и бóльшим апикальным углом, а также скульптурой на поверхности раковины. От типового вида *B. bitauniense* (Haniel) отличается более низкими камерами и пережимами, расположенными через неравные промежутки на ядре раковины. От памирского *B. inordinatum* Shimansky отличается округлым поперечным сечением и более низкими камерами. От японского *B. undulatum* Niko et Nishida из сакмарских отложений южноуральский вид отличается бóльшим углом расширения.

Распространение. Сакмарские и артинские отложения Южного и Среднего Урала.

Материал. 11 экземпляров из артинских отложений карьера Шахтау.

СЕМЕЙСТВО KIONOCERATIDAE HYATT, 1900

Род *Kionoceras* Hyatt, 1900

Kionoceras serenum Shimansky, 1954

Табл. XIV, фиг. 4.

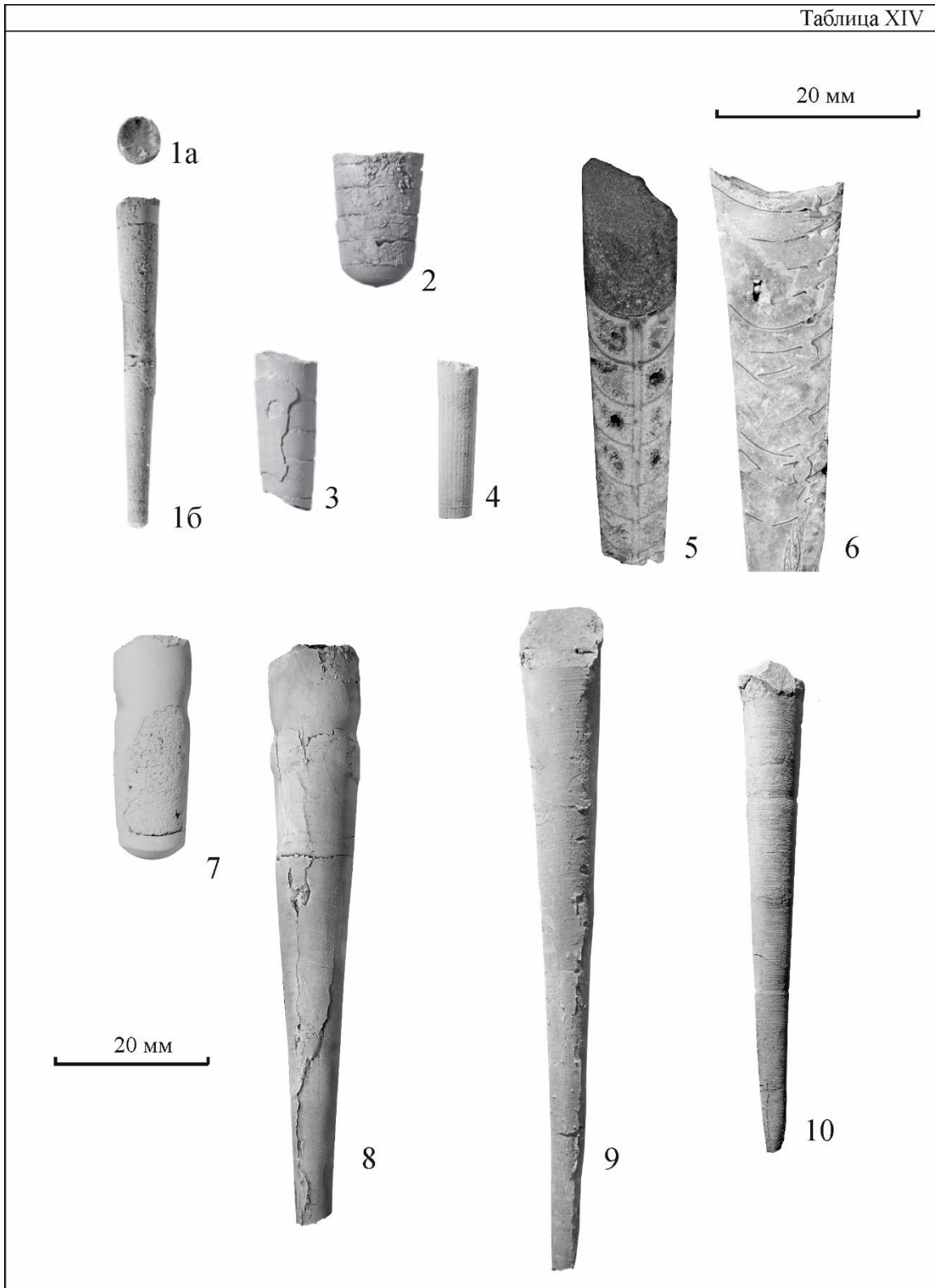
Kionoceras serenum: Шиманский, 1954, стр. 132, Табл. III, Фиг. 10-12.

Голотип — ПИН № 442/11350. Казахстан, Актюбинская обл., р. Табантал; ассельский ярус.

Описание. *Форма*. Раковина среднего размера, прямая, медленно расширяющаяся (апикальный угол 2.5-5°). Поперечное сечение практически круглое.

Размеры в мм и отношения

Экз. ПИН №	Д	д	Дл	К	Угол А,°
5668/117	5.2	4	20.7	4	4



Объяснения к фототаблице XIV.

Фиг. 1 – *Hemibacrites ellipsoidalis* Shimansky, экз. ПИН №5668/86: а – вид со стороны устья, сифон сверху; б – с вентральной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.

Фиг. 2 – *Uralorthoceras verneuili* (Möller), экз. ПИН №5668/23, с дорсальной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.

Фиг. 3 – *Dolorthoceras stiliforme* Shimansky, экз. ПИН №5668/68, с дорсальной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.

Фиг. 4 – *Kionoceras serenum* Shimansky, экз. ПИН №5668/111, с дорсальной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; сакмарские отложения.

Фиг. 5 – *Bitauioceras krotowi* Dewingthal, экз. ПИН №5668/82, пришлифовка, вентральная сторона справа. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.

Фиг. 6-8 – *Ur. tzwetaevae* Shimansky; **6** – экз. ПИН №5668/105, пришлифовка, вентральная сторона справа; **7** – экз. ПИН №5668/85, с дорсальной стороны; **8** – экз. ПИН №5668/10, с дорсальной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.

Фиг. 9 – *D. siphocentrale* (Krotow), экз. ПИН №5668/104, с дорсальной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.

Фиг. 10 – *B. krotowi* Dewingthal, экз. ПИН №5668/100, с дорсальной стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинские отложения.

Скульптура состоит из продольных рёбер, числом от 20 до 23 у разных особей. Рёбра уже промежутков между ними примерно в три раза.

Перегородки вогнуты на высоту 1.5-2 камер. Камеры низкие, их высота составляет от половины до 1/3 диаметра раковины.

Перегородочная линия прямая, расположена под прямым углом к продольной оси раковины.

Сифон расположен между центром и вентральной стороной раковины. Сифонные трубки прямые.

Сравнение и замечания. От *Kionoceras* sp. из пенсильвания Северной Америки (Newell, 1936) отличается более высокими камерами фрагмокона. От каменноугольного *Kionoceras kalashnikov* Shimansky с Северного Урала – меньшим числом рёбер (20-23 против 30) и сифоном, немного смещённым от центра.

По свидетельству Шиманского (1954), на экземплярах с сохранившимся раковинным слоем присутствуют тонкие и очень частые поперечные струйки нарастания, которые расположены практически без промежутков между ними. На нашем материале эту особенность наблюдать не удалось.

Распространение. Ассельские-сакмарские отложения Южного Урала.

Материал. Четыре экземпляра, представленные фрагментами раковин и их отпечатками из сакмарских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

ПОДКЛАСС VASTRITOIDEA SHIMANSKY, 1951

ОТРЯД VASTRITIDA SHIMANSKY, 1951

СЕМЕЙСТВО VASTRITIDAE SHIMANSKY, 1951

Род *Ctenobactrites* Shimansky, 1951

Ctenobactrites costatus Shimansky, 1951

Табл. XV, фиг. 1 а-г, фиг. 2.

Stenobactrites costatus: Шиманский, 1951, стр. 867, рис. 1; 1954, стр. 81, табл. IX, фиг. 3.

Г о л о т и п — ПИН № 442/2, Казахстан, Актюбинская обл., р. Актасты, восточная гряда; нижнеартинские отложения.

О п и с а н и е. *Форма*. Раковина *S. costatus* прямая, очень крупная, умеренно расширяющаяся в латеральном и немного сильнее в дорсо-вентральном направлении (табл. I, фиг. 1, 2). В поперечном сечении овальная, сжата латерально (Дб/Дс=0.9). Боковой апикальный угол составляет 10°, срединный – 8°. Перегородки вогнуты почти на половину высоты камеры. Камеры высокие. На величину, равную дорсо-вентральному диаметру, приходится 2.5-3 камеры.

Размеры в мм и отношения

	Дс	Дб	дс	дб	Дб/Дс	дб/дс	Дл	К	Угол А, °
Экз. ПИН №5668/7-1	51.8	46.9	45.4	40.9	0.9	0.9	37.1	2.5	10 (с) 8 (б)
№5668/140	33.5	31.3	-	-	0.93	-	-	-	-

Скульптура. Поверхность раковины покрыта очень тонкими изогнутыми рёбрышками (ширина около 0.1 мм), которые разделены широкими промежутками (до 2 мм). На вентральной стороне рёбрышки образуют слабый выступ в сторону устья, переходящий в широкий синус на латеральных сторонах. Рёбрышки на дорсальной стороне направлены вперёд, в вершине образуют узкий, но не глубокий синус, осложнённый отчётливо выраженным килем (табл. XV, фиг. 2). Рёбрышки сходятся на киле под тупым углом. На одну камеру приходится 11 рёбер.

Перегородки сильно вогнутые. Камеры высокие. На величину, равную дорсо-вентральному диаметру, приходятся 2.5–3 камеры.

Перегородочная линия прямая, перпендикулярная продольной оси раковины. На вентральной стороне в месте контакта сифона со стенкой раковины расположена узкая, практически прямоугольная лопасть.

Сифон краевой, узкий, плотно прилегает к вентральной стенке раковины.

Сравнение и замечания. В настоящее время известно десять видов, относимых разными авторами к этому роду. От большинства из них *S. costatus*

отличается тонкими изогнутыми рёбрышками на поверхности раковины, которые значительно уже разделяющих их промежутков. От *C. shindensis* с Памира (Шиманский, 1993) отличается узкими рёбрышками и наличием кия на дорсальной стороне. Провести сравнение между нашим экземпляром и сицилийским *C. obliquesulcatus* не представляется возможным из-за отсутствия необходимых измерений у последнего. Можно только отметить, что у сицилийского вида, судя по изображению и описанию, отсутствует киль на дорсальной стенке раковины. От голотипа наш экземпляр отличается бóльшим углом расширения и немного бóльшей высотой камер. Эти отличия мы связываем с различными стадиями онтогенеза, поскольку голотип в поперечнике имеет 26.3 мм, в то время как наш экземпляр достигает 51.8 мм.

Из четырёх сохранившихся камер предпоследняя ниже предыдущей, а последняя, более высокая, по-видимому, являлась жилой камерой. Уменьшение размеров камер фрагмокона непосредственно перед жилой камерой являются признаком завершения роста моллюска. На этом основании можно сделать предположение, что раковина принадлежала уже взрослой особи.

Примерная длина недостающей части раковины была восстановлена по методике З.Г. Балашова (1968). Согласно расчётам, для дорсо-вентральной проекции примерная длина раковины могла составлять 322 мм, а для латеральной – 367 мм. Такая длина раковины была характерна для девонских-каменноугольных ортоцератоидей или некоторых ордовикских эндоцератоидей (Балашов, 1968). Следует отметить, что эта методика позволяет установить только длину утраченной апикальной части раковины. Длину недостающей части жилой камеры без каких-либо отпечатков или её фрагментов установить невозможно. Предположительно, целиком раковина могла достигать около 400 мм в длину. Если это действительно так, то *C. costatus* принадлежал к наиболее крупным из известных прямораковинных цефалопод пермского периода.

Распространение. Вид *C. costatus* известен из нижней перми - ассельских, сакмарских и нижнеартинских отложений Южного Урала (Шиманский, 1954).

Материал. Два экземпляра и один отпечаток раковины из пограничных ассельско-сакмарских отложений карьера Шахтау, Башкортостан.

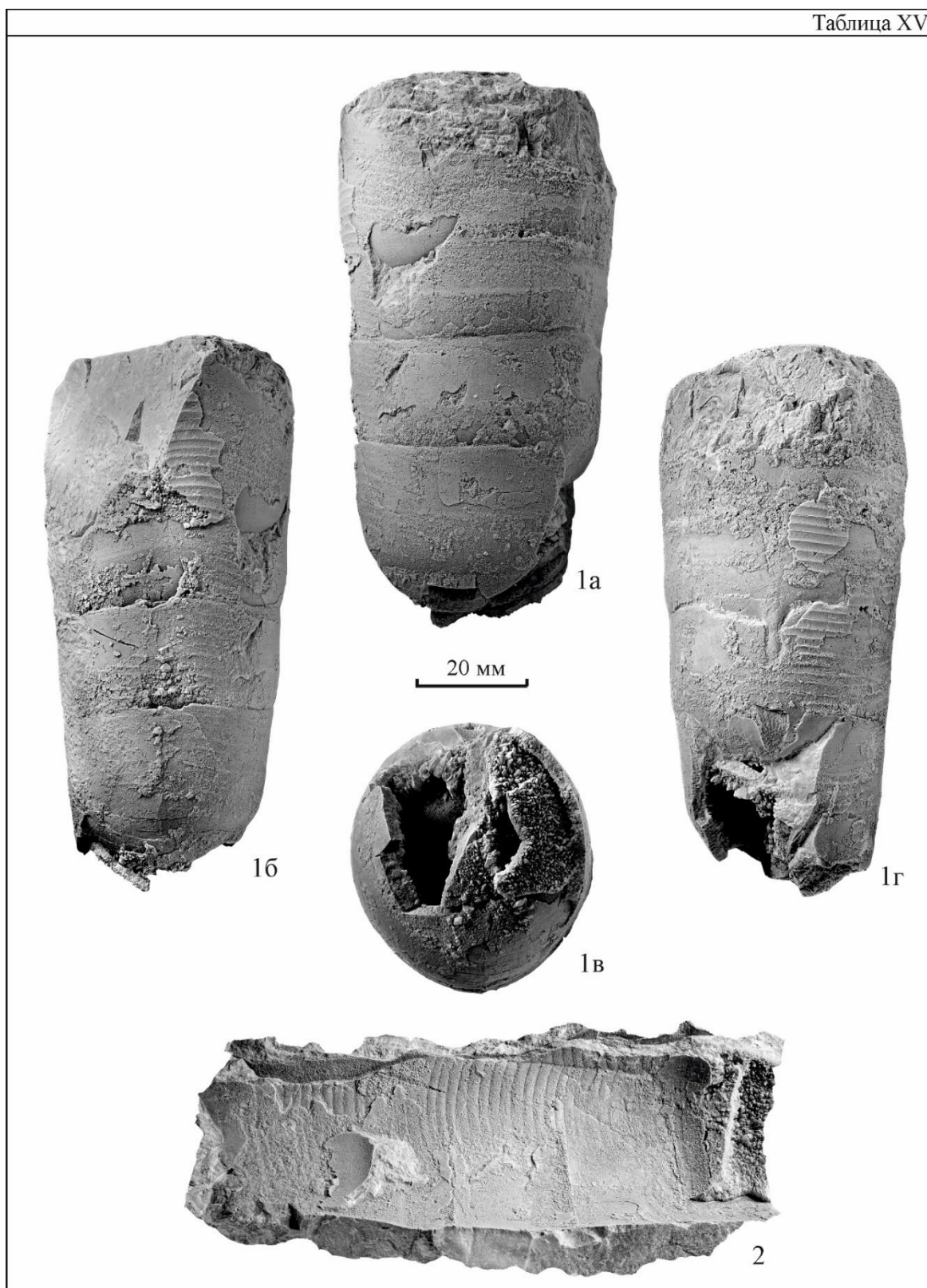
Род *Hemibacrites* Shimansky, 1954

***Hemibacrites ellipsoidal* Shimansky, 1954**

Табл. XIII, фиг. 1 а, б.

Orthoceratites sp. indet.: Карпинский, 1874, стр. 284

Orthoceras: Gemmellaro, 1890, стр. 48.



Объяснения к фототаблице XV.

Фиг. 1, 2 – *Stenobactrites costatus* Shimansky; 1 – экз. ПИН №5668/7-1: а – сбоку, вентральная сторона справа; б – дорсальная сторона; в – со стороны перегородки, вентральная сторона сверху; г – вентральная сторона; 2 – отпечаток раковины, экз. ПИН № 5668/7-2, отпечаток скульптуры, устье расположено с левой стороны. Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские отложения.

Hemibactrites ellipsoidalis: Шиманский, 1954, стр. 76, табл. VIII, фиг. 1-5.

Голотип — ПИН № 442/1760. 2-я гряда с востока горы Жиль-Тау в Актюбинской области Казахстана, верхнеартинские отложения.

Описание. *Форма*. Раковина небольшая, прямая, медленно расширяющаяся. Апикальный угол от 3 до 8°. Поперечное сечение эллипсоидальное ($Dc/Dб=0.76$), сжатое с боков.

Размеры в мм и отношения

Экз. ПИН	Дс	Дб	Дс	дб	Дб/Дс	дб/дс	Дл	К	Угол А, °
№5668/86	1.5	1.3	0.9	0.8	0.86	0.88	6.5	~2	5 (с)
№5668/132	6.1	5.4	3.9	3.6	0.88	0.92	17.6	2-2.5	6 (с) 7.5 (б)

Скульптура не сохранилась, ядро гладкое.

Перегородки вогнуты на половину высоты камер. Камеры средней высоты, до 0.5 от высоты срединного диаметра раковины.

Перегородочная линия прямая, перпендикулярная продольной оси раковины.

Сифон узкий, расположен очень близко от вентральной стенки раковины, но не прилегает к ней.

Сравнение. От других видов этого рода отличается сифоном, который занимает краевое, но не прилегающее к вентральной стороне положение, вследствие чего на перегородочной линии не образуется вентральной лопасти.

Распространение. Широко распространён в артинских отложениях Южного Урала.

Материал. Три экземпляра из артинских отложений карьера Шахтау.

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. Поскольку эти сообщества существовали в совершенно разных условиях и различаются как таксономическим составом, так и морфологическими особенностями, ниже мы рассмотрим их отдельно.

1. Рифовый, ассельско-сакмарский комплекс.

В ассельско-сакмарское время на исследуемой территории располагался меридионально вытянутый Уральский бассейн, который соединял океан Палеотетис на юге с Панталассой на севере. Территорию Европейской России, в западной части пролива, занимало эпиконтинентальное море, в то время как на востоке были распространены более глубоководные обстановки. Биогермные постройки тянулись узкой полосой вдоль границы этих областей на огромной территории - от Тимана до Южного Урала (Mazaev, 2019). Ассельско-сакмарские наутилоиды обитали на патч-риффе Шахтау (Mazaev, 2019; Leonova et Shchedukhin, 2020a). Условия осадконакопления на рифе часто сменялись. В одни периоды времени он представлял собой мелководную отмель, в другие – погружённую банку ниже глубины распространения волн. И.К. Королюк (1985), изучавшая в 80-х гг. прошлого века структуры рифа, установила в нём 14 фаций. Местонахождения неаммоноидных цефалопод связаны преимущественно с четырьмя из них: фацией рифового гребня, рифового плато, тубифито-кораллово-фузулиновой фацией и фацией палеоапличиновых биогермов.

Формирование тубифито-кораллово-фузулиновой фации происходило во время максимального обмеления в позднеассельское время (Королюк, 1985). Здесь обитали как наутилоиды, так и ортоцератоидеи и бактритоидеи. Рифостроители были представлены преимущественно трубчатými *Tubiphytes*, а также водорослями, одиночными и колониальными ругозами, мшанками, криноидеями и строматолитами. Брахиоподы формировали банки различного размера. В отложениях присутствует большое количество фораминифер. По свидетельству Королюк (1985), именно в этой фации были обнаружены линзы с массовыми скоплениями наутилоид и аммоноидей.

Фация рифового гребня начала формироваться в ассельское, но наибольшее развитие получила в раннесакмарское (тастубское) время. Условия её формирования часто сменяли друг друга, что отразилось на пестроте слагающих осадков. Бентос представлен брахиоподами, двустворчатыми моллюсками, гастроподами, трилобитами и одиночными кораллами. Основными рифостроителями были мшанки и палеоаплизины. Цефалоподы представлены наутилидами и очень редкими аммоноидеями.

Рифовое плато располагалось в центральной части биогерма, и представляло собой уплощённый участок диаметром в несколько сотен метров. На этой территории происходило накопление детрита, сносимого с рифового гребня. На плато активно произрастали водоросли, *Tubiphytes*, мшанки и морские лилии. Для этой фации Корольюк (1985) указано 40 видов фузулинид и около 20 видов брахиопод. Глубина формирования осадков была очень небольшой, до пяти метров. Цефалоподы представлены в основном наутилидами.

Палеоаплизиновые биогермы формировались уже в стерлитамакское (позднесакмарское) время. Помимо палеоаплизин, широко были развиты мшанки и разнообразные водоросли. Кораллы в этой части рифа были немногочисленны. Брахиоподы и двустворчатые образовывали небольшие банки. Из моллюсков здесь обитали хитоны, лопатоногие, ростроконхи, гастроподы, наутилиды и ортоцератоидеи (Mazaev, 2019; Щедухин, 2021).

В ассельско-сакмарском сообществе цефалопод Шахтау в первую очередь обращает на себя внимание преобладание свёрнутых форм. Прямораковинные головоногие здесь встречаются крайне редко, немногочисленны и таксономически бедны. Общее соотношение свернутых наутилоидей к прямым или согнутым формам составляет 20:5. Из подкласса Orthoceratoidea обнаружены *Uralorthoceras tzwetaevae* и *Kionoceras serenum*, а из подкласса Bactritoidea – *Ctenobactrites costatus*. Экзотические наутилоиды *Barskoceras mirum* имеет согнутую раковину с трохойдным навиванием, а *D. magnum* – ширококоническую, прямую раковину. Планоспиральные Nautilida здесь представлены 20 видами 17 родов: *Alexoceras mazaevi*, *Temnocheilus* sp., *Mosquoceras planum*, *Pararhiphaeoceras tastubense*, *P. parvum*, *P. sp.*, *Sholakoceras formosum*, *Eximioceras venustum*, *Megaglossoceras barskovi*, *Leniceras ovale*, *Liroceras shakhtaunense*, *Shikhanonautilus siphonoventralis*, *S. compressus*, *Thyoceras involutum*, *Domatoceras sterlitamakense*, *D. bashkiricum*, *Omorhoceras igori*, *Foveroceras magnum*,

Stenopoceras (Leptodomatoceras) bashkiricum, *Shatoceras umbilicatum*. Большинство из них имеют эволютную раковину.

Стоит отметить присутствие в этом комплексе крайне своеобразных цефалопод. Один из них – *Foveroceras magnum* – обладал прогрессивными чертами в строении раковины и только недавно был впервые описан Т.Б. Леоновой (Леонова, Щедухин, 2022). Характерными признаками этого вида и рода является инволютная раковина со сложно рассечённой перегородочной линией в сочетании с трапециевидным сечением оборота и вентральной стороной, осложнённой двумя киями. Такая морфология позволила отнести *F. magnum* к семейству Permoceratidae, описанному по единственному виду *Permoceras bitauniense* (Haniel) из слоёв Битауни (кунгур) о-ва Тимор. Учитывая стратиграфическое положение и более простые очертания перегородочной линии, можно предположить, что уральская форма могла являться предковой для более позднего *P. bitauniense*.

В ассельско-сакмарских отложениях были найдены и другие необычные эндемики Южного Урала. *Dentoceras magnum* предположительно относится к наутилидам с вторично распрямлённой ширококонической раковинной, у которой полностью редуцирован фрагмокон. От сифона на ядре раковины остаётся лишь небольшой желобок. По мнению исследователей, впервые описавших этот род (Руженцев, Шиманский, 1954), газово-жидкостные камеры могли сбрасываться вскоре после выхода моллюска из яйца. Такое строение взрослой раковины может указывать на адаптацию к донному образу жизни. Другой вид, *Barskoceras mirum* – имеет согнутую трохонидную раковину, обороты которой не соприкасаются друг с другом. Литературные данные позволили сопоставить этот вид по морфологии, положению сифона и форме перегородочной линии с девонскими представителями отряда Oncocerida (Барсков и др., 2018). Таким образом, этот род и вид, возможно, является первым известным представителем пермских онкоцерид. Большинство специалистов считали отряд Oncocerida вымершим ещё в начале-середине каменноугольного периода, однако отдельные исследователи высказывались (Flower, 1964) о вероятной принадлежности к Oncocerida и рода *Dentoceras*. На основании имеющегося у нас материала и современного состояния системы цефалопод решить вопрос о таксономической принадлежности дентоцератид не представляется возможным, поэтому на данном этапе исследования мы принимаем точку зрения авторов рода (Руженцев, Шиманский, 1954), которые относили его к наутилидам.

Некоторые роды, такие как *Temnocheilus* и *Megaglossoceras*, были выявлены нами в пермских (ассельско-сакмарских) отложениях впервые. Представители *Temnocheilus* ранее были описаны из карбона и верхнего девона Западной Европы, Северной Америки, Подмосковья и Донбасса (на Урале этот род был известен из нижнего карбона); род *Megaglossoceras* из подотряда Liroceratina – из карбона Северной Америки, Подмосковья, Донбасса, Урала и Китая (Шиманский, 1967). Эндемичный род *Alexoceras* является достаточно близкой формой к роду *Valhallites* Shimansky из миссисипия Северной Америки, среднего карбона Верхоянья и нижней-средней перми Таймыра (Шиманский, 1967). Род *Alexoceras* отличается более сглаженными продольными струйками на раковине и октогональным поперечным сечением. Из вышеизложенного можно сделать вывод, что богатые органикой рифовые обстановки, с одной стороны, способствовали возникновению и дальнейшему расселению новых форм, а с другой стороны – могли выступать в качестве рефугиумов для таксонов, ставших реликтовыми.

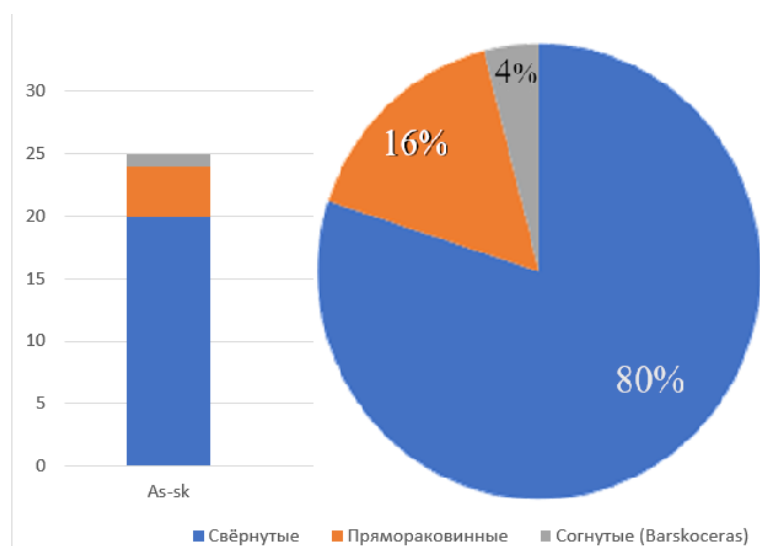


Рис. 6-1. Соотношение видов разных морфогрупп в ассельско-сакмарском цефалоподовом комплексе Шахтау.

По общей форме раковины этот комплекс можно разделить на три группы (согнутые, свёрнутые и прямораковинные) где две наиболее крупные представлены моллюсками со свёрнутыми и прямыми раковинами (рис. 6-1). Среди свёрнутых наутилид рифового сообщества численно преобладают инволютные раковины в сравнении с эволютными, но у последних выше видовое разнообразие. Эволютных видов больше в 1.25 раза, всего их 10 видов (50%); инволютных – восемь (40%), а полуинволютных только два вида (10%).

Почти половина описанных цефалопод (девять видов свёрнутых – *Megaglossoceras barskovi*, *Leniceras ovale*, *Liroceras shakhtaunense*, *Shikhanonautilus siphonoventralis*, *S. compressus*, *Stenopoceras (Leptodomatoceras) bashkiricum*, *Sholakoceras formosum*, *D. bashkiricum*, *Shatoceras umbilicatum* один согнутый – *Barskoceras mirum* и два вида прямых – *Dentoceras magnum*, *Uralorthoceras tzwetaevae*) имеют гладкую раковину. Среди скульптурированных форм мы выделяем несколько групп: раковины с поперечными рёбрами – пять видов (*Pararhiphaeoceras tastubense*, *P. parvum*, *P. sp.*, *Eximioceras venustum*, *Domatoceras sterlitamakense*), с шипами/устьевыми выростами – один вид (*Thyoceras involutum*), с бугорками – три вида (*Mosquoceras planum*, *Temnocheilus sp.*, *Alexoceras mazaevi*), с киями – три вида (*Foveroceras magnum*, *Omorphoceras igori*, *Ctenobactrites costatus*) и с продольными рёбрами и лирами – два вида (*Kionoceras serenum*, *Alexoceras mazaevi*). Один и тот же вид может попадать сразу в две группы, в том случае, если у него имеется соответствующее сочетание скульптурных элементов. Таким образом, к скульптурированным формам относятся 13 видов, а к гладким - 12.

Поперечная ребристость, по-видимому, позволяла упрочить стенки раковины. Эта адаптация могла быть полезной как в целях защиты от хищников, так и для большей устойчивости к изменению внешнего давления во время вертикальных миграций в толще воды. У прямораковинных цефалопод с гипостомным прижизненным положением такие скульптурные элементы помогали поддерживать вертикальную ориентировку раковины, направляя потоки воды. Поперечная ребристость или бугры вдоль вентрального края также могли предотвращать серьёзные повреждения раковины при столкновении с твёрдыми объектами в условиях рифовых обстановок. Примечательно, что такой тип скульптуры встречается только у эволютных видов. Наличие устьевых выростов И.С. Барсков (Barskov et al., 2014) интерпретировал как адаптацию для стабилизации раковины во время реактивного движения или в условиях активной гидродинамики окружающей среды. Продольные рёбра, лиры и кили могли способствовать лучшей обтекаемости раковины и меньшему сопротивлению, которое возникало в потоке воды во время перемещения. Более мелкая скульптура, не отражавшаяся на ядре раковины, по мнению Барскова (2018), не имела адаптивного значения, а могла являться следствием полового отбора. На сегодняшний день интерпретации И.С. Барскова представляются наиболее адекватными.

2. Комплекс открытого моря, позднеартинский

В артинское время произошли значительные перестройки в режиме Уральского морского бассейна. Уральский пролив, ранее соединявший Палеотетис и Панталассу начал закрываться на юге. Тектонический блок с рифами стал активнее погружаться, что привело к постепенному отмиранию биогермов. В ответ на эти изменения произошла смена морфологической и экологической структуры цефалоподового сообщества Шахтау – в нём значительно возросла доля прямораковинных цефалопод, особенно много их в количественном выражении. По числу видов соотношение свёрнутых к прямораковинным и согнутым стало составлять 1:1. Свёрнутые наутилиды представлены 10 видами девяти родов: *Gzheloceras* sp., *Metacoceras parartiense*, *Metacoceras kruglovi*, *Pseudotemnocheilus kosswae*, *Pararhiphaeoceras aktastense*, *?Hemiliroceras artum*, *Condraoceras procerum*, *Millkoninckioceras* sp., *Neodomatoceras delicatum*, *Neothrincoceras* aff. *soshkinae*. Прямораковинные цефалоподы представлены девятью видами шести родов: *Uralorthoceras tzwetaevae*, *Uralorthoceras verneuili*, *Dolorthoceras stiliforme*, *Dolorthoceras siphocentrale*, *Shikhanoceras sphaerophorum*, *Bitaunioceras krotowi*, *Hemibactrites ellipsoidalis*, *Dentoceras magnum* и *Dentoceras latum*. Согнутые наутилиды представлены единственным видом *Scyphoceras angulatum*.

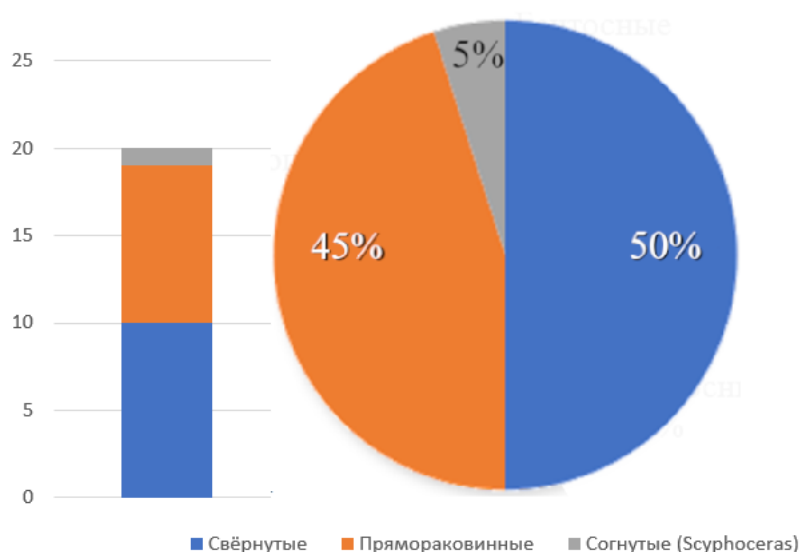


Рис. 6-2. Соотношение разных морфогрупп в позднеартинском цефалоподовом комплексе Шахтау (по числу видов).

Среди свёрнутых наутилид по-прежнему преобладали эволютные раковины. В процентном соотношении их доля даже увеличилась с сакмарского времени – эволютных семь видов (70% против 50% в ассельско-сакмарское время), инволютных – один вид (10% против 40%) и полуинволютных - два вида.

По скульптуре позднеартинское сообщество довольно однообразно. Гладкие раковины – 13 видов (свёрнутые формы: *Neodomatoceras delicatum*, ?*Hemiliroceras artum*, *Neothrinoceras* aff. *soshkinae*, *Condraoceras procerum*; прямые формы: *Dentoceras latum*, *Uralorthoceras tzwetaevae*, *U. verneuili*, *Dolorthoceras stiliforme*, *Shikhanoceras sphaerophorum*, *Bitauinioceras krotowi*, *Hemibactrites ellipsoidalis*, *Dolorthoceras siphocentrale*, *Millkoninckioceras* sp.) раковины с шипами – три вида (*Pseudotemnocheilus kosswae*, *Metacoceras kruglovi*, *Metacoceras parartiense*), поперечно-ребристые раковины – три вида (*Pararhiphaeoceras aktastense*, *Gzheloceras* sp., *Scyphoceras angulatum*). По сравнению с ассельско-сакмарским сообществом почти на четверть возросло число гладких форм, а число ребристых сократилось на две трети. Гладкая (более обтекаемая) раковина, по-видимому, была полезна для манёвренных организмов, а раковины с шипами помогали защищаться моллюскам от хищников, обитавших в пелагиали.

Как можно видеть из графиков (рис. 6-1, рис. 6-2) морфологический состав ассельско-сакмарского и позднеартинского сообществ заметно различается. В ассельско-сакмарское время свёрнутые цефалоподы составляли 80% от всего состава, а прямораковинные лишь 16%. Артинское сообщество характеризуется сильно возросшей долей прямораковинных цефалопод, которые в сумме составляют 45%. Планоспиральных наутилид стало меньше на 30%, в результате их доля составила 50%. Из этих данных следует, что смена режима бассейна сильно отразилась на таксономическом составе неаммоноидных цефалопод, в позднеартинское время значительно повысилась доля прямораковинных ортоцератоидей.

3. Сравнение с другими сообществами

В изученном ассельско-сакмарском сообществе представители отряда Nautilida отнесены к двум палеозойским подотрядам: **Lirocerina** (семейство Ehippioceratidae, род *Megaglossoceras*; семейство Liroceratidae, роды *Liroceras*, *Leniceras*, *Shikhanonautilus*; семейство Permonautilidae, род *Thyoceras*), и **Rutocerina** (семейство Temnocheilidae, роды *Alexoceras*, *Temnocheilus*; семейство Mosquoceratidae, род *Mosquoceras*; семейство Rhiphaeoceratidae, роды *Pararhiphaeoceras*, *Sholakoceras*, *Eximioceras*; семейство Grupoceratidae, роды *Domatoceras*, *Shatoceras*, *Omorphoceras*, *Stenopoceras*; семейство Permoceratidae, род *Foveroceras*; семейство Dentoceratidae, род *Dentoceras*). Прямораковинные цефалоподы того же возраста, как было указано ранее,

относятся к двум подклассам и двум отрядам: подкласс **Orthoceratoidea** (отряд Orthoceratida – род *Kionoceras*, род *Uralorthoceras*) и **Bactritoidea** (Bactritida – *Ctenobactrites*). Положение рода *Barskoceras* в системе наутилоидей не совсем ясно. Мы относим этот род к онкоцеридам, но для установления семейственной принадлежности имеющихся данных совершенно недостаточно.

Известные в настоящее время местонахождения раннепермских неаммоноидных цефалопод показаны в таблицах в главе 8 (табл. 8-1 и 8-2) Одновозрастные с Шахтау комплексы Южного Урала были описаны Шиманским (1954), Руженцевым и Шиманским (1954) из Актюбинской области Казахстана, Оренбургской и Челябинской областей. Этими авторами было описано 19 видов неаммоноидных цефалопод. Из них шесть видов - наутилиды, 10 видов прямораковинных головоногих, три вида своеобразных бентосных форм с согнутой раковиной и редуцированным или полностью отсутствующим фрагмоконом (семейства Scyphoceratidae, Dentoceratidae). С сообществом Шахтау общими являются роды *Gzheloceras*, *Mosquoceras*, *Sholakoceras*, *Dentoceras*, *Liroceras*, *Uralorthoceras* и *Ctenobactrites*.

В сакмарском сообществе головоногих из Канады (Nassichuk, 1971) известно два рода – *Titanoceras* и *Liroceras*. Общим с Шахтау является только последний. Близкие по возрасту комплексы цефалопод описаны из ряда местонахождений США (Miller, Youngquist, 1949). Подавляющее большинство головоногих моллюсков представлено наутилидами. Из ассельско-сакмарских отложений Мидконтинента (в основном, это штаты Небраска, Вайоминг, Техас) описаны прямые наутилоиды родов *Pseudorthoceras*, *Mooreoceras*, *Bitaunioceras*, *Michelinoceras* и только один представитель бактритоидей – *Bactrites*. Из свернутых – *Stenopoceras*, *Metacoceras*, *Solenochilus*, *Cooperoceras*, *Tainoceras*, *Foordiceras*, *Koninckioceras*, *Knightoceras*, *Domatoceras*, *Stearoceras*, *Coelogasteroceras*, *Ephippioceras* и *Liroceras* (всего 14 родов). Общими с Шахтау здесь являются роды *Stenopoceras*, *Metacoceras*, *Domatoceras*, *Temnocheilus*, *Bitaunioceras*. Большинство американских родов и видов эндемичны и сильно отличаются по скульптуре раковин. Особенностью их скульптуры являются бугорки, которые расположены не только по вентральному, но и по умбиликальному краю. На нашем материале такие образования можно наблюдать только у *Mosquoceras planum* на геронтической стадии.

Принимая во внимание сходные фациальные обстановки, представляет интерес сравнение ассельско-сакмарского сообщества Шахтау с Волго-Уральским комплексом цефалопод казанского (роудского) возраста. Оба сообщества значительно отличаются

по таксономическому составу (имеются только два общих рода: *Liroceras* и *Hemiliroceras*). В плане скульптуры эти сообщества также существенно различаются: в роудском присутствуют исключительно гладкораковинные формы, тогда как в сообществе Шахтау довольно много форм со скульптурированной раковиной: с бугорками, поперечными ребрами, лирами и шипами. Тем не менее, отношение свёрнутых к прямораковинным формам в обоих сообществах близкое. В Шахтау оно составляет 20:5, а в Волго-Уральском регионе – 18:2 (Барсков, Бойко, 2016). Оба сообщества сближает присутствие семейства *Permonautilidae*, однако в роудских местонахождениях эта группа более разнообразна.

Сравнивая пермские морские фауны Старого и Нового Света, Шиманский (1954) отмечал, что между ними имеются значительные различия. Для свёрнутых наutilusид это большое число сильно скульптурированных форм (например, *Tainoceras* Hyatt) и присутствие эндемичных родов (*Solenochilus* Meek et Worthen, *Cooperoceras* Miller) (Meek, Worthen, 1860). По нашему мнению, присутствие наutilusид с развитыми тонкими шипами на раковинах может свидетельствовать как об сравнительно спокойной гидродинамической обстановке, так и, возможно, о некотором давлении со стороны хищников.

В позднеартинском сообществе присутствуют представители тех же подотрядов, что и в ассельско-сакмарском. К подотряду **Rutocerina** относится семейство *Gzheloceratidae* с родом *Gzheloceras*; семейство *Tainoceratidae* с родами *Metacoceras*, *Pseudotemnocheilus*; семейство *Rhiphaeoceratidae* с родом *Pararhiphaeoceras*; семейства *Grypoceratida* (род *Neodomatoceras*) и *Thrinoceratidae* (род *Neothrinoceras*); семейства *Dentoceratidae* и *Scyphoceratidae*. Подотряд **Lirocerina** представлен двумя семействами - семейством *Liroceratidae* (роды *Hemiliroceras*, *Condraoceras*) и семейством *Koninckioceratidae* (род *Millkoninckioceras*). Прямораковинные цефалоподы относятся к двум отрядам: *Orthoceratida* (семейство *Pseudorthoceratidae*, роды *Uralorthoceras*, *Dolorthoceras*, *Shikhanoceras*; семейство *Orthoceratidae*, род *Bitaunioceras*) и *Vactritida* (*Hemibactrites*).

Сходство раннепермской фауны цефалопод Тимора и Южного Урала было отмечено ещё Руженцевым и Шиманским (1954). В обоих комплексах присутствуют роды *Permodomatoceras*, *Hemiliroceras* и *Bitaunioceras*. Недавняя находка нового рода *Foveroceras magnum* из семейства *Permoceratidae*, которое ранее было известно только из Тимора и считавшееся мототипическим, дополнительно указывает на имевшуюся связь фаун этих регионов. Основное отличие фауны Тимора от комплексов Южного

Урала заключается в соотношении свёрнутых и прямораковинных форм – на Тиморе оно составляет 7:5. Очень близок как по видовому составу, так и по соотношению форм к позднеартинскому комплексу Шахтау одновозрастный комплекс цефалопод горы Жиль-Тау. В нём найдено 16 видов наутилид, четыре вида орто- и псевдортоцерид и три вида бактритид. Из наутилид пять родов – *Metacoceras*, *Pseudotemnocheilus*, *Gzheloceras*, *Neothrinoceras*, *Hemiliroceras* являются общими с Шахтау.

Как можно видеть из данного анализа, морфологический состав сообществ зависит от условий их существования. Ассельско-сакмарское рифовое сообщество характеризовалось высоким содержанием свёрнутых наутилид – 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 свёрнутых 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. Среди позднеартинских наутилид возросла доля эволютных форм (с 50 до 70%) и значительно сократилось количество инволютных (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. В артинском сообществе острова Тимор в отличие от Шахтау преобладают свёрнутые наутилиды.

ГЛАВА 7. АНАЛИЗ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Впервые морфометрические методы анализа спирально свёрнутых раковин были предложены Д.М. Раупом (по: Барсков, 1989, стр. 12). Этот подход состоит в проведении нескольких измерений на боковой и фронтальной проекциях раковины (рис. 7-1). По полученным данным вычисляются их отношения, которые выражают: S – форму поперечного сечения ($S=b/a$), D – степень объемлемости 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. 7-1). Анализ, проведённый Раупом на основании данных по 405 родам аммоноидей, показал, во-первых, сравнительную однородность их морфополя, а во-вторых, то, что современный *Nautilus pompilius* Linnaeus выходит за его пределы. По его предположению, это могло указывать на то, что наутилиды имели другие адаптивные области, отличные от аммоноидных (Raup, 1967). Однако отсутствие данных по ископаемым наутилидам не позволило ему подтвердить это предположение.

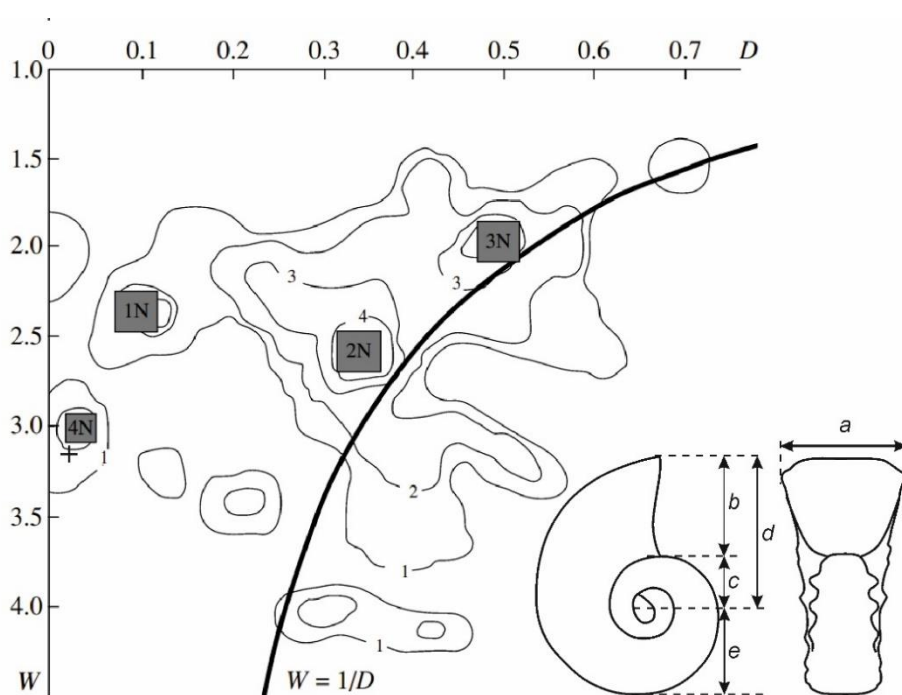


Рис. 7-1. Морфологические области (ограниченные изолиниями), морфологические поля (1N-4N) палеозойских наутилоидей и методика измерения раковин для анализа жизненных форм (по Barskov et al., 2008, с изменениями).
Условные обозначения: крестиком (+) в области 4N отмечено положение современного *Nautilus pompilius*; a, b, c, d, e – измеряемые параметры раковины.

Метод Раупа был дополнен и впервые применён к большинству известных на тот момент отрядов ископаемых планоспиральных цефалопод И.С. Барсковым (1989).

Его исследования, основанные на 100 родах ордовикских, силурийских, каменноугольных и триасовых головоногих моллюсков, показали значительное различие в распределении аммоноидей и наутилоидей. В морфологических полях наутилоидей 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 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 четырёх, за счёт 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 свёрнутых 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 объёма и формы жилой камеры, степени выраженности вороночного синуса).
4. Обтекаемость раковины (определяется её формой и скульптурой).

Морфологические области	Жизненные формы	W	D	S
1N	Нектобентосные	1.7-2.7	0-0.15	>1.3
	Бентопелагические нектонизированные			0.8-1.3
2N	Нектобентосные	1.7-3.1	0.15-0.4	>0.8
	Бентопелагические			<0.8
3N	Планктонные	1.5-2.5	0.4-0.7	
4N	Бентопелагические	2.7-3.5	<0.15	0.8-1.3

Таблица 7-1. Параметры для определения жизненных форм у наутилид (таблица составлена по данным Barskov et al., 2008).

В случае с прямыми раковинами для установления жизненных форм используются: угол расширения, форма поперечного сечения и механизмы ориентировки раковины: наличие скульптуры, строение сифона и наличие или отсутствие внутрираковинных отложений.

К **бентосной** жизненной форме относят согнутые раковины с краевым сифоном, большими углами расширения (более 15-20°) и широко открытым устьем. Объём фрагмокона у бентосных цефалопод меньше объёма жилой камеры. У форм с прямой раковиной поперечное сечение может быть круглым или сжатым дорсо-вентрально. Дорсо-вентральная сжатость, по-видимому, была адаптацией для перемещения моллюсков вдоль дна. Свёрнутые планоспиральные формы, по мнению Барскова (1989), не могли относиться к этой жизненной форме, т.к. «даже при очень быстром расширении... раковина сохраняет слишком большой запас плавучести» (Барсков, 1989, с. 119).

В нашей коллекции к бентосному типу жизненных форм из ассельско-сакмарского комплекса можно отнести *Barskoceras mirum* и *Dentoceras magnum*, а из артинского комплекса – это *Dentoceras magnum*, *D. latum* и *Scyphoceras angulatum*. Роды *Barskoceras* и *Scyphoceras* характеризуются согнутой раковиной с большими углами расширения (32° и 48° соответственно) и преобладанием объёма жилой камеры над объёмом камер фрагмокона. У *Scyphoceras* наблюдается дополнительная адаптация к придонному образу жизни – вентральная сторона у него очень широкая и уплощённая. Оба вида *Dentoceras* характеризуются полным отсутствием фрагмокона во взрослом состоянии, что очевидно указывает на исключительно донный образ жизни этих

моллюсков. Углы расширения у этих раковин очень большие (44° у *D. latum* и 35° у *D. magnum*). Интересно отметить, что у *D. magnum* вентральная сторона уже дорсальной стороны, а уплощение вентральной стороны выражено довольно слабо. У *D. latum* раковина в поперечном сечении практически круглая. Вероятно, эти моллюски не волочили раковину за собой, а удерживали её над телом, подобно моноплакофорам.

Бентопелагические (4N, 2N при $S < 0.8$) формы характеризуются инволютной раковинной ($D < 0.15$) с высокой скоростью возрастания оборотов ($W = 2.7-3.5$). Современный наутилус является типичным представителем этой жизненной формы. Инволютная раковина таких моллюсков обладает высокой устойчивостью, так как центр тяжести и центр плавучести расположены очень близко друг от друга. В таком случае отсутствует потребность в каких-либо дополнительных механизмах ориентировки раковины. Для бентопелагических цефалопод характерно отсутствие грубой скульптуры. Часть форм, входящих в морфологическую область 2N, имеющих высокие скорости возрастания оборотов и широкое поперечное сечение ($S < 0.8$), относятся к бентопелагической жизненной форме. Формы с изометричными пропорциями поперечного сечения (морфологическая область 1N, при $S = 0.8-1$) и оборотами, которые возрастают умеренно или быстро ($W = 1.7-2.7$) также принадлежали к бентопелагической жизненной форме, но были более нектонизированными. У прямораковинных цефалопод о принадлежности к этой жизненной форме свидетельствует угол расширения более 15° ; фрагмокон, который по объёму равен или меньше жилой камеры. Камеры у таких форм низкие, устье суженное или открытое, камерные и внутрисифонные отложения могут присутствовать, а протоконх, как правило, отсутствует.

Ассельские бентопелагические формы – *Alexoceras mazaevi*, *Pararhiphaeoceras parvus*, *Pararhiphaeoceras sp.*, *Megaglossoceras barskovi*, *Leniceras ovale*, *Liroceras shakhatanense*, *Domatoceras sterlitamakense* (рис. 7-2, фиг. 1, фиг. 4, фиг. 5, фиг. 10, фиг. 11, фиг. 15). Артинские бентопелагические формы – *Metacoceras parartiense*, *Hemiliroceras artum*, *Neothrinkoceras soshkinae*, *Condraoceras procerum* (рис. 7-3, фиг. 1, фиг. 4, фиг. 6, фиг. 8).

К нектобентосной (морфологическая область 1N при $S > 1.3$ и 2N при $S > 0.8$) жизненной форме относятся планоspirальные инволютные ($D = 0-0.15$) и средней степени эволютности ($D = 0.15-0.4$) раковины, с умеренной или высокой скоростью возрастания оборотов ($W = 1.7-3.1$) и жилой камерой, занимающей от $\frac{1}{2}$ до $\frac{3}{4}$ оборота. Они обладали средними показателями плавучести и, таким образом, были достаточно

устойчивыми. Прямораковинные нектобентосные формы характеризуются малыми углами расширения (менее 15°) и большим объёмом фрагмокона относительно жилой камеры. Поперечное сечение круглое или сжато дорсовентрально, часто с уплощенной вентральной стороной. У некоторых нектобентосных цефалопод раковина сжата латерально. Такие формы рассматриваются как более нектонизированные. В сифоне и камерах обычно присутствуют отложения, способствующие горизонтальной ориентировке раковины. Начальные камеры обычно мелкие, у представителей некоторых отрядов имеется субсферический протоконх, что свидетельствует о наличии мелких яиц и о том, что часть жизненного цикла животного могла проходить в верхних слоях пелагиали.

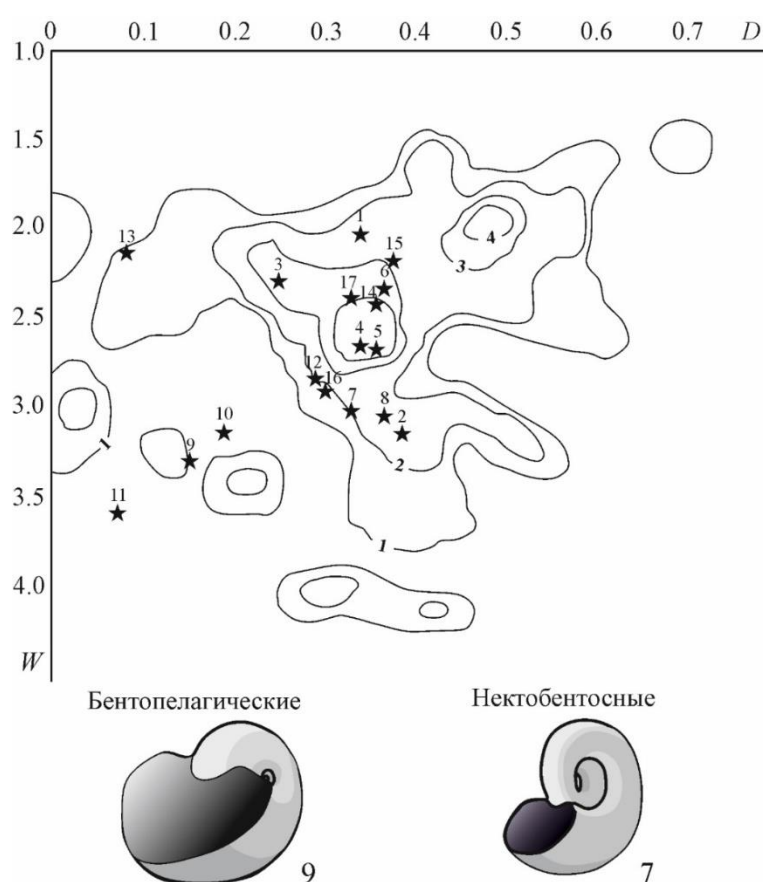


Рис. 7-2. Положение ассельско-сакмарских наутилид Шахтау на морфополях палеозойских наутилоидей (по: Barskov et al., 2008 с дополнениями). Условные обозначения: 1 – *Alexoceras mazaevi*; 2 – *Mosquoceras planum*; 3 – *Pararhiphaeoceras tastubense*; 4 – *Pararhiphaeoceras parvus*; 5 – *Pararhiphaeoceras* sp.; 6 – *Sholakoceras formosum*; 7 – *Eximioceras venustum*; 8 – *Foveroceras magnum*; 9 – *Megaglossoceras barskovi*; 10 – *Leniceras ovale*; 11 – *Liroceras shakhtanense*; 12 – *Omorphoceras igori*; 13 – *Shikhanonautilus siphonoventralis*; 14 – *Stenopoceras (Leptodomatoceras) baskiricum*; 15 –

Domatoceras (Domatoceras) sterlitamakense; 16 – *Domatoceras (Domatoceras) bashkiricum*; 17 – *Shatoceras umbilicatum*.

Большинство прямораковинных цефалопод Шахтау, по-видимому, относились к нектобентосу. У двух видов бактритоидей – *Ctenobactrites costatus* из ассельско-сакмарского и *Hemibactrites ellipsoidalis* из артинского сообщества, на это указывают малые углы расширения раковин (5-7° у *H. ellipsoidalis* и 8-10° у *C. costatus*) и латерально сжатое поперечное сечение, которое принято (Barskov et al., 2008) считать адаптацией к нектонизированному образу жизни. До настоящего момента большинство прямораковинных бактритоидей относили к планктонной жизненной форме из-за наличия планктонной личинки и отсутствия приспособлений для горизонтальной ориентировки раковины. Однако обнаружение крупных раковин *C. costatus* ставит под сомнение справедливость этого утверждения. Горизонтальная ориентировка такой крупной раковины была вполне возможна. У бактритид такое положение могло достигаться частичным наполнением камер жидкостью за счёт вентрально расположенного сифона. Несмотря на то, что на известном материале мы не можем точно установить соотношение объёма фрагмокона к объёму жилой камеры, представляется маловероятным, что *Ctenobactrites* во взрослом состоянии принадлежал планктонной жизненной форме с устьем, направленным вниз. Дополнительным аргументом в пользу горизонтального прижизненного положения раковины у *C. costatus* является наличие киля на дорсальной стороне. По-видимому, этот элемент строения способствовал большей стабилизации раковины при горизонтальных перемещениях.

Представителей родов *Uralorthoceras*, *Dolorthoceras* и *Shikhanoceras* объединяют малые углы расширения раковин и наличие механизмов ориентировки раковины – внутрикамерных отложений. Большинство видов (*U. verneuli*, *D. siphocentrale*, *D. stiliforme*) имеют округлое поперечное сечение и, вероятно, относятся к нектобентосной жизненной форме. Только у *U. tzwetaevae* раковина сжата дорсо-вентрально, а у *S. sphaerophorum* латерально. Вероятно, *U. tzwetaevae* был больше связан с донными обстановками, в то время как *S. sphaerophorum* был более нектонизированным.

Механизмы стабилизации раковины в виде продольной скульптуры, подобно килю у *Ctenobactrites costatus*, были развиты у *Kionoceras serenum*. Раковина этого вида отличается от большинства пермских ортоцератоидей наличием отчётливых продольных рёбер до 23 штук на полную длину окружности раковины. Сама раковина небольшая и имеет очень маленький угол расширения – от 2.5° до 4°. Наиболее

вероятным представляется принадлежность *K. serenum* к нектобентосной жизненной форме, с большей адаптацией к нектонному образу жизни.

Ассельско-сакмарские нектобентосные наутилиды – *Mosquoceras planum*, *Pararhiphaeoceras tastubense*, *Sholakoceras formosum*, *Eximioceras venustum*, *Foveroceras magnum*, *Omorhoceras igori*, *Stenopoceras (Leptodomatoceras) bashkiricum*, *Domatoceras bashkiricum* и *Shatoceras umbilicatum* (табл. 7-2; рис. 7-2, фиг. 2, фиг. 3, фиг. 6, фиг. 7, фиг. 8, фиг. 12, фиг. 14, фиг. 16, фиг. 17). Артинские нектобентосные наутилиды – *Metacoceras kruglowi*, *Pararhiphaeoceras aktastense*, *Neodomatoceras delicatum* (табл. 7-3; рис. 7-3, фиг. 2, фиг. 3, фиг. 5).

		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 sp.</i>	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>Omorhoceras 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 7-2. Жизненные формы ассельско-сакмарских планоспиральных наутилит.

К планктонной (область 3N) жизненной форме относятся эволютные раковины (D = 0.4- 0.7) с небольшой скоростью возрастания оборотов (W = 1.5-2.5). Эволютность

не способствовала устойчивости раковины в воде, а мантийная полость, по-видимому, имела недостаточный объем для эффективного реактивного перемещения. В связи с этим, активность движения у таких форм не могла быть высокой. У некоторых представителей планктонной жизненной формы может присутствовать скульптура в виде шипов и выростов. Для прямораковинных планктонных цефалопод характерна кольчатость, указывающая на вертикальную ориентировку раковины в прижизненном положении. Дополнительно на принадлежность к планктонной жизненной форме указывают прямая длинноконическая раковина, обладающая высокой плавучестью; наличие мелких начальных частей раковины с протоконхом, отсутствие механизмов ориентировки. Из свёрнутых наутилид артинского комплекса к планктонной жизненной форме относился ?*Millkoninckioceras* sp (табл. 7-3; рис. 7-3, фиг. 7). Эволютная раковина этого вида, вероятно, была недостаточно устойчивой для активного плавания. Жилая камера у ?*Millkoninckioceras* sp. имеет вид узкой трубки протяжённостью минимум в половину оборота. Занимавшая небольшое пространство мантийная полость не имела достаточного объёма для создания сильного импульса с помощью воронки.

Прямая раковина *Vitaunioceras krotowi* из позднеартинского комплекса имеет небольшой угол расширения – до 7° и отличается от других изученных ортоцератоидей наличием нерегулярной кольчатости. Эта кольчатость отражается в первую очередь на ядре, но иногда и на наружных слоях раковины. Газово-жидкостные камеры сравнительно высокие. Учитывая кольчатость, отсутствие механизмов ориентировки в виде внутрикамерных отложений и практически центральный простой сифон, мы относим этот вид к планктонной жизненной форме.

		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

Таблица 7-3. Жизненные формы планоспиральных позднеартинских наutilus.

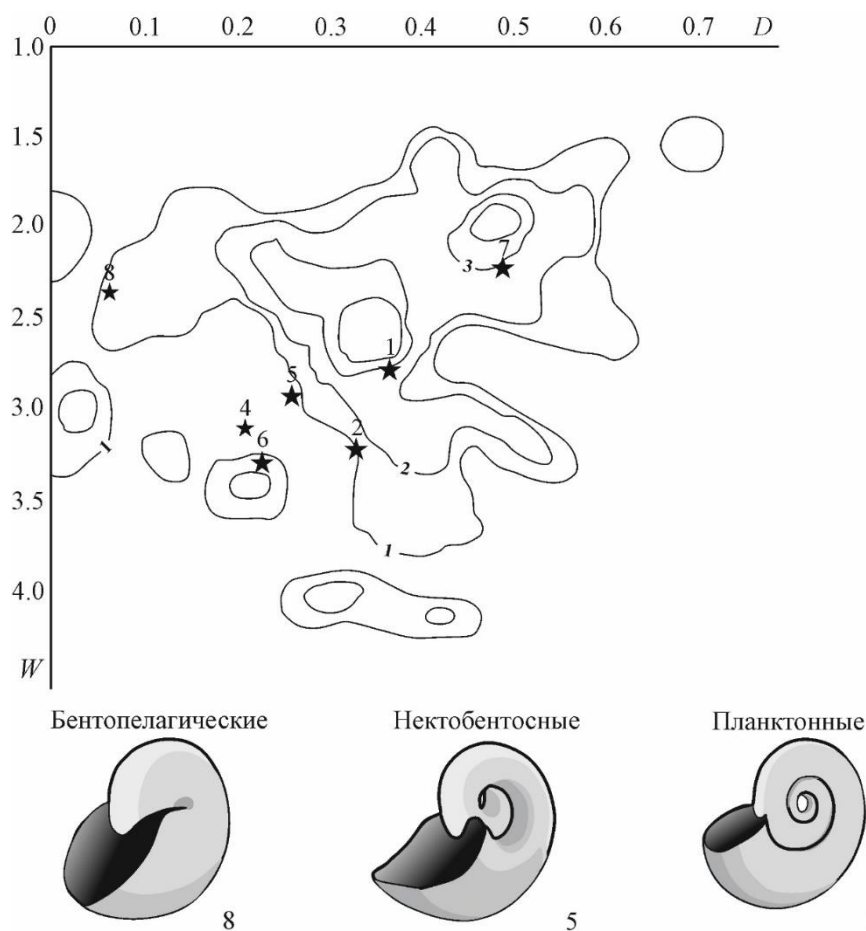


Рис. 7-3. Положение позднеартинских наutilus Шахтау на морфополях палеозойских наutilusоидей (по: Barskov et al., 2008 с дополнениями). Условные обозначения: 1 - *Metacoceras parartiense*; 2 - *Metacoceras kruglowi*; 3 - *Pararhiphaeoceras aktastense*; 4 - *Hemiliroceras artum*; 5 - *Neodomatoceras delicatum*; 6 - *Neothrincoceras soshkinae*; 7 - *Millkoninckioceras* sp.; 8 - *Condraoceras procerum*.

Таким образом, было установлено, что экологическая структура двух сообществ существенно различается (рис. 7-4). Главное отличие заключается в изменении доли бентопелагических форм. В ассельско-сакмарское время эта жизненная форма составляла треть от всех цефалопод. В артинское время число бентопелагических форм сократилось на 11% и составило 22%. 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 свёрнутых – *Millkoninckioceras*, так и прямораковинных – *Bitauinoceras*), 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.

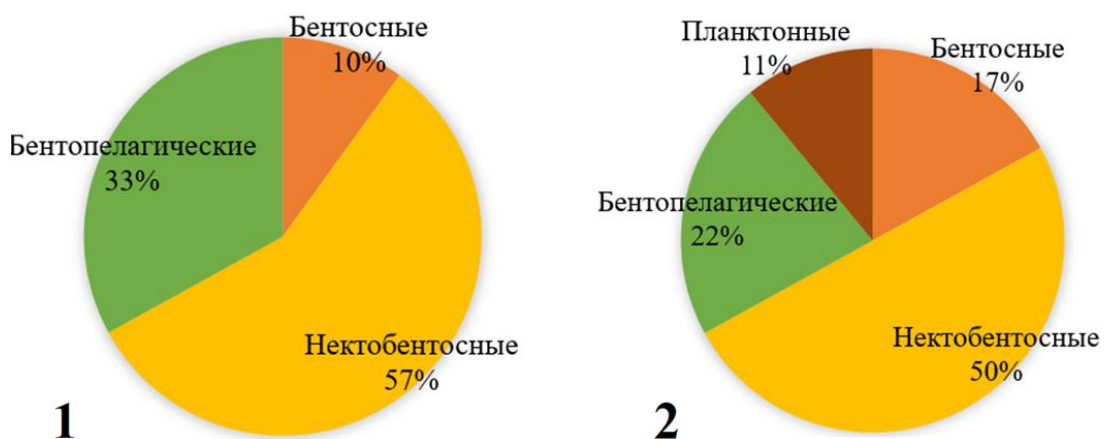


Рис. 7-4. Экологическая структура ассельско-сакмарского (1) и позднеартинского (2) сообществ неаммоноидных цефалопод (по видам).

ГЛАВА 8. БИОГЕОГРАФИЯ

Существуют разные точки зрения на то, как возник и развивался Уральский палеобассейн (Хворова, 1961; Мизенс, 1997; Пучков, 2000 и др.). По мнению И.В. Хворовой (1961), его формирование началось в конце каменноугольного периода. В это время восточный борт бассейна примыкал к молодой горной системе Урала, на западе от которой располагался асимметричный краевой прогиб. Максимальные глубины прогиба, 800-1000 м, находились у края Восточно-Европейской платформы (Хворова, 1961), а на восток постепенно выполаживались. На шельфе платформы располагался мелководный морской бассейн, отделённый от Предуральского прогиба цепочкой рифов, островов и отмелей (Хворова, 1961). Этот регион служил основным источником сноса карбонатного материала в глубоководный прогиб. Активизировавшиеся процессы орогенеза способствовали углублению бассейна и его заполнению с востока флишевыми и грубообломочными осадками.

Другой взгляд на историю Уральского бассейна был предложен Г.А. Мизенсом (1997). Он предположил, что формирование Предуральского краевого прогиба происходило неравномерно на всей территории, начиная с середины каменноугольного периода. В это время прогиб был представлен тремя обособленными глубоководными бассейнами, соединёнными более мелководными морями. В результате тектонических движений в начале перми эти бассейны объединились в один. В наиболее глубоких частях, которые по мнению Мизенса (1997) находились ближе к восточному борту, происходило накопление флиша и молассы, с включениями большого количества карбонатного обломочного материала. Интерпретируя возможные источники этих отложений, Мизенс (1997) привёл доводы в пользу существования в конце каменноугольного- начале пермского периода на востоке узкого, местами прерывистого, карбонатного шельфа. Прерывистость была обусловлена прорезавшими его каньонами, по которым выносился терригенный материал с Уральских гор (Мизенс, 1997). Разрушение этого шельфа привело к накоплению значительной части карбонатов в Предуральском краевом прогибе. В настоящее время в разрезе практически не сохранилось следов неперемещённых карбонатов в восточной части прогиба, так как они были уничтожены в результате орогенических движений Урала. В северных районах в Предуральском краевом прогибе накапливались каменные угли. Накопление эвапоритов происходило преимущественно в южных частях прогиба (Мизенс, 1997). Такая дифференциация осадков была обусловлена различиями в климатических условиях на большой протяжённости Уральского морского бассейна. Его северные

части располагались на 35° с.ш., а южные – примерно на 15° с.ш. (Leonova, 2018), в субтропическом и тропическом климатических поясах. Умеренный гумидный климат возникал в ранней перми в конце ассельского и сакмарского веков на севере бассейна, в результате развития оледенения в Южном полушарии (Чумаков, Жарков, 2002).

Высказанные Мизенсом идеи хорошо аргументированы и подкреплены фактическими данными. Схема, предложенная в 50-х гг. (Хворова, 1961) представляется не менее убедительной. Возможно, что новые выводы (Мизенс, 1997) могут дополнить классическую схему строения Уральского пролива.

Таким образом, в позднем карбоне – начале перми на границе Восточноевропейского моря и Предуральского краевого прогиба сложилась благоприятная обстановка для формирования биогермов. Их росту способствовал тёплый климат, достаточная степень инсоляции и сравнительно небольшая глубина бассейна, а также разнонаправленные течения. Наиболее важным фактором для формирования рифов в этом регионе стало сочетание двух различных гидродинамических режимов – эпиконтинентального моря на западе и более глубоководной части Уральского пролива на востоке (Кулагина и др., 2011). С западной части Уральского пролива поступали воды, в достаточной степени насыщенные кислородом, а с восточной – воды, богатые минеральными веществами (Mazaev, 2019). Эти факторы, по-видимому, создавали подходящие условия для развития самого богатого сообщества неаммоноидных цефалопод из известных на сегодняшний день.

В артинском веке началось постепенное закрытие Уральского пролива по направлению с юга на север. В раннеартинское время ещё сохранялась связь бассейна с Палеотетисом (Leonova, 2018), однако тектонический блок с Башкирскими рифами был поднят, происходило активное разрушение накопившихся карбонатов (Чувашов и др., 1996). В позднеартинскую эпоху происходило быстрое погружение этой территории, и на ней восстановились морские обстановки, но совершенно другого характера, здесь отлагались уже не рифовые, а довольно мелководные шельфовые осадки. В это же время южная часть Уральского пролива фактически закрылась, что отразилось на комплексах фауны. На большой территории развиты песчано-глинистые, местами карбонатно-глинистые отложения, часто в них присутствует древесный материал. Источником растительного детрита, по-видимому, был западный берег Уральского пролива. В кунгурское время нормально-морские условия сохранялись только в

северных частях бассейна. На юге в лагунах и заливах накапливались толщи эвапоритов (Чувашов и др., 1995).

Ассельско-сакмарские наутилиды, бактриитоидеи и ортоцератоидеи, как и аммоноидеи, известны из пяти биогеографических областей (рис. 8-1, рис. 8-2): Уральской, Тетической, Американской, Арктической и Австралийской (Leonova, 2011; Korn, De Vaets, 2015). Южноуральское сообщество неаммоноидных цефалопод насчитывает не менее 47 видов, принадлежащих 34 родам. Из них к эндемикам относятся представители 24 родов, т.е. около 70%. Скорее всего, такое высокое содержание эндемичных родов связано со слабой изученностью раннепермских неаммоноидов. Для сравнения, одновозрастные комплексы аммоноидей показывают степень эндемичности не более 19% (Leonova, 2018). Роды-космополиты немногочисленны, они составляют до 30% от всего сообщества. Наибольшее сходство обнаруживается в родовом составе сообществ Южного Урала и Северной Америки (табл. 8-1). Их объединяет присутствие родов *Temnocheilus*, *Liroceras*, *Stenopoceras*, *Pseudorthoceras*, *Mooreoceras* и *Vitaunioceras*. 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 *Vitaunioceras*, перешли в раннюю пермь из карбона. Японская фауна так же, как Уральская отличается от остальных высокой степенью эндемичности. Роды-эндемики в ней составляют 67%.

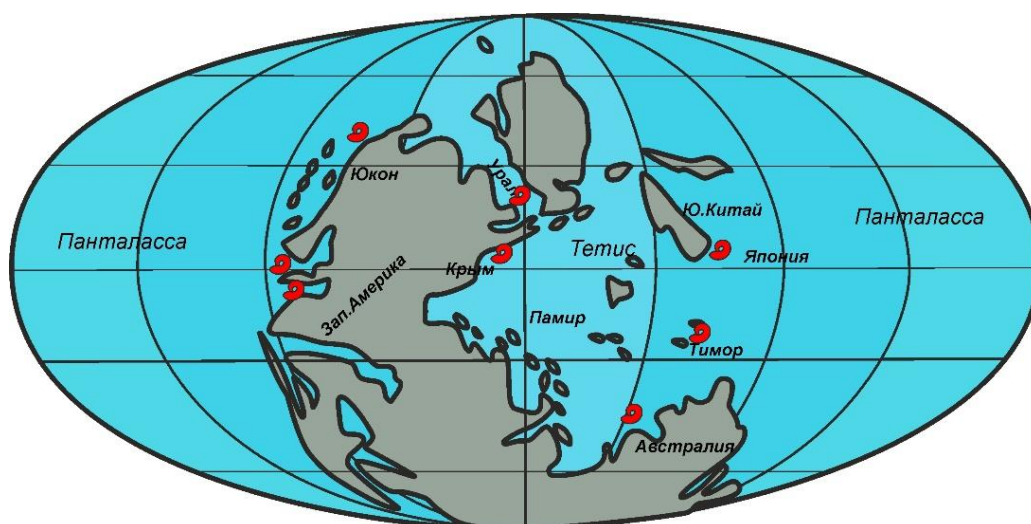


Рис. 8-1. Распространение ассельско-сакмарских неаммоноидных цефалопод (по Ziegler et al., 1996, с изменениями)

Раннепермское сообщество Уральской области очень тесно связано с позднекаменноугольным. Все перечисленные роды-космополиты происходят из Тетического и Американского бассейнов. Из позднекаменноугольных вселенцев можно

дополнительно указать роды *Megaglossoceras*, *Domatoceras*, *Kionoceras*, *Stenobactrites* и *Gzheloceras*, *Stenopoceras*. Роды *Mosquoceras* и *Stenopoceras* возникли в Подмосковном бассейне в среднем карбоне (Шиманский, 1967). В Уральском бассейне они появляются только в ассельском веке. Стоит отметить, что в Северной Америке самая древняя находка *Stenopoceras* датируется поздним пенсильвaniem. Схожая ситуация с родом *Temnocheilus*. Его находки известны из раннего карбона Западной Европы и, начиная со среднего карбона, в Подмосковье и Донбассе, но уже в позднем пенсильвании он обнаружен в Северной Америке (Шиманский, 1967). Вероятно, оба рода мигрировали в середине карбона из Восточно-Европейских бассейнов в Американские через Уральский бассейн.

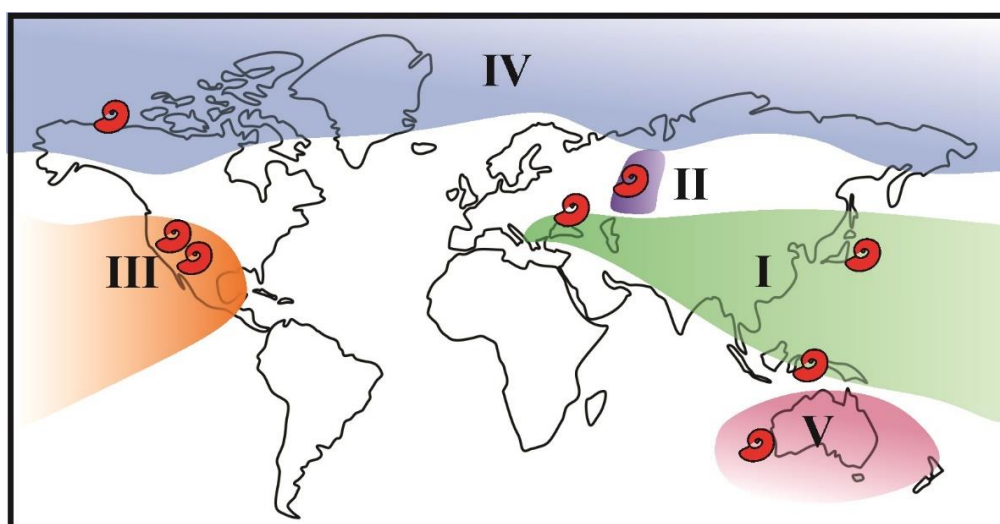


Рис. 8-2. Распространение ассельско-сакмарских неаммоидных цефалопод по палеобиогеографическим областям: I – Тетическая, II – Уральская, III – Американская, IV – Арктическая, V – Австралийская (по: Leonova, 2011, с изменениями).

Из всех перечисленных родов *Kionoceras* имеет самую длительную историю существования и широкое географическое распространение. Находки, относимые к этому роду, описаны из ордовика, девона и карбона Восточно-Европейской и Сибирской платформ, Южного Урала, Европы, Северной Америки (Шиманский, 1954). Пермские представители рода *Kionoceras* известны из нижнепермских отложений Урала и Донбасса. Такая большая продолжительность существования рода (почти 170 млн лет) вызывает вопросы. Действительно ли все описанные формы относятся к одному роду, или же являются продуктами параллельного развития, столь характерного для прямораковинных цефалопод? На данный момент мы можем уверенно говорить только о позднепалеозойских представителях *Kionoceras*,

обитавших в Уральском бассейне, по крайней мере, с начала каменноугольного периода.

Место возникновения рода *Stenobactrites* неизвестно, его первые представители появляются практически одновременно в серпуховском веке на территории Казахстана (Домбарские холмы) и середине честерского века миссисипия Северной Америки. В Уральской области ктенобактриты продолжали существовать как минимум по артинский век ранней перми. Самые поздние представители рода *Stenobactrites* происходят из отложений средней перми Сицилии (Шиманский, 1954).

Роды *Megaglossoceras*, *Liroceras*, *Domatoceras*, *Gzheloceras* обитали в Уральской области уже в конце карбона. Предполагается, что большинство из них впервые возникли в Подмосковном бассейне в середине каменноугольного периода, но довольно быстро распространились по всему северному полушарию. А в раннепермское время представители *Megaglossoceras* и *Gzheloceras* существовали только в Уральской области. Широко распространённый в позднекаменноугольное время род *Domatoceras*, в ассельском веке достиг Австралийской области. Прямокраковинный *Mooreoceras*, обитавший в морских бассейнах всего мира уже начиная с раннего карбона (Шиманский, 1968), в ранней перми известен в Уральской, Американской и Австралийской областях.

Местонахождений артинских неаммоноидных цефалопод в настоящее время известно крайне мало. Самый крупный комплекс происходит из Уральской области, он насчитывает 31 род (рис. 8-3, рис. 8-4). Несмотря на то, что Уральский пролив в артинское время уже закрылся, от былых связей с Тетической областью осталось несколько общих форм: это *Vitaunioceras*, *Aktastioceras* и *Peripetoceras* с острова Тимор (табл. 8-2). *Domatoceras*, обитавший 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.

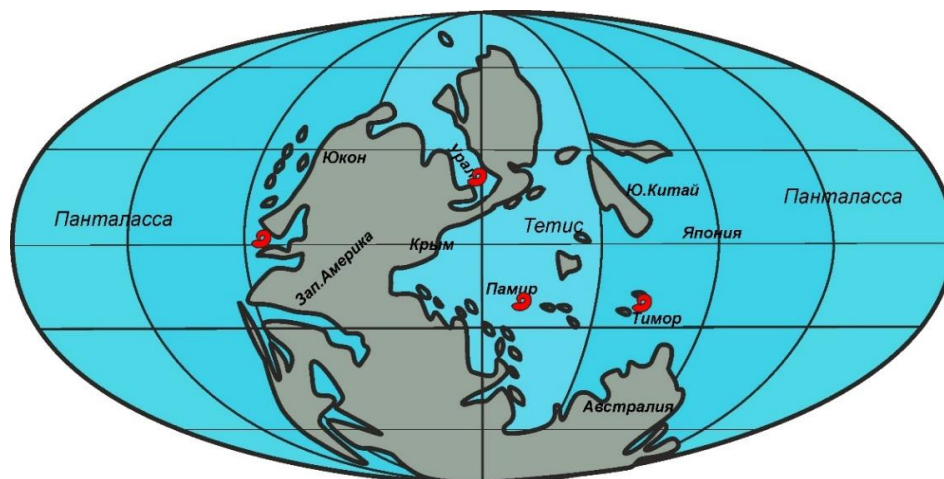


Рис. 8-3. Палеогеографическое распространение артинских неаммоноидных цефалопод. (по: Ziegler et al., 1996, с изменениями).

Три рода – *Liroceras*, *Pseudorthoceras* и *Mooreoceras* являются общими для Уральской и Американской областей. *Vitaunioceras*, существовавший в Уральском бассейне с ассельского по сакмарский век, в артинское время известен только с Тимора. Представители родов *Metacoceras* и *Domatoceras*, ранее обитавшие только в каменноугольных морях Тетической и Уральской областей, в сакмарском и артинском веке распространились в Американских морских бассейнах. *Millkoninckioceras*, обитавший в сакмарском веке в морях Северной Америки, в артинском веке мигрировал в Уральский бассейн. Нам удалось обнаружить представителя этого рода в

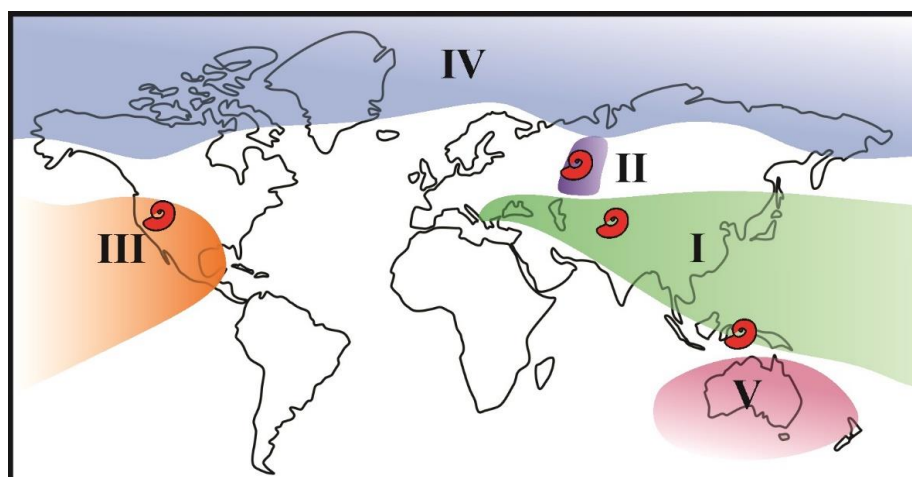


Рис. 8-4. Распространение артинских неаммоноидных цефалопод по палеобиогеографическим областям (по: Leonova, 2011, с изменениями). Условные обозначения см. на рис. 8-2.

верхнеартинских отложениях Шахтау. В остальном фауна Южного Урала (Руженцев, Шиманский, 1954; Шиманский, 1954), Памира (Шиманский, 1992; 1993, 1996) и

Тимора (Haniel, 1915; Руженцев, Шиманский, 1954) в это время характеризуется высокой степенью эндемичности. Для Уральского бассейна число родов-эндемиков в процентном соотношении равно почти 80%.

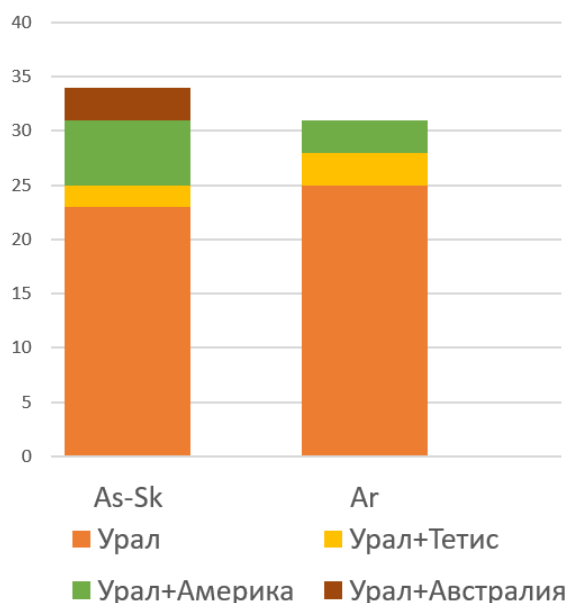


Рис. 8-5. Биogeографическая структура ассельско-сакмарского и позднеартинского комплексов неаммоноидных цефалопод. По вертикали отмечено число родов.

Явная недостаточность данных по географическому распространению раннепермских наутилоидей в настоящее время не дает оснований для каких-то определенных выводов. Биogeографический анализ неаммоноидных цефалопод Шахтау позволяет дополнить наши знания по Южноуральскому региону. Полученные данные не противоречат выводу, сделанному по другим группам морских беспозвоночных о том, что в начале ранней перми существовали устойчивые морские связи с другими бассейнами. В позднеартинское время эти связи сократились. Эндемичность фауны возросла с 70 до 80%.

	Шахтау	Ю. Урал	Донбасс	Канада	США Невада	США Канзас	США Техас	Тимор	Австралия	Япония
Nautiloidea	<i>Alexoceras</i> <i>Barskoceras</i> <i>Dentoceras</i> <i>Domatoceras</i> (2) <i>Eximioceras</i> <i>Leniceras</i> <i>Liroceras</i> <i>Megaglossoceras</i> <i>Mosquoceras</i> <i>Omorphoceras</i> <i>Pararhiphaoceras</i> (3) <i>Shatoceras</i> <i>Shikhanonautilus</i> (2) <i>Sholakoceras</i> <i>Stenopocera</i> , <i>Temnocheilus</i> <i>Thyoceras</i>	<i>Gzheloceras</i> <i>Mosquoceras</i> <i>Rhiphaeoceras</i> <i>Sholakoceras</i> (2) <i>Liroceras</i> <i>Dentoceras</i> <i>Scyphoceras</i> <i>Mariceras</i>	<i>Metacoceras</i> (2) <i>Pteronautilus</i> <i>Asymptoceras</i> <i>Coelonautilus</i> « <i>Discites</i> »	<i>Liroceras</i> <i>Titanoceras</i>	<i>Stearoceras</i> <i>Stenopoceras</i>	<i>Stenopoceras</i> <i>Tainoceras</i> <i>Metacoceras</i> (4)	<i>Cooperoceras</i> <i>Endolobus</i> <i>Ephippioceras</i> <i>Liroceras</i> <i>Foordiceras</i> <i>Metacoceras</i> (3) <i>Stenopoceras</i> (2) <i>Stearoceras</i> <i>Temnocheilus</i> <i>Koninckioceras</i> <i>Tainoceras</i> <i>Millkoninckioceras</i>		<i>Brachycycloceras</i> <i>Domatoceras</i> <i>Stearoceras</i> <i>Titanoceras</i> <i>Phaceras</i>	<i>Parachouteauoceras</i> (2) <i>Tainoceras</i> <i>Foordiceras</i> <i>Pleuronautilus</i> <i>Aphelaceras</i> <i>Parastenopoceras</i> <i>Stearoceras</i>
Orthoceratoidea	<i>Uralorthoceras</i> <i>Kionoceras</i>	<i>Uralorthoceras</i> <i>Kionoceras</i> <i>Dolorthoceras</i> (2) <i>Cycloceras</i> <i>Bitauioceras</i> <i>Mooreoceras</i> <i>Pseudorthoceras</i> <i>Simorthoceras</i>	<i>Kionoceras</i>				<i>Michelinoceras</i> <i>Pseudorthoceras</i> <i>Bitauioceras</i> (2) <i>Mooreoceras</i> (3)	<i>Orthoceras</i>	<i>Pseudorthoceras</i> <i>Mooreoceras</i>	« <i>Protocycloceras</i> » <i>Michelinoceras</i> <i>Bogoslovskya</i> <i>Geisonocerina</i> (?) <i>Lopingoceras</i>
Bacritoidea	<i>Ctenobacrites</i>	<i>Ctenobacrites</i> (2), <i>Bacrites</i> <i>Hemibacrites</i> <i>Tabantaloceras</i> <i>Belemnitomimus</i>					<i>Bacrites</i>	<i>Bacrites</i>		<i>Bacrites</i> <i>Aktastioceras</i>

Таблица 8-1. Местонахождения ассельско-сакмарских неаммоидных цефалопод и их таксономический состав. В скобках указано число видов соответствующего рода.

	Шахтау	Ю. Урал	Памир	США Техас	Тимор
Nautiloidea	<i>Condraoceras</i> <i>Dentoceras</i> <i>Gzheloceras</i> <i>Hemiliroceras</i> <i>Metacoceras</i> (2) <i>Millkoninckioceras</i> <i>Neodomatoceras</i> <i>Neothrincoceras</i> <i>Pararhiphaeoceras</i> <i>Pseudotemnocheilus</i> <i>Scyphoceras</i>	<i>Apogonoceras</i> <i>Articheilus</i> <i>Aktubonautilus</i> <i>Condraoceras</i> <i>Dentoceras</i> <i>Gzheloceras</i> (3) <i>Hemiliroceras</i> <i>Heurekoceras</i> <i>Liroceras</i> <i>Mariceras</i> <i>Metacoceras</i> (7) <i>Neodomatoceras</i> <i>Neothrincoceras</i> <i>Parastenopoceras</i> <i>Pararhiphaeoceras</i> <i>Peripetoceras</i> <i>Permodomatoceras</i> <i>Pseudotemnocheilus</i> (2) <i>Rhiphaeoceras</i> <i>Venatoroceras</i> <i>Scyphoceras</i> (3)	<i>Pleuromutilus</i> <i>Parastenopoceras</i>	<i>Domatoceras</i> <i>Foordiceras</i> <i>Knightoceras</i> <i>Liroceras</i> <i>Metacoceras</i> <i>Stearoceras</i> (3) <i>Stenopoceras</i> <i>Tainoceras</i> <i>Temnocheilus</i>	<i>Foordiceras</i> (?) <i>Liroceras</i> <i>Domatoceras</i> <i>Permoceras</i> <i>Stearoceras</i> (?) <i>Peripetoceras</i> « <i>Aganides</i> »
Orthoceratoidea	<i>Uralorthoceras</i> (2) <i>Dolorthoceras</i> (2) <i>Shikhanoceras</i> <i>Bitauinioceras</i>	<i>Aktastioceras</i> <i>Uralorthoceras</i> (2) <i>Dolorthoceras</i> (2) <i>Bitauinioceras</i> <i>Mooreoceras</i> <i>Pseudorthoceras</i>		<i>Pseudorthoceras</i> <i>Mooreoceras</i>	<i>Neorthoceras</i> (2) <i>Bitauinioceras</i> <i>Cycloceras</i> <i>Aktastioceras</i>

Bactritoidea	<i>Hemibacrites</i>	<i>Hemibacrites</i> <i>Microbacrites</i> <i>Aktastioceras</i>			
--------------	---------------------	---	--	--	--

Таблица 8-2. Местонахождения позднеартинских неаммоноидных цефалопод и их таксономический состав.

ГЛАВА 9. СТРОЕНИЕ И СКУЛЬПТУРА ЭМБРИОНАЛЬНЫХ РАКОВИН

Строение эмбриональных раковин неаммоноидных цефалопод

Как было отмечено в главе «Морфология и терминология», эмбриональные раковины у неаммоноидных цефалопод бывают двух типов: с протоконхом и с цикатриксом (без протоконха). К протоконховым относятся ортоцерелла и бактрителла, а к беспротоконховым – наута и семинаута (рис. 3-1). Считается, что у цефалопод с цикатриксом развитие было прямым, а у форм с протоконхом – с прохождением личиночной стадии (Барсков, 1982). При этом длину раковины, сформированной на момент выхода личинки из яйца, не всегда можно установить. В связи с этим нет и единого мнения о том, насколько сильно по образу жизни различались молодёжь этих моллюсков. Строение эмбриональных раковин изучалось многими специалистами с середины прошлого века (Друщиц, Догужаева, 1981; Друщиц, Шиманский, 1982; Klofak et al., 1999; Doguzhaeva, 2002; Chirat, Voletzky, 2003), однако у большинства ископаемых цефалопод исследовать их не удалось из-за редкой встречаемости.

Эмбриональные раковины наутилоидей типа семинаута известны уже у первых девонских свёрнутых форм из отряда Nautilida. Руженцев и Шиманский (1954), изучившие строение эмбриональных раковин пермских наутилид, пришли к выводу, что на момент выхода из яйца семинауты состояли из четырёх-семи камер, не считая жилую. После формирования этих камер на взрослой раковине изменяется характер скульптуры, форма поперечного сечения, следует пережим и более низкая по высоте камера, что указывает на изменение темпов роста (рис. 9-1, фиг. 1). Пережим соответствует положению устья на момент выхода личинки из яйца. Вероятно, такие личинки не могли в полной мере направленно двигаться и изменять глубину погружения. Семинауты имеют различную степень согнутости и толщину, их форма варьирует от тонкой, почти червеобразной, до широкой, конусообразной и слабо согнутой (рис. 9-1, фиг. 1- 4). Эмбриональные раковины типа «наута», по-видимому, появились уже в начале каменноугольного периода у наутилид и лироцератид в результате более плотного сворачивания раковины в период эмбрионального развития. Это произошло за счёт уменьшения умбиликального отверстия и увеличения объемности оборотов у семинауты. Такой переход привёл к тому, что из яйца вылуплялись особи, практически не отличающиеся от взрослого представителя этого же вида. В мезозое и кайнозое такой способ развития стал преобладающим во всём отряде Nautilida (Шиманский, Журавлёва, 1961).

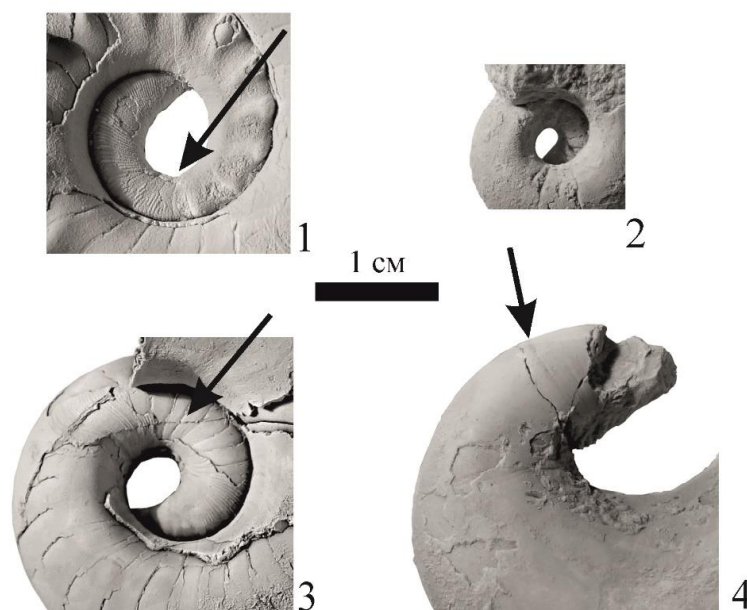


Рис. 9-1. Эмбриональные раковины (семинауты) пермских наутилоидей: 1 – *Metacoceras kruglowi* экз. ПИН №5668/40; 2 – *Leniceras ovale* голотип ПИН №5668/41; 3 – *Neodomatoceras delicatum* голотип ПИН №5668/39; 4 – *Barskoceras mirum* голотип ПИН №5668/2. Стрелкой отмечен пережим, который соответствует положению устья на момент выхода моллюска из яйца.

В ассельско-сакмарском сообществе Шахтау большинство наутилоидей – 16 видов – имело беспротоконховую эмбриональную раковину типа «семинаута» (отряды Nautilida, Oncoserida). Раковины ортоцератоидей и бактритоидей из ассельско-сакмарского интервала фрагментарны, ни у одного вида не сохранились их эмбриональные части. Возможно, плохая сохранность связана с тем, что эти моллюски не были постоянными обитателями рифовых обстановок, а их раковины были захоронены здесь в результате посмертного переноса. Сравнение с материалом Южного Урала позволяет утверждать, что у ортоцератоидей (2 вида – *Uralorthoceras tzwetaevae*, *Kionoceras serenum*) эмбриональная раковина была устроена по типу «семинаута». Шесть видов инволютных наутилид, вероятно, обладали эмбриональными раковинами типа «наута». О форме эмбриона у единственного вида бактритоидей из ассельско-сакмарских отложений, *Stenobactrites costatus*, точных данных нет. Шиманский (1958) описал несколько протоконхов бактритоидей из каменноугольных (башкирских-серпуховских) отложений Южного Урала. Среди них был фрагмент апикальной части раковины, который автор отнёс к *Stenobactrites* sp. Эта раковина характеризовалась скульптурой из поперечных рёбер, отсутствием сферической первой камеры, была достаточно крупной и имела коническую форму нескольких первых камер. В сводке «Treatise on invertebrate paleontology» по

неаммоидным головоногим моллюскам Эрбен (Erben, 1964) предположил, что если найденная Шиманским эмбриональная камера действительно принадлежит роду *Ctenobactrites*, то она нарушает диагноз всей группы и ктенобактриты должны быть исключены из бактритоидей. По мнению Мэйпса (Mapes, 1979), эта эмбриональная часть раковины *Ctenobactrites* sp., наряду с другими описанными им сходными фрагментами раковин относится к новому отряду Annulobactritida. Позднее Шиманский (1990) высказывал сомнения о принадлежности этой раковины к роду *Ctenobactrites*, полагая, что дальнейшие находки помогут разобраться в этом вопросе. Описанный в литературе и имеющийся у нас в распоряжении материал не позволяет с уверенностью указать форму эмбриона для *C. costatus*.

Для артинского сообщества также было характерно преобладание цефалопод (Nautilida, Orthocerida) с семинаутой (17 видов). Восемь видов наутилид со свёрнутой раковиной имели эмбриональную раковину **типа «семинаута»** и только один вид, *Condraoceras procerum*, эмбриональную **раковину «наута»**. Один вид ортоцератоидей обладал эмбриональной раковиной типа ортоцерелла (*Shikhanoceras sphaerophorum*) и один вид бактритоидей – бактрителла (*Hemibactrites ellipsoidalis*).

Изучение эмбриональных раковин под электронным микроскопом

Пермские прямораковинные цефалоподы, в частности, ортоцератоидеи и бактритоидеи, являются давним объектом исследования. Одной из сложностей в работе с этой группой моллюсков является малое количество признаков, используемых в их диагностике – высота камер фрагмокона, строение и положение сифона и скульптура раковины. В связи с этим, ещё в середине XX в. В.Н. Шиманским была отмечена исключительная важность изучения начальных частей таких раковин. Однако из-за отсутствия в то время технологических возможностей, данных по строению эмбриональных раковин и микроскульптуре было получено очень мало.

С конца 1960-х гг. началось активное изучение раковин цефалопод под электронным микроскопом. Одними из первых, применивших этот подход были Т. Биркелунд, Х. Мутвей, Г. Эрбен, В.В. Друщиц, И.С. Барсков, Л.А. Догужаева. В их исследованиях (Догужаева и др., 2016) основное внимание было уделено особенностям внутреннего строения и структуры раковинных слоёв у аммоидей. Отдельные работы были посвящены микроскульптуре их эмбриональной раковины. В результате были установлены серьезные различия этого признака на отрядном и подотрядном уровне.

Изучением же пермских прямораковинных цефалопод под электронным микроскопом в это время не занимались. Основываясь на систематической важности орнаментации у аммоноидей, можно предположить, что и для других групп головоногих моллюсков микроскульптура начальных частей раковины может являться важным диагностическим признаком.

В конце 90-х – начале 2000-х гг. вышли работы Догужаевой (1996, 2002), в которых приводились результаты изучения под электронным микроскопом раковин цефалопод из карбона и перми Южного Урала. В двух статьях были исследованы сборы Б.И. Чувашова из артинских отложений бассейна реки Сим. Бактритоидеи в первой работе представлены единственным видом *Hemibactrites* sp., а во второй работе – уже шестью видами, из которых пять – новые. На эмбрионах, определённых автором как *Hemibactrites*, была выявлена орнаментация в виде множества закономерно расположенных ямочек. Результаты наших исследований подвергают сомнению правильность этого определения.

Для изучения скульптуры под сканирующим электронным микроскопом Tescan Vega3 была отснята часть коллекции позднеартинских цефалопод из Шахтау, представленная экземплярами с сохранившимися эмбриональными частями. Были выбраны и отсняты апикальные концы раковин шести видов: *Shikhanoceras sphaerophorum*, *Hemibactrites ellipsoidalis*, *Dolorthoceras stiliforme*, *Dolorthoceras siphocentrale*, *Dentoceras magnum*, *Bitaunioceras krotowi*. Для уточнения собственных определений и сравнения нашего материала с другими видами и родами использовались раковины *Pseudorthoceras neumannae*, *D. stiliforme*, *D. siphocentrale*, *H. primus* из типовой коллекции Шиманского к работе «Прямые наутилоидеи и бактритоидеи сакмарского и артинского ярусов Южного Урала» (Шиманский, 1954). Из 25 изученных образцов только у 12 сохранился раковинный слой. На некоторых раковинах было установлено наличие микроскульптуры.

В результате была выявлена скульптура нескольких типов: поперечно-струйчатая (*Bitaunioceras krotowi*), сетчатая (*D. stiliforme*, *D. siphocentrale*), сетчатая ячеистая (*S. sphaerophorum*), ячеистая с продольными лирами (*Ps. neumannae*).

Поперечно-струйчатая скульптура была установлена на эмбрионе *Bitaunioceras krotowi* из коллекции Шиманского (рис. 9-2, фиг. 1, 2). В его монографии этот тип скульптуры был отмечен только на взрослых особях. У *Bitaunioceras* эта скульптура возникает ещё на ранних стадиях и сохраняется в течение роста раковины. Сходная скульптура наблюдалась и на эмбрионе *D. stiliforme*, снятом без напыления. Однако при съёмке раковин того же вида с напылением была установлена сетчатая тонкоструйчатая скульптура (рис. 9-2, фиг. 3-5). Сетчатая, но сильнее выраженная скульптура из более тонких продольных и более грубых поперечных лир, была обнаружена у *D. siphocentrale*. (рис. 9-3). На некоторых образцах она более сглаженная, на других более чётко выраженная. Это можно объяснить различной степенью сохранности раковинного материала. Таким образом, для рода *Dolorthoceras* характерен сетчатый характер орнамента на эмбриональных частях раковины, выраженный в разной степени.

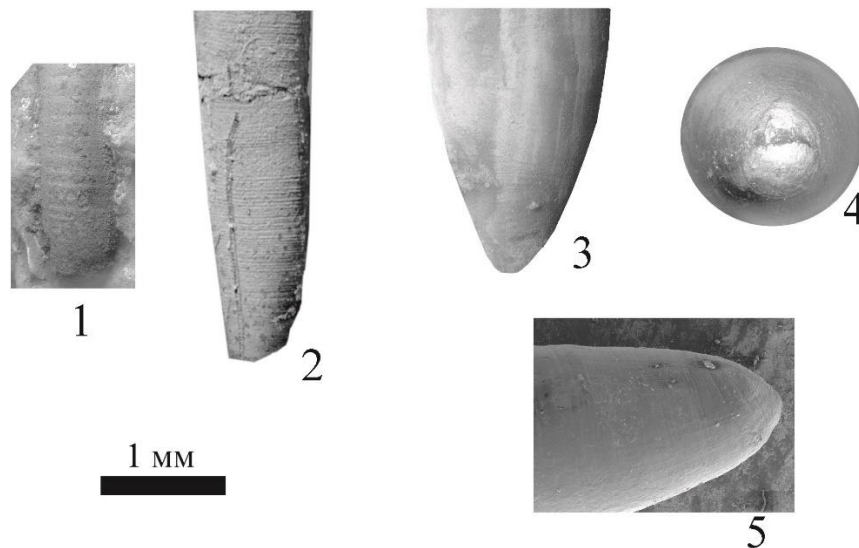


Рис. 9-2. Эмбриональные части и скульптура раковин неаммоноидных цефалопод. Фиг. 1, 2 – *Bitaunioceras krotowi*: 1 – экз. ПИН №442/3529, 2 – экз. ПИН №5668/100; фиг. 3-5 – *Dolorthoceras stiliforme* экз. ПИН №5668/225: 3 –сбоку, 4 –с вершины апикального конца, 5 – снимок раковины с золотым напылением.

Изучение раковины *Pseudorthoceras neumanna* позволило установить существенное отличие скульптуры этого вида от других прямораковинных цефалопод. В описании вида у Шиманский (1954) указал, что скульптура представлена продольными и поперечными струйками, причём продольные струйки толще поперечных. Однако на наших снимках экземпляра ПИН №442/9482 из его коллекции, хранящейся в Отделе научной организации фондов ПИН РАН (ОНОФ), вышеописанных поперечных струек выявить не удалось. На раковине отчётливо видна скульптура из продольных лир и многочисленных ямочек,

каждая из которых около 40 микрон в диаметре. Они расположены группами по 4-6 штук. На экземпляре 442/9517 эти ямки заполнены породой, поэтому может показаться, что скульптура раковины сетчатая. Этот тип скульптуры мы обозначили как ячеистая, с продольными лирами.

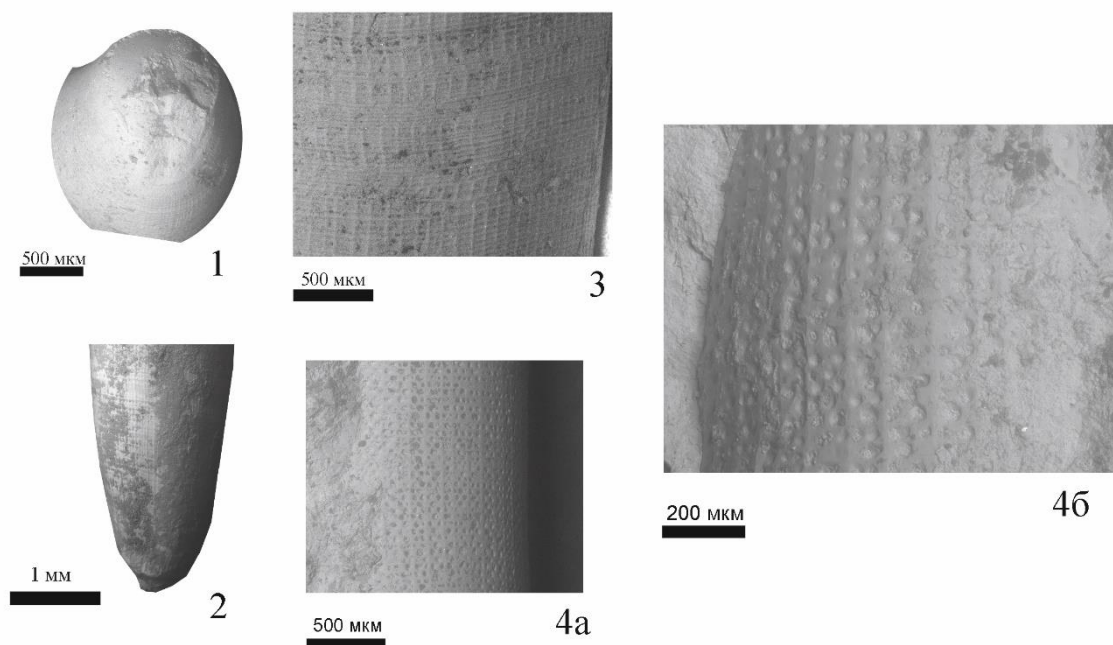


Рис. 9-3. Эмбриональные части и скульптура раковин неаммоидных цефалопод. Фиг. 1–3 – *Dolorthoceras siphocentrale* экз. ПИН №5668/104: 1 – с вершины апикального конца, 2 – сбоку, 3 – скульптура под бóльшим увеличением; фиг. 4 – *Pseudorthoceras neumannaе* экз. ПИН №442/9482: 4а – общий вид скульптуры, 4б – скульптура под бóльшим увеличением.

Наиболее интересны результаты изучения *Shikhanoceras sphaerophorum*. Этот вид относится к псевдортоцератидам, эмбриональная раковина имеет булавовидную форму. В диагнозе вида у Шиманского указано, что поверхность эмбриона покрыта тонкой сеткой, состоящей из «..продольных и поперечных струек. Сразу же после сужения раковины сетчатая скульптура исчезает. На более поздних стадиях выражена только поперечная струйчатость». Съёмка экземпляров из нашей коллекции и оригиналов Шиманского под электронным микроскопом позволяет установить, что на эмбрионе этого вида отсутствуют продольные струйки, а скульптура, которую В.Н. мог видеть в световом микроскопе, на самом деле представлена множеством ямочек, которые разделены продольными лирами. Именно они формируют сетчатый узор. Ямочки в размере не

превышают 25 микрон, каждый ряд ямок немного смещён относительно другого. В сужающейся части эмбриона они постепенно исчезают.

Абсолютно идентичную скульптуру можно наблюдать на экземплярах из работы Догужаевой (Doguzhaeva, 2002), описанных как *Hemibactrites* sp. Сравнение этих раковин с *Shikhanoceras sphaerophorum* и *Hemibactrites* sp. из коллекции Шиманского (1954), хранящейся в ОНОФ, позволяет утверждать принадлежность раковин из работы Догужаевой (Doguzhaeva, 2002) к виду *Shikhanoceras sphaerophorum*. Раковины обсуждаемых форм на первый взгляд сильно схожи, но они имеют целый ряд черт, позволяющих довольно чётко их различать. Наиболее значимыми отличиями между этими моллюсками, один из которых относится к псевдортоцератидам, а другой к бактритидам, являются положение сифона, а также высота первых нескольких камер. У *Hemibactrites*

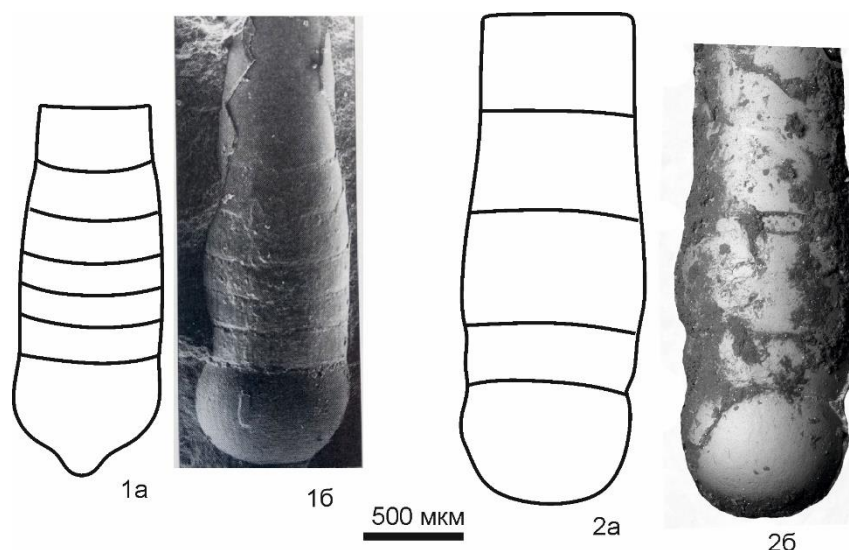


Рис. 9-4. Строение эмбриональных раковин прямораковинных цефалопод. Фиг. 1 – *Shikhanoceras sphaerophorum*: 1а – реконструкция, 1б – экз. ПИН №3871/23 (по: Doguzhaeva, 2002); фиг. 2 – *Hemibactrites primus*: 2а – прорисовка, 2б – голотип ПИН №442/12453.

сифон практически пристенный, но не соприкасающийся с вентральной стороной. У *Shikhanoceras* сифон только в первой камере резко смещён к вентральной стороне, но уже со второй камеры становится смещённым ближе к центру, чем к стенке раковины. Высота камер в начальной части раковины описана для *Hemibactrites primus*: протоконх хорошо обособлен от остальной части раковины, имеет сферическую, слегка вытянутую форму. Вторая камера самая низкая из эмбриональных, третья – выше первой и шире второй, по ширине почти как первая. Четвёртая, пятая и шестая камеры выше первой, примерно

равные по высоте, но уже третьей (Шиманский, 1954). Правильность описания подтверждается при съёмке голотипа на электронном микроскопе (рис. 9-4, фиг. 2). Для *Shikhanoceras* такого подробного описания строения эмбриона не приводится, но имеющиеся в работе Догужаевой снимки демонстрируют сильное отличие в строении. Первая камера сферическая, очень высокая в сравнении с последующими. На её вершине расположено куполовидное возвышение, не сохранившееся на раковинах из нашей коллекции, но которое удалось наблюдать на материале Шиманского и экземплярах в

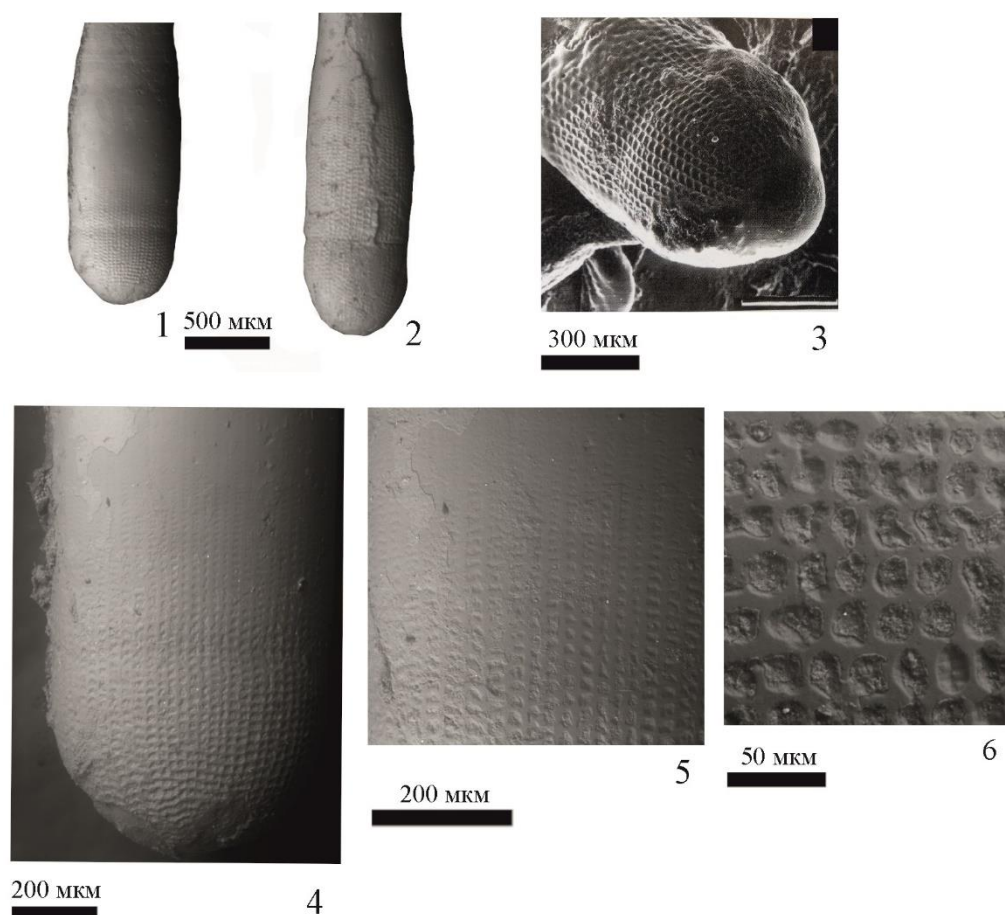


Рис. 9-5. Скульптура эмбриональных раковин *Shikhanoceras sphaeorporum*. 1, 4-6 – экз. ПИН №5668/224 при разном увеличении; 2 – экз. ПИН №442/9651 из типовой коллекции Шиманского; 3 – экз. ПИН №3871/316 – из работы Догужаевой (по: Doguzhaeva, 2002).

работе Догужаевой (2002). Вторая камера низкая. Третья-пятая камеры примерно одинаковые по высоте и немного выше второй. Последующие камеры постепенно возрастают в высоту. К сожалению, как на оригинале Шиманского № 442/12453, так и на нашем материале, относимому к роду *Hemibactrites*, отсутствует раковинный слой, поэтому установить микроскульптуру у этого вида не удалось. Однако полученные данные позволяют предполагать, что определения Догужаевой для раковин с сетчатой

скульптурой из ямок, не точны. Окончательно решить этот вопрос можно будет после изучения положения сифона.

Таким образом, было установлено четыре типа скульптуры на эмбриональных раковинах ортоцератоидей. 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.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной работе впервые подробно описаны неаммоноидные цефалоподы раннепермского местонахождения Шахтау. Выделено два чётко различимых комплекса: ассельско-сакмарский, связанный с рифовыми обстановками, и позднеартинский, существовавший в условиях открытого морского бассейна. В ассельско-сакмарском комплексе описано 25 видов, принадлежащих 21 родам и 13 семействам. При этом 18 видов и девять родов новые. Позднеартинское сообщество представлено 20 видами, 16 родами и 11 семействами. Три вида – новые.

Анализ морфологии раковин позволил дополнительно подчеркнуть различия двух комплексов. Для рифового сообщества характерно преобладание таксонов со свёрнутой раковиной, они составляют 80% от общего числа видов (среди них 50% – эволютные, 40% инволютные и 10% полуинволютные) прямораковинные – 16%, а согнутые лишь 4%. В пострифовую стадию развития бассейна свёрнутые формы составляли только 50% сообщества (из них эволютных – 70%, инволютных – 10% и полуинволютных – 20%), 45% – прямораковинные и 5% согнутые. Несмотря на то, что ортоцератоидеи и бактриитоидеи в позднеартинском сообществе составляют чуть меньше половины по числу видов, в количественном соотношении они преобладают. В ассельско-сакмарское время более чем у половины всех видов присутствовали различные скульптурные элементы на раковине. В конце артинского века стало больше гладкораковинных форм, а число скульптурированных сократилось практически в два раза.

В результате анализа жизненных форм по И.С. Барскову и использования морфометрических методов, разработанных Д. Раупом, установлена экологическая структура сообществ неаммоноидных цефалопод. Ассельско-сакмарские цефалоподы представлены нектобентосными (57%), бентопелагическими (33%), бентосными (10%) формами. В артинское время в результате изменения условий существования стало меньше нектобентосных и бентопелагических (50% и 22% соответственно), увеличилось число бентосных (17%) и появились планктонные формы (11%).

В раннепермских отложениях впервые обнаружен представитель отряда Oncocerida – *Barskoceras mirum*. Ранее было принято считать, что онкоцериды вымерли в середине каменноугольного периода. Морфология раковины – согнутая раковина с трохойдным навиванием, узкий краевой сифон и высокие камеры – сильно отличают эту форму от других совместно встречаемых цефалопод. Больше всего новый род и вид

напоминает девонских и раннекаменноугольных онкоцерид. Недостаток данных не позволил выделить новое семейство. Это будет возможно сделать в будущем, с привлечением дополнительных материалов. Представители каменноугольных родов наutilus – *Temnocheilus* и *Megaglossoceras* впервые выявлены в ассельско-сакмарских рифовых известняках. Этот факт продлевает их историю существования как минимум на два века.

Сравнение таксономического состава сообществ Южного Урала с другими известными раннепермскими сообществами цефалопод позволило выявить некоторые биогеографические связи. В ассельском и сакмарском веке шесть общих родов имеется с Североамериканскими бассейнами, три рода с Западной Австралией, один с Донбассом и по одному для Японии и Арктической Канады. В артинское время эндемичность фауны возросла. Число родов, общих для Южноуральской и Североамериканской областей сократилось в два раза. С Тетической областью выявлено три общих рода.

При изучении эмбриональных раковин ортоцератоидей на сканирующем электронном микроскопе установлено четыре типа микроскульптуры. Такой подход к изучению прямораковинных цефалопод может помочь в определении представителей разных родов.

Полученные данные дополняют наши представления о составе, морфологии и экологии уникальной фауны цефалопод, существовавшей на изученной территории в ранней перми. Использование современных методов исследования (сканирующий электронный микроскоп) ископаемого материала может помочь в установлении важных морфологических особенностей, которые необходимы для построения обоснованной системы цефалопод в будущем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антошкина А.И. Рифообразование в палеозое (север Урала и сопредельные области) // Екатеринбург: УрО РАН, 2003. С. 1–304.
2. Балашов З.Г. Эндоцератоидеи ордовика СССР // Л.: Изд-во ЛГУ, 1968. С. 1–278.
3. Барсков И. С. Об эволюции онтогенеза цефалопод // Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. М: Изд. МГУ. 1982. С. 61–79.
4. Барсков И.С. Об эволюции онтогенеза наружнораковинных цефалопод // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания (Москва, 9 – 11 апреля 2012 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИН РАН. 2012. С. 29–34.
5. Барсков И.С. Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод // М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 1–160.
6. Барсков И.С. Морфологическое разнообразие скульптуры наружной раковины палеозойских цефалопод. Как появилось и что значит? // Онтогенез и формирование биологического разнообразия. Сер. «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2018. С. 144–152.
7. Барсков И.С., Бойко М.С. Сакмарские (ранняя пермь) наутилиды рифа Шах-Тау (Башкирия) // Сб. трудов всеросс. научной конф. «Золотой век российской малакологии». Москва-Саратов. 2016. С. 207–211.
8. Барсков И.С., Бойко М.С., Мазаев А.В. «Они выжили!» Первые находки представителей отрядов Discosorida и Oncocerida? (Cephalopoda, Nautiloidea) в пермских отложениях Шах-Тау, Башкирия // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Вып. 5. Мат. совещания (Москва, 29–31 октября 2018 г.) Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИН РАН. 2018. С. 70–72.
9. Богословская М.Ф. Аммоноидеи // Основные черты стратиграфии пермской системы. Л.: Недра, 1984. С. 248–257.
10. Вагнер П. Общий взгляд на геогностический состав почв Казанской губернии // Уч. Зап. Казан. Ун-та. 1859. Кн. 1. С. 1–20.

11. *Вангенгейм фон Квален Ф.* Об открытии горного известняка между формациями Западного Урала // Горный журн. 1843. Ч. 2. Кн. 4. С. 32–41.
12. *Герасимов Н.П.* Брахиоподы Стерлитамакского известняка // Ученые записки Казанского ун-та. Отд. оттиск из Т. 89. Кн. 5-6. 1929. С. 779–872.
13. *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.
14. *Головкинский Н.А.* О пермской формации в центральной части Камско-Волжского бассейна // Мат. Геолог. России. 1869. Т. 1. С. 1–143.
15. *Горожанин В.М., Горожанина Е.Н.* Генезис нептунических даек в стерлитамакских шиханах. Геологический вестник. 2022. №2. С. 69–80.
16. *Горожанина Е.Н., Горожанин В.М.* Геопарк «Торатау»: памятники природы – пермские карбонатные массивы Тратау, Шахтау, Куштау, Юрактау. Геологический вестник. №3. 2019. С. 161–170.
17. *Девингталь В.В.* О некоторых Nautiloidea из артинских и кунгурских отложений Камского Приуралья // Докл. АН СССР. 1951. Т.81, № 6. С.1139–1143.
18. *Догужаева Л.А., Богословская М.Ф., Журавлёва Ф.А.* Взгляды В.Н. Шиманского на филогенетическое значение бактригов и их дальнейшее развитие на материалах верхнего карбона и нижней перми Южного Урала в работах учеников и соратников // Золотой век российской малакологии: Сб. трудов Всеросс. науч. конференции, посвящённой 100-летию со дня рождения профессора Виктора Николаевича Шиманского / Под ред. И.С. Барскова, А.В. Иванова, Т.Б. Леоновой, С.В. Николаевой, И.А. Яшкова. Москва-Саратов: ПИН РАН – СГТУ, 2016. С. 127–133.
19. *Догужаева, Л.А.* Эмбриональные раковины головоногих в свете исследований Шиманского, Богословского, Друщица и современное состояние проблемы // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция и биостратиграфия. Материалы всероссийского совещания (Москва, 8–10 ноября 2006 г.). Палеонтологический институт им. Бориссяка РАН; под ред. И. С. Барскова, Т. Б. Леоновой. М.: ПИН РАН. 2006. С. 12–14.
20. *Друщиц В.В., Догужаева Л.А.* Аммониты под электронным микроскопом (Внутреннее строение раковины и систематика мезозойских филлоцератид, литоцератид и 6 семейств раннемеловых аммонитид) // М: изд-во Московского Ун-та. 1981. С. 1–181.

21. Друщиц В.В., Шиманский В.Н. Основные вопросы систематики наружнораковинных головоногих // Бюл. Моск. О-ва испытателей природы. Отд. Геол. 1982. Т. 57. № 6. С. 94–107.
22. Емельянец Т.М. Артинские головоногие из Полудовского камня на Урале // Изв. Геолкома. 1929. Т. 48. № 8. С. 145–152.
23. Журавлёва Ф.А. Девонские наutilusоидеи. Отряды *Oncoceratida*, *Tarphiceratida*, *Nautiluda* // М.: Наука. 1974. Тр. ПИН АН СССР. Т. 142. С. 35–102.
24. Журавлёва Ф.А. Девонские ортоцероды. //М.: Наука. 1978. Тр. ПИН АН СССР. Т. 168. С. 1–216.
25. Исакова Т.Н., Кулагина Е.И., Филимонова Т.В. Раннепермская фораминиферовая биота рифового массива Шахтау и её связи с биотами Тетической и Арктической областей. Геологический вестник. № 1. 2020. С. 3–12.
26. Карпинский А.П. Отчёт о геологических исследованиях, проведённых в Оренбургском крае // Зап. Мин. об-ва. 1874. Т. IX. С. 212–310.
27. Королюк И. К. Методы и результаты изучения пермского рифогенного массива Шахтау (Башкирское Приуралье). М.: Наука, 1985. С. 1–112.
28. Котляр Г.В. Глобальный стратотипический разрез и точка (ГСРТ) нижней границы сакмарского яруса приуральского отдела пермской системы (Южный Урал, Россия) Региональная геология и металлогения. № 77. 2019. С. 6–10.
29. Котляр Г.В., Голубев В.К., Силантьев В.В. Общая стратиграфическая шкала пермской системы: современное состояние. Общая стратиграфическая шкала России: состояние и перспективы обустройства. Всеросс. Конф. Москва, 23-25 мая 2013 г. Сборник статей / М.А. Федонкин (отв. ред.) Москва: ГИН РАН, 2013. С.187–195.
30. Краснопольский А. Общая геологическая карта России // Тр. Геол. ком., Пермь–Солигалич: 1889. Лист 126. Т. XI. № 1. стр. 1–520.
31. Кротов П.И. Артинский ярус. Геолого-палеонтологическая монография артинского песчаника // Тр. Об-ва естеств. при Казан. ун-те. 1885. Т.13. Вып. 5. С. 1–314.
32. Кротов П.И. Геологические исследования на западном склоне Соликамского и Чердынского Урала // Тр. Геол. ком. 1888. Т. 6. С. 1–188.
33. Круглов М.В. Новые наутилиды из верхнего карбона Уфимского плато // Изв. Геол. ком., 1925. Ч. XLIV. № 8. С.775–782.

34. *Круглов М.В.* Верхнекаменноугольные и пермские наутилиды Урала // Тр. Геол. музея АН СССР. 1928. Т. 3. С. 63–206.
35. *Круглов М.В.* Остатки Nautiloidea в верхнем палеозое Уссурийского края // Зап. Росс. Мин. об-ва. 1930. Ч. LIX. № 1. С. 114–117.
36. *Круглов М.В.* Верхнепермские наутилиды бассейна рек Пинеги и Кулоя // Тр. Геол. Ин-та АН СССР. 1933. Т. 3. С. 185–208.
37. *Кулагина Е.И., Скуин И.А., Коссовая О.Л.* Древний мир раннепермского рифа Шахтау на Южном Урале в коллекции И.А. Скуина. Пермская система: стратиграфия, палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы: сб. материалов Междунар. Науч. Конф., посвящённой 170-летию со дня открытия пермской системы (5-9 сент. 2011 г., Пермь) / Пермь: Перм. Гос. Ун-т. 2011. С. 116–120.
38. *Леонова Т.Б., Щедухин А.Ю.* Цефалоподовые сообщества раннепермского рифа Шах-Тау (Башкортостан) // Геология рифов. Материалы Всеросс.совещания (Сыктывкар, 25-26 июня 2020 г.) Сыктывкар, ИГ Коми НЦ УрО РАН, 2020, С. 73.
39. *Леонова Т.Б., Щедухин А.Ю.* Новые наутилиды из ассельско-сакмарского рифового комплекса Шахтау // Палеонтол. журн. 2023. № 4. С. 26–36.
40. *Либрович Л.С.* Класс Головоногие – Cephalopoda. Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. V. Средний и верхний отделы каменноугольной системы. Под ред. И.И. Горского. Л.–М.: Ред. Горн.-топл. и геолог.-развед. лит-ры. 1939. С. 130–141.
41. *Лихарев Б.К.* Класс Cephalopoda. Отряд Nautiloidea // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. VI. Пермская система. Под ред. Б.К. Лихарева. Л. – М.: Ред. Горн.-топл. и геолог.-развед. лит-ры. 1939. С. 154–160.
42. *Мазарович А.Н., Фениксова В.В.* История исследований пермских отложений Русской платформы и Приуралья. // Изд-во МОИП. Нов. Серия. 1949. Вып. 11 (15). С. 1–148 с.
43. *Мёллер В.И.* О геологическом горизонте так называемого артинского песчаника // Горный журнал. 1862. Ч.1. № 3. С. 455–468.
44. *Мизенс Г.А.* Верхнепалеозойский флиш Западного Урала // Екатеринбург. УРО РАН. 1997. С. 1–230.
45. *Наливкин Д.В.* Учение о фациях // М.-Л.: 1932. Гос. науч.-тех. горно-геол. изд-во. С. 1–208.

46. *Круглов М.В.* Класс Cephalopoda. Головоногие // Основы палеонтологии (палеозоология) К. Циттеля. Часть I – Беспозвоночные. Под ред. А.Н. Рябинина. Л.-М.-Грозный-Новосиб.: Гос. Науч.-Технич. Горно-геол. нефт. изд-во. 1934. С. 711–773.
47. *Пучков В.Н.* Палеогеодинамика Южного и Среднего Урала // Уфа: Даурия, 2000. 146 с.
48. *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.
49. *Руженцев В.Е.* *Ассельский ярус пермской системы* // Докл. АН СССР. 1954. Т. 99. № 6. С. 1079–1082.
50. *Руженцев В.Е.* Аммоней сакмарского яруса и их стратиграфическое значение // пробл. Палеонтол. 1938. Т. 4. С. 187–285.
51. *Руженцев В.Е.* Биостратиграфия сакмарского яруса в Актюбинской области Казахской ССР // Тр. ПИН АН СССР. 1952. Т. 42. С. 1–85.
52. *Руженцев В.Е.* Нижнепермские аммониты Южного Урала. I. Аммониты сакмарского яруса. М.: Изд-во АН СССР. 1951. Т. 33. С. 1–188.
53. *Руженцев В.Е.* Нижнепермские аммониты Южного Урала. II. Аммониты артинского яруса. Тр. ПИН АН СССР. 1956. Т. 60. С. 1–271.
54. *Руженцев В.Е.* Палеонтологические заметки о каменноугольных и пермских аммонейх // Пробл. Сов. Геол. 1936. Т. 6. №12. С. 1072–1088.
55. *Руженцев В.Е.* Типовой разрез и биостратиграфия сакмарского яруса. Доклады Академии Наук СССР. 1950. Т. 71, № 6. С. 1101–1104.
56. *Руженцев В.Е., Богословская М.Ф.* Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Ранненамюрские аммоноидеи. // Тр. ПИН АН СССР. 1971. Т. 133. С. 1–382.
57. *Руженцев В.Е., Шиманский В.Н.* Нижнепермские свернутые и согнутые наутилоидеи Южного Урала // М.: Наука. 1954. Тр. ПИН АН СССР. Т. 50. С. 1–150.
58. *Соболев Е.С.* Триасовые наутилиды Северо-Восточной Азии // Новосибирск. Наука. СО АН СССР. 1989. С. 1–193.
59. *Степанов Д.Л.* Верхний палеозой Башкирской АССР (каменноугольные и артинские отложения) Л-М: Государственное науч-техн изд-во нефтяной и горно-топливной литературы, 1941. С. 1–99.
60. *Туманская О.Г.* (1916) О пермо-карбонных аммонейх Крыма // Зап. Геол. отд. об-ва любит. естеств., антропол и этногр. 1916. Т. 5. С. 99–111.

61. *Фредерикс Г.К.* (1915) Фауна верхнепалеозойской толщи окрестностей города Красноуфимска Пермской губернии //Тр. Геол. ком. Нов. сер. 1915. Вып. 109. С. 1–117.
62. *Хворова И. В.* Флишевая и нижнемолассовая формации Южного Урала // Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1961. Вып. 37. С. 1–352.
63. *Цветаева М.К.* Головоногие верхнего яруса среднерусского каменноугольного известняка // Тр. Геологич. комитета. СПб: 1888. Т.V. №3. С. 12–13.
64. *Черных В.В., Котляр Г.В., Кутыгин Р.В., Филимонова Т.В., Сунгатуллина Г.М., Сунгатуллин Р.Х., Мизенс Г.А., Исакова Т.Н.* Палеонтологическая характеристика разреза «Дальний Тюлькас» (Южный Урал). Геологический вестник. № 1. 2020. С. 13–24.
65. *Чувашов Б.И.* История установления пермской системы и этапы её изучения в России // Пермская система: стратиграфия, палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы. Сб. мат. Муждународн. Конф. Пермь. 2011. С. 8–17.
66. *Чувашов Б.И.,* Кунгурский ярус пермской системы (проблемы выделения и корреляция) // Стратиграфия и геологическая корреляция. 1997. Т. 5. № 3. С. 10–27.
67. *Чувашов Б.И., Пруст Ж-Н., Буассо Т., Веннан Е., Черных В.В.,* К истории формирования Стерлитамакских шиханов (раннепермские рифовые массивы Южного Предуралья) // Ежегодник 1995. Екатеринбург: Институт геол. и геохим. УрО РАН, 1996. С. 25–34.
68. *Чумаков Н.М., Жарков М.А.* Климат во время пермо-триасовых биосферных перестроек. Ст.1. Климат ранней перми // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2002. Т. 10. №6. С. 62–81.
69. *Шевырёв А.А.* Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и основные проблемы. 2. Классификация наутилоидных цефалопод // Палеонтол. журн. 2006. № 1. С. 43–52.
70. *Шевырёв А.А.* Макросистема цефалопод: Исторический обзор, современное состояние и нерешённые проблемы. 1. Основные особенности и общая классификация головоногих моллюсков // Палеонтол. журн. 2005. № 6. С. 33–42.
71. *Шиманский В.Н.* Некоторые новые ортоцераконы из артинских отложений Южного Урала // Докл. АН СССР. 1948а. Т. 60. № 1. С. 119–210.
72. *Шиманский В.Н.* К вопросу о ранних стадиях развития верхнепалеозойских ортоцераконовых наутилоидей // Докл. АН СССР. 1948б. Т.60. № 5. С. 871–874.

73. *Шиманский В.Н.* 1949 Шиманский В.Н. Верхнекаменноугольные наутилоидеи Южного Урала // Докл. АН СССР. Нов. сер. 1949. Т. 60, № 5. С. 929–932.
74. *Шиманский В.Н.* К вопросу об эволюции верхнепалеозойских прямых головоногих. // Докл. АН СССР. 1951а. Т. 79. №5. С. 867–870.
75. *Шиманский В.Н.* Прямые и согнутые головоногие нижней перми Южного и Среднего Урала. Автореферат докт. дисс. М., 1951b. С. 1–29.
76. *Шиманский В.Н.* О протоконхе бактритоидей // Докл. АН СССР. 1958. Т. 122, № 4. С. 702–705.
77. *Шиманский В.Н.* Надотряд Nautiloidea. Общая часть // Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие. I. Отв. ред. В.Е. Руженцев. М.: Изд. АН СССР. 1962а. С. 33–72.
78. *Шиманский В.Н.* Отряд Nautilida // Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие. I. Отв. ред. В.Е. Руженцев. М.: Изд. АН СССР. 1962b. С. 115–154.
79. *Шиманский В.Н.* Надотряд Vactritoidea // Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие. I. Отв. ред. В.Е. Руженцев. М.: Изд. АН СССР. 1962с. С. 229–238.
80. *Шиманский В.Н.* Надотряд Nautiloidea // Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. М.: Наука. 1965. Тр. ПИН АН СССР. Т. 108. С. 157–165.
81. *Шиманский В.Н.* Каменноугольные Nautilida // М.: Наука. 1967. Тр. ПИН АН СССР. Т. 115. С. 1–258.
82. *Шиманский В.Н.* Каменноугольные Orthoceratida, Oncoceratida, Actinoceratida и Vactritida // М.: Наука. 1968. Тр. ПИН АН СССР. Т. 117. С. 1–150.
83. *Шиманский В.Н.* Наутилида (изученность, стратиграфическое и географическое распространение, этапы развития) // Тр. Палеонтол. ин-та. АН СССР. М.: Наука, 1979. Т. 170. С. 1–67.
84. *Шиманский В.Н.* Новые наутилоидеи из верхнего палеозоя Закавказья // Бюлл. МОИП. Отд. геолог. 1979. Т. 54, №3. С. 54–61.
85. *Шиманский В.Н.* Новые находки ископаемых раковин бактритоидей в пермских отложениях Южного Урала // Ископаемые цефалоподы. Труды ПИН АН СССР. – М.: Наука. 1990. Т. 243. С. 66–70.
86. *Шиманский В.Н.* Прямые наутилоидеи и бактритоидеи сакмарского и артинского ярусов южного Урала // М.: Наука. 1954. Тр. ПИН АН СССР. Т. 44. С. 1–156.
87. *Шиманский В.Н.* Новые представители отряда Nautilida в СССР // Материалы к Основам палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР. 1957. Вып. 1. С. 35–41.

88. Шиманский В.Н., Журавлёва Ф.А. Основные вопросы систематики наутилоидей и родственных им групп // М.: Наука. 1961. Тр. ПИН АН СССР. Т. 90. С. 1–172.
89. Шиманский В.Н. Пермские Nautilida Памира // Бюлл. МОИП. 1992. отд. геолог. Т. 67. № 3. С. 77–84.
90. Шиманский В.Н. Пермские бактритоидеи Памира // Палеонтол. журн. 1993. № 3. С. 120–124.
91. Шиманский В.Н. Пермские неаммоноидные цефалоподы Памира // Палеонтол. журн. 1996. №3. С.34–37.
92. Штукенберг А.А. Фауна верхнекаменноугольной толщи Самарской луки //Тр. Геол. ком. Нов. сер. 1905. №. 23. С. 1–144.
93. Штукенберг А.А. Общая геологическая карта России, лист 127 // Тр. Геол. ком. Т.16. №1.1898. С. 1–115.
94. Щедухин А.Ю. Позднеартинские прямораковинные цефалоподы Шах-Тау, Башкортостан. Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, биостратиграфия, 6. Под ред. Т.Б. Леоновой, В.В. Митта. М.: ПИН РАН. 2021. С. 58–62.
95. Щедухин А.Ю. Первая находка Vactritoidea в ассельско-сакмарских отложениях рифа Шахтау (Башкортостан) // Палеонтол. журн. 2022а. №5. С. 29–36.
96. Щедухин А.Ю. Неаммоноидные цефалоподы ассельско-сакмарских отложений рифа Шахтау (республика Башкортостан) // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2022б. Т. 164. Кн. 2. С. 318–327.
97. Щедухин А.Ю. Новые Rhiphaeoceratidae (Nautilida, Cephalopoda) из нижнепермских отложений Шахтау (Башкортостан) // Палеонтол. журн. 2022с. №6. С. 14–19.
98. Щедухин А. Ю. Новые данные о роде Shikhanonautilus (Liroceratidae, Nautilida) из раннепермского рифа Шахтау // Палеонтол. журн. 2023. № 5. С. 26–30.
99. 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.
100. Щедухин А.Ю. Микроскульптура некоторых раннепермских Orthoceratoidea и Vactritoidea // Современная палеонтология: Классические и новейшие методы. XIV Всеросс. Науч. Школа молодых учёных-палеонтологов. Москва, 17-19 октября 2022 г. Тезисы докладов. ПИН РАН: М., 2022. С. 46–47.

101. *Яковлев Н.Н.* Фауна верхнепалеозойских отложений России. I. Цефалоподы и гастроподы // Тр. геол. ком. 1889. Нов. сер. Вып. 15. Т. 3. С. 1–140.
102. *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, no. 11. P. 1167–1284.
103. *Barskov, I.S., Leonova, T.B., Shilovsky, O.P.* Middle Permian Cephalopods of the Volga-Ural region // *Paleontol. Journ.* 2014. Vol. 48 (13), pp. 1331–1414.
104. *Birkelund T.* Submicroscopic shell structures in early growthstages of Maastrichtia ammonites (Saghalinites and Scaphites) // *Meddr dansk geol. Foren.* 1967. V. 17. P. 95-101.
105. *Bogoslovskaya M.F., Leonova T.B., Shkolin A.A.* The Carboniferous-Permian boundary and ammonoids from the Aidaralash section, Southern Urals // *J. Paleontol.* 1995. V. 69. P. 288–301.
106. *Charlton T.R., Barber A.J., Harris R.A., Barkham S.T, Bird P.R., Archbold N.W., Morris N.J., Nicoll R.S., Owen H.G., Owens R.M., Sorauf J.E., Taylor P.D., Webster G.D., Whittaker J.E.* The Permian of Timor: stratigraphy, palaeontology and palaeogeography // *Journ. Asian Earth Sci.* №2. 2002. P. 719–774.
107. *Chirat R., Boletzky S.* Morphogenetic significance of the concha furrow in nautiloids: evidence from early embryonic shell development of Jurassic Nautilida // *Lethaia.* 2003. V. 36. P. 161–170.
108. *Davydov V.I., Glenister B.F., Spinosa C., Ritter S.M., Chernykh V.V., Wardlaw B.R., Snyder W.S.* Proposal of Aidaralash as Global Stratotype Section and Point (GSSP) for base of the Permian System. *Episodes.* Vol. 21, No. 1. 1998. P. 11–18.
109. *Ehiro M.* Cephalopod fauna of the Nakadaira Formation (Lower Permian) in the Southern Kitakami Massif, Northeast Japan // *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan.* No. 179. 1995. P. 184–192.
110. *Eichwald E.* Lethaea Rossica ou Paleontologie de la Russie. Stuttgart:1860. V. 1. P. 1189–1327.
111. *Erben H.K.* Bactritoidea // *Treatise on Invertebrate Paleontology.* 1964. Pt. K. Mollusca 3. Univ. Kansas Press. P. K491–K505.
112. *Flower R.H.* Carboniferous cephalopods of Arkansas // *Geol. Survey professional paper.* 1964. V. 460. P. 1–322.
113. *Flower R.H., Kummel B.* A Classification of the Nautiloidea // *Journ. Paleonol.* 1950. V. 24. No.5. P. 604–616.

114. *Flower R.H.* Two Permian Cyrtocoones from New Mexico With discussion of their relationships // *Journ Paleontol.* V. 37. No. 1. 1963. P. 86–96.
115. *Geinitz H.B.* Carbonformation und Dyas in Nebraska // Dresden: 1866. P. 1–72.
116. *Geinitz H.B.* Dyas oder die Zechsteinformation und das Rothliegende. Heft 1. Die animalischen Ueberreste der Dyas. Verlag Wilhelm Engelmann (Leipzig). 1861. P. 1–130.
117. *Gemmellaro G.G.* La Fauna dei calcari con Fuslina della valle del fiume Sosio nella Provincia di Palermo, Fasc 2. Nautiloidea e Gastropoda // *Giornale di Science Naturali ed Economiche.* 1889. V. 20. P. 97–182.
118. *Girty G.H.* The fauna of the caney shale of Oklahoma // Washington: Government printing office. 1909. P. 1–105.
119. *Grünewaldt, M.* Beitrage zur Kenntnis der sedimentaren Gebirgsformation in den Berghauptmannschaften. Jekaterinburg, Slatoust und Kuchva, sowie den angrenzenden Gegenden der Ural. // *Mem. Acad. Imp. Sci. de St.-Petersb. Ser. VII.* 1860.V. 2. № 7. P. 1–144.
120. *Haniel C.A.* Die Cephalopoden der Dyas von Timor // *Paleontol. Timor. Lief. 3. Abh. 6.* 1915. P. 1–153
121. *Henderson C.M., Wardlaw B.R., Davydov V.I., Schmitz M.D., Schiappa T.A., Tierney K.E., Shen S.* Proposal for base-Kungurian GSSP // *Permophiles Issue #56.* 2012. P. 8–21.
122. *Jack R.L., Etheridge R. Jr.* The geology and palaeontology of Queensland and New Guinea Brisbane–London: Gov. Print.1892. № 92. P. 1–768.
123. *Jones W.T., Feldmann R.M., Schweitzer C.E., Reitano A., Insacco G.,* New Pygocephalomorph (Peracarida) from the Permian of the Sosio Valley (Sicily, Italy) // *Journal of Crustacean Biology.* 2015. V.35(5). P. 1–627.
124. *Kemp A.H.* Color retention in *Stenopoceras*, *Euomphalus* and *Naticopsis* from the Lower Permian of North Central Texas // *J. paleontol.* V.31. No. 5. 1957. P. 974–976.
125. *Koninck L.G.* Recherches sur les fossiles paleozoiques de la Nouvelle-Galles du Sud (Australie) // *Mem. Soc. Roy. Sci. Liege. Ser. 2. V. 6.* 1877. P. 1–140.
126. *Korn D., De Baets K.* Biogeography of Paleozoic ammonoids // *Ammonoid Paleobiology: from Macroevolution to Paleobiogeography / Eds. Klug Ch. et al.* Dordrecht: Springer, 2015. P. 145–161.

127. *Kotlyar G.V.* Global Stratotype Section and Point (GSSP) for the base-Sakmarian Stage // *Permophiles*. 2020. V. 68. P.47–48.
128. *Klofak S.M., Landman N.H., Mapes R.H.* Embryonic Development of Primitive Ammonoids and the Monophyly of the Ammonoidea // *Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods: Development and Evolution Form, Construction, and function Taphonomy, Palaeoecology, Palaeobiogeography, Biostratigraphy, and Basin Analysis*. New York: Plenum Publishers. 1999. P. 23–45.
129. *Kröger B., Mapes R.H.* Lower Carboniferous (Chesterian) embryonic orthoceratid Nautiloids // *J. paleont.* 2004. Vol. 78 (3). P. 560–573.
130. *Kummel B.* Nautiloidea-Nautilida // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. 1964. Pt. K. Mollusca 3. Univ. Kansas Press. P. K383–K457.
131. *Leonova T.B.* Permian Ammonoids: Biostratigraphic, Biogeographical, and Ecological Analysis // *Paleontol. Journ.* 2011. V. 45, № 10. P. 1206–1312.
132. *Leonova T.B.* Biogeography of the Permian Ammonoids of the Uralian Paleoocean // *Proc. of Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting, 2017. Advances in Devonian, Carboniferous and Permian Research: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources*. – Bologna: Filodiritto Editore – Proceeding. 2018. P. 305–309.
133. *Leonova, T. B., Shchedukhin, A. Yu.* Asselian-Sakmarian Nautiloids of the Shakh-Tau Reef (Bashkortostan) // *Paleontol. Journ.* 2020a. Vol. 54. № 10. P. 1113– 1134.
134. *Leonova, T.B., Shchedukhin A.Yu.* Cephalopods of the Early Permian Shakh-Tau reef // *Proc. of Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting, 2019. Late Palaeozoic Sedimentary Earth Systems: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources / Ed. Nurgaliev D.* Bologna: Filodiritto Editore – Proceeding. 2019. P. 155–158.
135. *Ludwig R.* Die Dyas in Russland. Im Geinitz's Dyas oder die Zechschteinformation und das Rothliegende // *Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann*. 1862. P. 121–316.
136. *Mapes R.H.* Carboniferous and Permian Bactritoidea (Cephalopoda) in North America // *Univ. Kansas Paleontol. Contrib.* 1979. Art. 64. P. 1–75.
137. *Mazaev A.V.* Lower Permian Gastropods of Shakhtau (Asselian-Sakmarian boundary beds, Southern Cisuralia) // *Paleontol. J.* 2019. V. 53. № 12. P. 1237–1345.
138. *Meek F.B., Hayden F.V.* Palaeontology of the Upper Palaeontology of the upper Missouri: A report upon collections made principally by the expeditions under command of Lieut. G. K. Warren, U. S. Top. Engrs., in 1855 and 1856: Invertebrates, Part I, Smithsonian Contr. Knowledge, vol. 14, art. V (172), p. 1–129.

139. *Meek F.B., Worthen A.H.* Description of new Carboniferous fossils from Illinois and other western states // *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 1860. V. 12. P. 447–472.
140. *Miller A.K., Youngquist W.* American Permian Nautiloids // *Geological Society of America*. 1949. Mem. 41. P. 33–34.
141. *Miller A.K.* Age of the Permian Limestones in Sicily // *Amer. Journ. Sci. Ser. V. V.* 2. 1933. P. 409–427.
142. *Miller A.K.* Geology and paleontology of the Permian area northwest of Las Delicias, south-western Coahulia, Mexico // *Geol. Soc. of America, Spec. Papers*. V. 52. 1944. P. 71–127.
143. *Miller A.K., Lane J.H., Unklesbay A.G.* A Nautiloid cephalopod fauna from the Pennsylvanian Winterset limestone of Jackson county, Missouri // *Univ. Kansas Paleont. Contrib. Mollusca*. 1947. Article 2. P. 1–11.
144. *Мёллер В.И.* О геологическом горизонте так называемого артинского песчаника // *Горный журнал*. Ч. 1. № 3. 1862. С. 455–468.
145. *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.
146. *Murphy J.*, Coiled Nautiloid cephalopods from the Brush Limestone (Conemaugh) of Easter Ohio and western Pennsylvania // *Journ. Paleont.* V. 44. No. 2. 1970. P. 195–205.
147. *Nassichuk, W.W.* Permian ammonoids and nautiloids, South-eastern Eagle Plaine, Yukon Territory // *J. Paleontol.* 1971. V. 45 (4), P. 1001–1021.
148. *Nassichuk W.W.* Permian ammonoids in the Arctic Regions of the world // *The Permian of Northern Pangea* / Eds. Scholle P.A., Peryt T.M., Ulmer-Scholle D.S. Berlin: Springer, 1995. P. 210–235.
149. *Newell N.D.* Some Mid-Pennsylvanian ivertebrates from Kansas and Oklahoma: III. Cephalopoda // *Journal of Paleontology*. 1936. V. 10. No. 6. Pp. 481–489.
150. *Niko S., Nishida T., Nakazawa K.* Orthoconic cephalopods from the Lower Permian Atahoc Formation in East Timor // *Paleontol. Research*. V. 4. № 2. 2000. P. 83–88.
151. *Niko S., Sone M., Leman M.S.* A new Permian species of Mooreoceras (Cephalopoda^ Orthocerida) from the northwestern Peninsular Malaysia // *Proc. Japan Acad.*, V. 81. Ser. B. 2005. P. 329–333.

152. *Niko S., Mapes R.H.* Late Carboniferous coiled nautiloids from the Lost Branch formation of Oklahoma, Midcontinent North America // *Paleontol. Research*. 2016. Vol. 20. No. 2. P. 73–79.
153. *Niko S., Seuss B., Mapes R.H.* Desmoinesian (Middle Pennsylvanian) Orthocerid Cephalopods from the Buckhorn Asphalt Lagerstätte in Oklahoma, Midcontinent North America // *Paleontol. Research* V. 22. № 1. P. 20–36.
154. *Raup D.M.* Geometric Analysis of Shell Coiling: Coiling in Ammonoids // *J. Paleontol.* V. 47 (1). 1967. P. 43–65.
155. *Rothpletz A.* Die Perm-, Trias- und Jura-Formation auf Timor und Rotti im indischen Archipel // *Palaeontographica*. V. 39. 1892. P. 57–106.
156. *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, 2020a.* / Ed. Nurgaliev D. Bologna. Filodiritto Editore – Proceeding. 2020b. P. 246–249.
157. *Shchedukhin A. Y., Leonova T. B.* Late Artinskian Nautiloids of the Shakh-Tau Reef (Bashkortostan) // *Paleontol. Journ.* 2020b. V.54, No, 10. P. 1135–1151.
158. *Silantiev V.V., Sennikov A.G., Golubev V.K., Schneider J.W.* Outline of the history of the Permian System in Russia and Central Europe. Kazan Golovkinsky Strtigraphic Meeting, 2021. *Sedimentary Earth Systems: Stratigraphy, Paleoclimate, Geochronology, Petroleum Resources. Sixth All-Russian Conference “Upper Paleozoic of Russia”*. P. 56–60.
159. *Spencer G.L., Krainer K.R., Larry F.* Nautiloids from the Early Permian Yeso Group, Otero County, New Mexico // *Geology of the Sacramento Mountains Region, Rawling, Geoffrey; McLemore, Virginia T.; Timmons, Stacy; Dunbar, Nelia; [eds.], New Mexico Geological Society 65th Annual Fall Field Conference Guidebook.* 2014. P. 315–318.
160. *Swallow G.C., Hawn F.* The Rocks of Kansas // *Trans. Acad. Sci., St. Louis*. 1858. V. I. No. 2. P. 1–32.
161. *Teichert C., Glenister B.F.* Fossil Nautiloid Faunas from Australia // *J. Paleontol.* V. 26. № 5. 1952. P. 730–752.
162. *Teichert C.* The Marine Permian faunas of Western Australia // *Palaeont. Zeitschr.* V. 24. № ½. 1951. P. 75–90.
163. *Tucker J.K.* The Tainoceratidae (Nautilida) of the Casper Formation (L. Permian) of Wyoming // *Proc. Okla. Acad. Sci.* V. 57. 1977. P. 91–97.

164. *Yabe H., Mabuti S.* On Two Upper Palaeozoic Nautiloids from Japan and China. Japan. Jour. Geol. Geogr., Vol. 25. 1935. P. 9–12.
165. *Ziegler A.M., Hulver M.L., Rowley D.B.* Permian World Topography and Climate // Late glacial and Postglacial Environment Changes – Quaternary, Carboniferous-Permian and Proterozoic / Ed. Martini I.P. N.Y.: Oxford Univ. Press, 1996. (maps).