

КРАТКИЙ ОБЗОР

УДК 564.53:551.736

doi: 10.26907/2542-064X.2021.3.325-337

ПЕРМСКИЕ АММОНОИДЕИ: ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЯ В РОССИИ И В СТРАНАХ БЫВШЕГО СССР

Т.Б. Леонова

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН,
г. Москва, 117647, Россия*

Аннотация

В статье кратко изложена история изучения пермских аммоноидей в России и бывшем СССР на протяжении 180 лет. Освещена ведущая роль исследований смены комплексов аммоноидей в установлении ярусов нижней перми: артинского, сакмарского и ассельского. Рассмотрен ряд ключевых проблем, решаемых специалистами по аммоноидеям как в прошлом, так и в настоящее время. Если ранее основное внимание уделялось изучению таксономического разнообразия и классификации, а также онто-филогенетическим и биостратиграфическим исследованиям, то сегодня наиболее активно развивающимися направлениями стали эволюция филогенеза и морфогенеза, морфофункциональный анализ, палеоэкологические и палеобиогеографические реконструкции. Устойчивый и постоянно растущий интерес отечественной науки к пермским аммоноидеям свидетельствует о том, что они остаются ведущей группой в решении вопросов биостратиграфии.

Ключевые слова: пермские аммоноидеи, ассельский ярус, сакмарский ярус, артинский ярус, кунгурский ярус, роудский ярус, биостратиграфия, филогения, палеобиогеография, палеоэкология

В год, когда геологическая общественность отмечает 180 лет пермской системы, единственного крупного стратиграфического подразделения, установленного на территории России, представляется полезным подвести основные итоги изучения пермских аммоноидей в нашей стране. Ведь именно эта группа ископаемых сыграла ведущую роль в обосновании всех ярусов нижнего (приуральского) отдела пермской системы нашими предшественниками, и благодаря их классическим работам приуральский отдел пермской системы остался российским.

Хорошо известно, что первоначально пермская система принималась в объеме, примерно соответствующем современным среднему и верхнему отделам, а нижний отдел рассматривался вместе с карбоном. Все ярусы нижней перми были установлены на Южном Урале. Первым из нижнепермских ярусов был выделен артинский ярус. А.П. Карпинский (фото 1). Он описал данный комплекс как «артинский ярус», под которым понимал «переходные пермо-карбоновые отложения», при этом все нижнепермские аммоноидеи Урала считались артинскими [1].

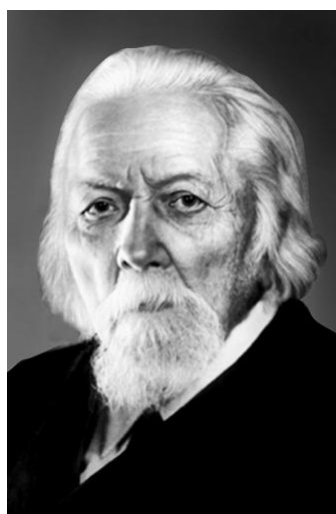


Фото 1. Александр Петрович Карпинский Фото 2. Василий Ермолаевич Руженцев

В своей знаменитой монографии, посвященной аммоноидеям артинского яруса [2], он продолжал придерживаться именно такой трактовки выделенного им подразделения. В конце XIX в. П.И. Кротов [3] изучил «артинских» аммоноидей и разделил их на две большие группы: каменноугольных (150 видов) и пермских (53 вида). Дальнейшие исследования раннепермских аммоноидей Урала привели к созданию хорошо обоснованной ярусной шкалы для этого интервала геологической истории.

В.Е. Руженцев (фото 2) установил три больших последовательно сменяющихся комплекса аммоноидей: ассельский, сакмарский и артинский, что и послужило обоснованием выделения соответствующих ярусов [4–6]. Типовой разрез ассельского яруса был установлен на р. Ассель в Оренбургской обл. Южного Урала по смене аммоноидных фаун [6, 7]. В.Е. Руженцев не обособлял кунгурский ярус, он считал, что в это время заканчивали свое существование позднеартинские, или байгенджинские, аммоноидеи.

В развитии аммоноидей граница между каменноугольной и пермской системами четко устанавливается по возникновению четырех новых семейств: Paragastrioceratidae (род *Svetlanoceras*), Metalegoceratidae (род *Juresanites*), Popanoceratidae (род *Protopopanoceras*) и Perrinitidae (роды *Subperrinites*, *Properrinites*). На родовом уровне она хорошо прослеживается по появлению семи новых родов: *Vanartinskia*, *Mescalites*, *Kargalites*, *Cardiella*, *Martoceras*, *Prostacheoceras*, *Tabantalites* [8, 9].

GSPS-граница карбона и перми утверждена в стратотипическом разрезе по р. Айдаралаш на Южном Урале (Республика Казахстан). Первым изучил этот разрез и найденных в нем аммоноидей В.Е. Руженцев [7, 10], автор оренбургского и ассельского ярусов. В этом разрезе в свое время он идентифицировал виды *Prouddenites terminalis*, *Artinskia irinae*, *Prothalassoceras bashkiricus* из нижней части слоя 19 как самые последние каменноугольные, а *Neopronorites rotundus*, *Daixites antipovi*, *Artinskia kazakhstanica*, *Prothalassoceras serratum* из слоя 20 –

как самые ранние ассельские. Граница между системами была проведена между этими двумя слоями (19 и 20).

В 80–90-х годах XX в. были проведены дополнительные работы на этом разрезе, были собраны и изучены новые коллекции аммоноидей [9]. В результате усилий объединенной группы российских и американских ученых было представлено детальное обоснование проведения границы карбона и перми в южноуральских разрезах [11]. Подкомиссия по пермской системе Международной комиссии по стратиграфии (SPS ICS) приняла разрез Айдаралаш в качестве стратотипа пограничных отложений. Положение самой границы было определено внутри слоя 19 по появлению конодонтов вида *Streptognathodus isolatus*. Положение этой границы оказалось несколько ниже бывшей границы (по фузулинидам на 6.3 м, по аммоноидеям на 26.8 м). Специалисты по аммоноидеям не возражали против этого изменения, так как в указанной части слоя 19 аммоноидеи найдены не были.

Первых аммоноидей из отложений, в настоящее время датируемых пермским возрастом, в нашей стране начали описывать в середине XIX в. Как уже отмечалось, в то время их считали каменноугольными или пермо-карбоновыми. В первую очередь пермские (в современном понимании) аммоноидеи были открыты на Южном Урале. В знаменитой книге о геологии Европейской России и Уральских гор Э. Вернейль [12] описал под названием *Goniatites orbignyanus* типовой вид одного из самых характерных пермских родов *Medlicottia* Waagen. Несколько позже М. Грюневальдт [13] под названием *Goniatites artiensis* описал типовой вид рода *Artinskia* Karpinsky.

В России, как и во всем мире, практически в течение всего XIX в. происходило накопление фактических данных. Кроме Урала первые аммоноидеи были обнаружены в пермских отложениях на Дарвазе, в Крыму и в Закавказье. Сначала сведения о пермской геологии и ископаемых были эпизодическими, но со временем исследования пермской системы стали проводиться более интенсивно. Наиболее продуктивным временем в изучении аммоноидей пермской системы стал период 30–60-х годов XX в. В это время появилось огромное число работ с описаниями пермских аммоноидных фаун различных регионов СССР. Несомненно, основополагающими были многочисленные статьи и монографии В.Е. Руженцева по Уралу, опубликованные в 1933–1956 гг., которые имели огромное значение для пермской стратиграфии. Работая в сотрудничестве со специалистами по фузулинидам, В.Е. Руженцев создал основу стратиграфической шкалы, которая сохранила свою актуальность и по сей день. Кроме В.Е. Руженцева в это время в исследованиях пермских аммоноидей Урала принимала самое активное участие целая плеяда замечательных специалистов: Т.М. Емельянцева, Е.В. Воинова, С.В. Максимова, Н.П. Герасимов, А.А. Чернов, М.Ф. Богословская и др.

Очень серьезный вклад в изучение пермских аммоноидей внесла О.Г. Туманская, описав в 30–40-е годы XX в. многочисленные таксоны из Крыма [14] и Средней Азии [15] и сопоставив эти фауны с известными уральскими, американскими, тиморскими и сицилийскими. К сожалению, крымские коллекции О.Г. Туманской, хранившиеся в Ленинграде, были утрачены во время Великой Отечественной войны. Несмотря на усилия нескольких групп палеонтологов в конце двадцатого века (Г.В. Котляр, Ю.Д. Захарова и Т.Б. Леоновой), повторить эти

сборы не удалось. Все находки аммоноидей были сделаны из двух небольших «экзотических глыб» пермского возраста, расположенных внутри мезозойской таврической серии в Горном Крыму. По-видимому, все остатки аммоноидей были выбраны первыми исследователями более 100 лет назад.

В 60–90-е годы XX в. были монографически обработаны большие коллекции пермских аммоноидей Памира и Дарваза. Были опубликованы: серия статей А.М. Павлова в 1965–1972 гг., серия статей и две монографии Т.Б. Леоновой [16, 17], а также статьи В.Е. Руженцева [18] и М.Ф. Богословской [19]. Эти исследования позволили надежно скоррелировать нижнепермские отложения Средней Азии с уральскими, таким образом, удалось сопоставить нижние отделы двух пермских стратиграфических шкал: Тетической и Общей. В это же время продолжались исследования и на Урале (М.Ф. Богословская, А.В. Попов, А.А. Школин, А.В. Воронов), которые были связаны главным образом с установлением границы карбона и перми.

С середины XX в. началось изучение пермских аммоноидей северо-востоке России: Верхоянья и Омолонского массива, первые работы принадлежали В.Е. Руженцеву [20] и Ю.Н. Попову [21]. Сначала данных было очень мало, поскольку находки аммоноидей в этом регионе были крайне редки. В результате проводившейся геологической съемки коллекции стали более представительными. Важным обобщением этих исследований стала монография В.Н. Андрианова [22]. В 90-е годы XX в. изучением аммоноидей этого региона начал заниматься Р.В. Кутыгин, и в его многочисленных статьях (1996 – по настоящее время) появились новые данные о своеобразной аммоноидной биоте северо-востока [23].

На Дальнем Востоке находки раннепермских аммоноидей очень редки, но там были собраны богатые коллекции позднепермских цератитов, которые были изучены Ю.Д. Захаровым и А.М. Павловым [24]. Небольшая коллекция средне- и позднепермских аммоноидей была описана В.Е. Руженцевым [25].

Новый век принес новые открытия на, казалось бы, хорошо изученных разрезах Урала и Приуралья. В нулевых годах исследователи из Казанского университета Н.К. Есаулова, Б.В. Буров и О.П. Шиловский обнаружили аммоноидей в казанском ярусе бассейна реки Вятки [26]. В результате нескольких экспедиций была собрана представительная коллекция этих ископаемых цефалопод. На основании ее изучения был надежно определен роудский возраст вмещающих отложений и уточнена корреляция Восточно-Европейской шкалы с Международным стратиграфическим стандартом, то есть проведена корреляция казанского яруса Восточно-Европейской шкалы с роудским ярусом Международной стратиграфической шкалы [27, 28]. Эти данные хорошо согласовались с мнением специалистов по конодонтам.

В 10–20-е годы XXI в. обосновывается нижняя граница кунгурского яруса, единственного из ярусов Приуральяского отдела, не выделенного по аммоноидеям В.Е. Руженцевым. В то время данные по кунгурским аммоноидеям Урала были чрезвычайно скудны, и Руженцев не находил оснований отделять богатейший позднеартинский, байгенджинский, комплекс от бедного кунгурского. В настоящее время проект по мультидисциплинарному изучению кандидата в глобальные стратотипы кунгура и выбору GSPS-точек его границы в разрезе Мечетлино активно разрабатывается большим коллективом специалистов под руководством

В.В. Черных [29]. Аммоноидей, как одну из важнейших стратиграфических групп, из этого разреза изучают Р.В. Кутыгин [30] и М.С. Бойко.

В последние пять лет активно исследуются раннепермские аммоноидеи известного башкирского шихана Шах-Тау. Впервые аммоноидеи отсюда были описаны Н.П. Герасимовым почти сто лет назад [31]. В 2015–2021 гг. были собраны новые коллекции этих ископаемых. В настоящее время проанализирован очень интересный комплекс из пограничных отложений асселя и сакмары, включающий впервые найденный на Урале, да и во всей Северной Евразии род *Properrinites* из семейства *Perrinitidae*, ранее считавшегося биогеографическим маркером Тетической области (*sensu lato*) [32].

Уже к концу XIX в. с появлением описательных работ по пермским (или пермокарбонным) аммоноидным фаунам отдельных районов были предприняты первые попытки классификации этой части аммоноидной биоты [2, 3, 33]. По мере выделения новых родов и видов назревала настоятельная необходимость в разработке более адекватной системы позднепалеозойских аммоноидей. Установленные ранее немногочисленные категории семейственного ранга уже не могли вместить обилие полученного нового материала.

К середине прошлого столетия большинство специалистов пришли к выводу о необходимости создания естественной системы аммоноидей, считая онто-филогенетический метод наиболее оптимальным для этих целей. Главными ее идеологами стали немецкий палеонтолог О. Шиндевольф и В.Е. Руженцев. В своих многочисленных публикациях они разработали систему оценки элементов лопастной линии для классификации аммоноидей. Принципиально их подходы отличались не слишком сильно, но каждый настаивал на своей терминологии, что вызвало длительную научную дискуссию между двумя учеными. Всеми отечественными и рядом иностранных специалистов до сих пор используется терминология В.Е. Руженцева, но некоторые предпочитают систему, разработанную О. Шиндевольфом.

Почти параллельно в США (А.К. Миллером и В.М. Фернишем) и в России (В.Е. Руженцевым) были опубликованы «цефалоподовые» тома крупнейших палеонтологических справочников того времени: американский “*Treatise on Invertebrate Paleontology*” [34] и отечественные «Основы палеонтологии» [35]. В них были представлены первые хорошо аргументированные классификации позднепалеозойских аммоноидей. В 2009 г. вышел ревизованный том “*Treatise on Invertebrate Paleontology*” [36] по каменноугольным и пермским аммоноидеям. К сожалению, в нем были сохранены многие неточности из первого издания. И в настоящее время все начинающие исследователи позднепалеозойских аммоноидей обращаются к «Основам палеонтологии» [35] и к монографии В.Е. Руженцева «Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей» [37], которые в целом не потеряли своей актуальности.

Тем не менее многочисленные новые данные диктовали необходимость пересмотра старых классификаций. Важным вкладом в разработку общей системы позднепалеозойских аммоноидей на новом этапе явилась монография В.Е. Руженцева и М.Ф. Богословской [38], в которой авторы разработали новую систему самого многотаксонного и широко распространенного каменноугольно-пермского подотряда *Goniatitina*.

В последней четверти XX в. исследователи аммоноидей наряду с описаниями новых таксонов или фаун, все большее внимание стали уделять реконструкциям филогенетических схем отдельных таксонов различного ранга и вопросам систематики. Были ревизованы классификации гониатитов *Perrinitidae*, *Neoicoceratoidea*, *Marathonitoidea*, *Cycloloboidea*, *Adrianitoidea* и пролеканитид – *Medlicottiidae*. Российские исследователи предложили обновленную версию развития аммоноидей в карбоне и перми, отраженную в несколько ином варианте классификации [39].

В начале XXI в. были опубликованы две крупные сводки, посвященные пермским аммоноидеям: первая – по системе и филогении [40] и вторая – по их биостратиграфическому, биогеографическому и экологическому анализу [41]. Новые данные по таксономическому составу семейств, их стратиграфическому и географическому распространению, полученные за последние 25 лет, позволили существенно пересмотреть взгляды на историю развития большинства пермских семейств отряда *Goniatitida*: *Metalegoceratidae*, *Spirolegoceratidae*, *Popanoceratidae*, *Adrianitidae*, *Cyclolobidae*, *Vidrioceratidae*, *Perrinitidae*, *Marathonitidae*, *Paragastrioceratidae*, *Thalassoceratidae* (Т.Б. Леонова, Р.В. Кутыгин, М.С. Бойко, К.В. Борисенков, О.П. Шиловский) – и предложить для них уточненные филогенетические схемы и классификации, а также более детально разобраться в модусах их эволюционных преобразований [42, 43].

В настоящее время изучение пермских аммоноидей приобрело более широкий, экосистемный характер, больше стало уделяться внимания их биогеографическому, морфофункциональному и экологическому анализу. Мультидисциплинарные исследования такого плана активно проводятся в Палеонтологическом институте (Т.Б. Леонова, М.С. Бойко), а также Р.В. Кутыгиным в Якутске (Институт геологии алмаза и драгоценных металлов СО РАН). Были опубликованы результаты работы коллектива авторов под руководством И.С. Барскова «Цефалоподы в морских экосистемах палеозоя», в работе подробно исследуются жизненные формы цефалопод, в том числе аммоноидей, имеется специальный раздел, в котором прослежена экологическая эволюция сообществ этих организмов в Уральском бассейне в течение позднего палеозоя [44].

Исследования экологической структуры пермских сообществ и сравнение их с более древними позволили выявить ряд закономерностей. В развитии палеозойских аммоноидей было выявлено два этапа: девонский и каменноугольно-пермский. Каждый из них начинался с экологически однородных сообществ, далее менялся до богатых и разнообразных ассоциаций со сбалансированной структурой. На заключительных стадиях этих этапов исчезали части крупных экологических группировок, преобладающими становились планктонные жизненные формы, вымирали таксоны отрядного ранга. Несмотря на существенное различие причин, общие сценарии экогенеза имели определенное сходство [45].

Изучение биогеографии пермских аммоноидей в глобальном масштабе дало возможность выделить пять биохорий первого порядка: Арктическую, Тетическую, Американскую, Уральскую и Австралийскую. Удалось проанализировать биогеографическую эволюцию аммоноидей в этих крупных областях на протяжении пермского периода, выявить крупнейшие центры диверсификации,

проследить динамику обновления сообществ и связать ее с изменениями условий в пермских бассейнах [46].

Таким образом, успехи в изучении пермских аммоноидей заложили фундамент будущих исследований, перспективы которых еще далеко не исчерпаны. Огромный массив данных по таксономическому разнообразию аммоноидей открывает широкие возможности. Параллельный анализ детальных биостратиграфических и таксономических сведений позволяет более обоснованно решать актуальные задачи эволюции экосистем, их биогеографии, особенно в периоды планетарных экологических кризисов в истории Земли. Несмотря на современный приоритет конодонтовых шкал, ни одна межрегиональная корреляция пермских отложений не обходится без обоснования ее по аммоноидеям, их стратиграфическая ценность сохранилась. Изучение морфологии, ее функциональная и экологическая интерпретация, исследование причин динамики разнообразия, закономерностей расцвета и вымирания таксонов разного ранга не потеряло своей актуальности и является приоритетным направлением современной палеонтологической науки [47]. Пермские аммоноидеи остаются надежным инструментом геологической корреляции и становятся одной из ведущих групп в познании эволюции биосферы в один из наиболее драматичных ее моментов, в преддверии крупнейшего биотического кризиса.

Литература

1. *Карпинский А.П.* Геологические исследования в Оренбургском крае // Зап. С.-Петерб. минерал. о-ва. II сер. – 1874. – Ч. 9. – С. 212–310.
2. *Карпинский А.П.* Об аммонеех артинского яруса и о некоторых сходных с ними каменноугольных формах. – СПб.: Тип. А. Якобсона, 1890. – 192 с.
3. *Кротов П.И.* Артинский ярус. Геолого-палеонтологическая монография артинского песчаника // Тр. О-ва естествоиспыт. при Казан. ун-те. – 1885. – Т. 13, Вып. 5. – 314 с.
4. *Руженцев В.Е.* Аммоней сакмарского яруса и их стратиграфическое значение // Проблемы палеонтол. – 1938. – Т. 4. – С. 187–285.
5. *Руженцев В.Е.* Нижнепермские аммониты Южного Урала. 1. Аммониты сакмарского яруса // Тр. Палеонтол. Ин-та АН СССР. – 1951. – Т. 33. – 188 с.
6. *Руженцев В.Е.* Ассельский ярус пермской системы // Докл. АН СССР. – 1954. – Т. 99, № 6. – С. 1079–1082.
7. *Руженцев В.Е.* Верхнекаменноугольные аммониты Урала // Тр. Палеонтол. Ин-та. АН СССР. – 1950. – Т. 29. – 220 с.
8. *Богословская М.Ф.* Аммоноидеи. – Основные черты стратиграфии пермской системы. – Л.: Недра, 1984. – С. 248–257.
9. *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, No 2. – P. 288–301. – doi: 10.1017/S0022336000034624.
10. *Руженцев В.Е.* Биостратиграфия сакмарского яруса в Актюбинской области Казахской ССР // Тр. Палеонтол. Ин-та АН СССР. – 1952. – Т. 42. – 85 с.
11. *Davidov 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. – 1998. – V. 21. No 1. – P. 11–18. – doi: 10.18814/epiiugs/1998/v21i1/003.
12. *Murchison R.I., Verneuil E. de, Keyserling A. von.* Géologie de la Russie d'Europe et des montagnes de l'Oural. V. II: Troisième partie, Paléontologie. – Londres: J. Murray; Paris: P. Bertrand, 1845. – 512 p.
 13. *Grünewaldt M.* Beiträge zur Kenntnis der sedimentären Gebirgs formationen in den Berg-hauptmannschaften Jekaterinburg, Slatoust und Kuschwa, sowie den angrenzenden Gegenden des Ural // Mem. Acad. Imp. Sci. St-Petersb. VII ser. – 1860. – V. 2, No 7. – P. 1–144.
 14. *Туманская О.Г.* Пермско-карбоновые отложения Крыма. Cephalopoda. – Л.: Геол. изд-во Гл. геол.-развед. упр., 1931. – 117 с.
 15. *Туманская О.Г.* Пермские аммоени Центрального Памира и их стратиграфическое значение. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 119 с.
 16. *Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю.* Раннепермские аммоноидеи Юго-Восточного Памира // Тр. Палеонтол. Ин-та АН СССР. – 1989. – Т. 235. – 198 с.
 17. *Левен Э.Я., Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю.* Пермь Дарваз-Заалайской зоны Памира: фузулиниды, аммоноидеи, стратиграфия // Тр. Палеонтол. Ин-та. РАН. – 1992. – Т. 253 – 203 с.
 18. *Руженцев В.Е.* Ассельские аммоноидеи на Памире // Палеонтол. журн. – 1978. – № 1. – С. 36–52.
 19. *Богословская М.Ф.* Систематика и филогения семейств Marathonitidae и Vidrioceratidae (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. – 1978. – № 1. – С. 53–68.
 20. *Руженцев В.Е.* Первые аммоноидеи из пермских отложений Верхоянья // Палеонтол. журн. – 1961. – № 2. – С. 50–63.
 21. *Попов Ю.Н.* Аммоноидеи // Стратиграфия каменноугольных и пермских отложений Северного Верхоянья. – Л.: Недра, 1970. – С. 113–140.
 22. *Андреанов В.Н.* Пермские и некоторые каменноугольные аммоноидеи Северо-Востока Азии. – Новосибирск: Наука, 1985. – 180 с.
 23. *Кутыгин Р.В., Будников И.В., Бяков А.С., Клец А.Г.* Слои с аммоноидеями пермской системы Верхоянья // Отеч. геол. – 2002. – № 4. – С. 66–71.
 24. *Захаров Ю.Д., Павлов А.М.* Пермские цефалоподы Приморья и проблема зонального расчленения перми Тетической области // Корреляция пермо-триасовых отложений Востока СССР. – Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1986. – С. 5–32.
 25. *Руженцев В.Е.* Позднепермские аммоноидеи на Дальнем Востоке // Палеонтол. журн. – 1976. – № 3. – С. 36–50.
 26. *Леонова Т.Б., Есаулова Н.К., Шиловский О.П.* Первая находка казанских аммоноидей в Волго-Уральском регионе // Докл. АН. – 2002. – Т. 383, № 4. – С. 509–511.
 27. *Leonova T.B.* Correlation of the Kazanian of the Volga-Urals with the Roadian of the global Permian scale // Paleoworld. – 2007. – V. 16, No 1–3. – P. 246–253. – doi: 10.1016/j.palwor.2007.05.002.
 28. *Barskov I.S., Leonova T.B., Shilovsky O.P.* Middle Permian cephalopods of the Volga-Ural Region // Paleontol. J. – 2014. – V. 48, No 13. – P. 1331–1414. – doi: 10.1134/S0031030114130012.
 29. *Chernykh V.V., Kotlyar G.V., Kutygin R.V., Filimonova T.V., Sungatullina G.M., Mizens G.A., Sungatullin R.Kh., Isakova T.N., Boiko M.S., Ivanov A.O., Mychko E.V.* Paleontological characteristics of the Mechetlino section (Southern Urals) // Kazan Golovkin-sky Stratigr. Meet., 2017: Advances in Devonian, Carboniferous and Permian Research: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources. – Filodiritto Ed., 2018. – P. 70–81.

30. *Кутыгин П.В.* *Clausiuraloceras metcheltense* – новый вид аммоноидей из кунгурского яруса Южного Предуралья // Палеонтол. журн. – 2018. – № 4. – С. 16–28. – doi: 10.1134/S0031031X18040074.
31. *Герасимов Н.П.* Уральский отдел пермской системы // Учен. зап. Казан. ун-та. – 1937. – Т. 97, Кн. 3–4. – С. 3–68.
32. *Leonova T., Boiko M.* A unique find of perrinitids (Ammonoidea) in the Early Permian Shakh-Tau Reef (Bashkortostan) // Kazan Golovkinsky Stratigr. Meet., 2017: Advances in Devonian, Carboniferous and Permian Research: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources. – Filodiritto Ed., 2018. – P. 163–166.
33. *Чернов А.А.* Артинский ярус. Аммоinei бассейнов Яйвы, Косьвы и Чусовой // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Нов. сер. – 1907. – Т. 20, № 3–4. – С. 270–401.
34. *Miller A.K., Furnish W.M., Schindewolf O.H.* Paleozoic Ammonoidea – Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. L. Mollusca 4. Cephalopoda. Ammonoidea. – Lawrence: Univ. Kansas Press, 1957. – P. 11–81.
35. *Руженцев В.Е.* Надотряд Ammonoidea // Основы палеонтологии. Моллюски – головоногие. I / Ред. Ю.А. Орлов. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – С. 243–428.
36. *Furnish W.M., Glenister B.F., Kullmann J., Zuren Zh.* Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. L: Mollusca 4. Revised. V. 2: Carboniferous and Permian Ammonoidea (Goniatitida and Prolecanitida) / Ed. by P.A. Seldon. – Lawrence: Univ. Kansas Press, 2009. – 258 p.
37. *Руженцев В.Е.* Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей // Тр. Палеонтол. Ин-та АН СССР. – 1960. – Т. 33. – 331 с.
38. *Руженцев В.Е., Богословская М.Ф.* Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Поздненамюрские аммоноидеи // Тр. Палеонтол. Ин-та АН СССР. – 1978. – Т. 167. – 336 с.
39. *Богословская М.Ф., Кузина Л.Ф., Леонова Т.Б.* Классификация и распространение позднепалеозойских аммоноидей // Ископаемые цефалоподы: новейшие достижения в их изучении. – М.: ПИН РАН, 1999. – С. 89–125.
40. *Leonova T.B.* Permian ammonoids: Classification and phylogeny // Paleontol. J. – 2002. – V. 36, Suppl. 1. – P. S1–S114.
41. *Leonova T.B.* Permian ammonoids: Biostratigraphic, biogeographical, and ecological analysis // Paleontol. J. – 2011. – V. 45, No 10. – P. 1206–1312. – doi: 10.1134/S0031030111100029.
42. *Леонова Т.Б.* Онтофилогенетические исследования палеозойских аммоноидей // Изв. РАН. Сер. биол. – 2012. – № 2. – С. 237–248.
43. *Leonova T.B.* Role of heterochronies in the morphogenesis of Paleozoic ammonoids // Paleontol. J. – 2015. – V. 49, No 14. – P. 1616–1623. – doi: 10.1134/S0031030115140105.
44. *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. – 2008. – V. 42, No 11. – P. 1167–1284. – doi: 10.1134/S0031030108110014.
45. *Леонова Т.Б.* Экологическая структура палеозойских аммоноидей // Палеонтол. журн. – 2009. – № 5. – С. 37–42.
46. *Leonova T.B.* Biogeographical evolution of the Permian ammonoids // Paleontol. J. – 2013. – V. 47, No 9. – P.1011–1015. – doi: 10.1134/S0031030113090116.
47. *Котляр Г.В., Коссовая О.Л., Журавлев А.В.* Межрегиональная корреляция основных событийных рубежей пермской системы // Тихоокеанская геол. – 2004. – Т. 23, № 4. – С. 25–42.

Поступила в редакцию
24.06.2021

Леорова Татьяна Борисовна, доктор геолого-минералогических наук, профессор, главный научный сотрудник

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
ул. Профсоюзная, д. 39, г. Москва, 117647, Россия
E-mail: leonovatat@mail.ru

ISSN 2542-064X (Print)
ISSN 2500-218X (Online)

UCHENYE ZAPISKI KAZANSKOGO UNIVERSITETA. SERIYA ESTESTVENNYE NAUKI
(Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series)

2021, vol. 163, no. 3, pp. 325–337

SHORT REVIEW

doi: 10.26907/2542-064X.2021.3.325-337

**Permian Ammonoids: Results and Prospects of Research
in Russia and Other Post-Soviet States**

T.B. Leonova

Borissyak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

E-mail: leonovatat@mail.ru

Received June 24, 2021

Abstract

The paper aims to introduce the history of Russian and Soviet study of Permian ammonoids, from the middle of the 19th century to the present, to a wider audience of geologists, and particularly to a younger generation of students and researchers.

Permian ammonoids played the leading role in the substantiation of all stages of the lower series of the Permian (Cisuralian). The Artinskian Stage was first established in the late 19th century by A.P. Karpinsky, the Sakmarian Stage in 1938, and the Asselian Stage in 1954, both by V.E. Ruzhencev. The Carboniferous-Permian boundary was established and ratified based on the changes in assemblages of conodonts, ammonoids, and fusulinids. Its stratotype (GSSP) was officially accepted in the Aidaralash Section, first proposed by V.E. Ruzhencev.

Permian ammonoids have been a subject of study since the recognition of the Permian System; the first described Artinskian taxon was *Goniatites orbignyanus* Verneuil, 1845.

The initial stage of the study consisted mainly of the accumulation and generalization of data, including the first attempts to study phylogenesis. It is associated with the names of A.P. Karpinsky, P.I. Krotov, A.A. Chernov, T.M. Emelyantsev and others. The first collections of Permian ammonoids came mainly from the Southern Urals. Then they were discovered in the Darvaz Range and in the Crimea.

Major progress was made, both in the study of taxonomic diversity and in the classification of the collected data, in the middle of the 20th century, starting in the 1930s. V.E. Ruzhencev made a huge contribution to the research of this group of fossils. At the same time, the foundations of ontogenetic studies of ammonoids were developed. The geography of the Permian ammonoid sites has expanded, as reflected in the publication of numerous regional works with monographic descriptions of the ammonoid faunas of the Northeast and Far East of Russia, as well as Central Asia.

Currently, Permian ammonoid studies are very diverse, and, along with the description of new taxa, reconstruction and analysis of the phylogenies and morphogenesis of taxa of family rank, include multidisciplinary ecosystem, morphofunctional, and biogeographical research. Ammonoid biostratigraphy also remains in demand.

Keywords: Permian ammonoids, Asselian, Sakmarian, Artinskian, Kungurian, Roadian, biostratigraphy, phylogeny, paleobiogeography, paleoecology

Figure Captions

Photo 1. Alexander Petrovich Karpinsky.

Photo 2. Vasily Ermolaevich Ruzhencev.

References

1. Karpinsky A.P. Geological studies in the Orenburg Region. *Zap. S.-Peterb. Mineral. O-va. II Ser.*, 1874, pt. 9, pp. 212–310. (In Russian)
2. Karpinsky A.P. *Ob ammoneyakh artinskogo yarusa i o nekotorykh skhodnykh s nimi kamennougol'nykh formakh* [On Ammonoidea of the Artinskian Stage and Similar Carboniferous Forms]. St. Petersburg, Tip. A. Yakobsona, 1890. 192 p. (In Russian)
3. Krotov P.I. Artinskian Stage. Geological-paleontological monograph on the Artinskian sandstone. *Tr. O-va. Estestvoispyt. Kazan. Univ.*, 1885, vol. 13, no. 5. 314 p. (In Russian)
4. Ruzhencev V.E. Ammonoids of the Sakmarian Stage and their stratigraphic significance. *Probl. Paleontol.*, 1938, vol. 4, pp. 187–285. (In Russian)
5. Ruzhencev V.E. Lower Permian ammonites of the Southern Urals. 1. Ammonites of the Sakmarian Stage. *Tr. Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 1951, vol. 33. 188 p. (In Russian)
6. Ruzhencev V.E. Asselian Stage of the Permian System. *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 1954, vol. 99, no. 6, pp. 1079–1082. (In Russian)
7. Ruzhencev V.E. Upper Carboniferous ammonites of the Urals. *Tr. Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 1950, vol. 29. 220 p. (In Russian)
8. Bogoslovskaya M.F. Ammonoids. In: *Osnovnye cherty stratigrafii permskoi sistemy* [Main Features of the Permian System Stratigraphy]. Leningrad, Nedra, 1984. pp. 248–257 (In Russian)
9. Bogoslovskaya M.F., Leonova T.B., Shkolin A.A. The Carboniferous-Permian boundary and ammonoids from the Aidaralash section, Southern Urals. *J. Paleontol.*, 1995, vol. 69, no. 2, pp. 288–301. doi: 10.1017/S0022336000034624.
10. Ruzhencev V.E. Biostratigraphy of the Sakmarian Stage in the Aktyibinsk Region of the Kazakh SSR. *Tr. Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 1952, vol. 42. 85 p. (In Russian)
11. Davidov 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*, 1998, vol. 21, no. 1, pp. 11–18. doi: 10.18814/epiugs/1998/v21i1/003.
12. Murchison R.I., Verneuil E. de, Keyserling A. von. *Géologie de la Russie d'Europe et des montagnes de l'Oural*. V. II: Troisième partie, Paléontologie. Londres, J. Murray; Paris, P. Bertrand, 1845. 512 p. (In French)
13. Grünewaldt M. Beitrage zur Kenntniss der sedimentaren Gebirgs-formationen in der Berghauptmannschaften Jekaterinburg, Slatoust, und Kuschwa, sowie den angrenzenden Gegenden des Ural. St-Petersbourg. *Mem. Acad. Imp. Sci. S.-Petersb. VII Ser.*, 1860, vol. 2, no. 7, pp. 1–144 p. (In German)
14. Tumanskaya O.G. *Permo-karbonovye otlozheniya Kryma. Cephalopoda* [Permian-Carboniferous Sediments in Crimea. Cephalopoda]. Leningrad, Geol. Izd.o Gl. Geol.-Razved. Upr., 1931, 117 p. (In Russian)
15. Tumanskaya O.G. *Permskie ammoni Tsentral'nogo Pamira i ikh stratigraficheskoe znachenie* [Permian Ammonoids of the Central Pamir and Their Stratigraphic Significance]. Moscow, Izd. Akad. Nauk SSSR, 1963. 119 p. (In Russian)
16. Leonova T.B., Dmitriev V.Yu. Early Permian ammonoids of the Southeastern Pamir. *Tr. Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 1989, vol. 235. 198 p. (In Russian)
17. Leven E.Ya., Leonova T.B., Dmitriev V.Yu. Permian System of the Darvaz-Zaalai zone of the Pamir: Fusulinds, ammonoids, stratigraphy. *Tr. Paleontol. Inst. Ross. Akad. Nauk*, 1992, vol. 253. 203 p. (In Russian)
18. Ruzhencev V.E. Asselian ammonoids in the Pamir. *Paleontol. Zh.*, 1978, no. 1, pp. 36–52. (In Russian)
19. Bogoslovskaya M.F. Systematics and phylogeny of the families Marathoniidae and Vidrioceratidae (Ammonoidea). *Paleontol. Zh.*, 1978, no. 1, pp. 53–68. (In Russian)
20. Ruzhencev V.E. The first ammonoids from the Permian of the Verkhojansk Region. *Paleontol. Zh.*, 1961, no. 2, pp. 50–63. (In Russian)
21. Popov Yu.N. Ammonoids. In: *Stratigrafiya kamennougol'nykh i permskikh otlozhenii Severnogo Verkhoyan'ya* [Stratigraphy of the Carboniferous and Permian Deposits of the Northern Verkhoyansk Region]. Leningrad, Nedra, 1970, pp. 113–140. (In Russian)

22. Andrianov V.N. *Permские и некоторые каменистогольные аммоноидеи Северо-Востока Азии* [Permian and Some Carboniferous Ammonoids of Northeastern Asia]. Novosibirsk, Nauka, 1985. 180 p. (In Russian)
23. Kutygin R.V., Budnikov I.V., Byakov A.S. Klets A.G. Beds with ammonoids of the Permian System of the Verkhoyansk Region. *Otechestvennaya Geol.*, 2002, no. 4, pp. 66–71. (In Russian)
24. Zakharov Yu.D., Pavlov A.M. Permian cephalopods of Primorye and the problem of zonal subdivision of the Permian in the Tethyan Realm. In: *Korrelyatsiya permo-triasovykh otlozhenii Vostoka SSSR* [Correlation of the Permian-Triassic Deposits of the Eastern USSR]. Vladivostok, Izd. DVNTs SSSR, 1986, pp. 5–32. (In Russian)
25. Ruzhencev V.E. Late Permian ammonoids in the Far East. *Paleontol. Zh.*, 1976, no. 3, pp. 36–50. (In Russian)
26. Leonova T.B., Esaulova N.K., Shilovskii O.P. The first record of Kazanian ammonoids in the Volga-Urals region. *Dokl. Earth Sci.*, 2002, vol. 383A, no. 3, pp. 239–241.
27. Leonova T.B. Correlation of the Kazanian of the Volga-Urals with the Roadian of the global Permian scale. *Paleoworld*, 2007, vol. 16, nos. 1–3, pp. 246–253. doi: 10.1016/j.palwor.2007.05.002.
28. Barskov I.S., Leonova T.B., Shilovsky O.P. Middle Permian cephalopods of the Volga-Ural Region. *Paleontol. J.*, 2014, vol. 48, no. 13, pp. 1331–1414. doi: 10.1134/S0031030114130012.
29. Chernykh V.V., Kotlyar G.V., Kutygin R.V., Filimonova T.V., Sungatullina G.M., Mizens G.A., Sungatullin R.Kh., Isakova T.N., Boiko M.S., Ivanov A.O., Mychko E.V. Paleontological Characteristics of the Mechetlino section (Southern Urals). *Proc. Kazan Golovkinsky Stratigr. Meet., 2017: Advances in Devonian, Carboniferous and Permian Research: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources*. Filodiritto Ed., 2018, pp. 70–81.
30. Kutygin R.V. *Clausiuraloceras mechetlense*, a new ammonoid species from the Kungurian of the Southern Cisuralian Region. *Paleontol. J.*, 2018, vol. 52, no. 4, pp. 365–378. doi: 10.1134/S003103011804007X.
31. Gerasimov N.P. Uralian series of the Permian System. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta*, 1937, vol. 97, nos. 3–4, pp. 3–68. (In Russian)
32. Leonova T., Boiko M. A unique find of perrinitids (Ammonoidea) in the Early Permian Shakh-Tau reef (Bashkortostan). *Proc. Kazan Golovkinsky Stratigr. Meet., 2017: Advances in Devonian, Carboniferous and Permian Research: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources*. Filodiritto Ed., 2018, pp. 163–166.
33. Chernov A.A. Artinskian. Ammonoites in the basins of the Yayva, Kosva, and Chusovaya rivers. *Bull. Mosk. O-va. Ispyt. Prir.. Nov. Ser.*, 1907, vol. 20, nos. 3–4, pp. 270–401 (In Russian)
34. Miller A.K., Furnish W.M., Schindewolf O.H. *Paleozoic Ammonoidea – Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. L. Mollusca 4. Cephalopoda. Ammonoidea*. Lawrence, Univ. Kansas Press, 1957, pp. 11–81.
35. Ruzhencev V.E. Superorder Ammonoidea. In: Orlov Yu.A. (Ed.) *Osnovy paleontologii. Mollyuski – golovonogie* [Principles of Paleontology. Mollusca – Cephalopoda]. Moscow, Izd. Akad. Nauk SSSR, 1962, pp. 243–438 (In Russian)
36. Furnish W.M., Glenister B.F., Kullmann J., Zuren Zh. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. L. Mollusca 4. Revised, Vol.2: Carboniferous and Permian Ammonoidea (Goniatitida and Prolecanitida)*. Seldon P.A. (Ed.). Lawrence, Univ. Kansas Press, 2009. 258 p.
37. Ruzhencev V.E. Principles of the systematics, system and phylogeny of Paleozoic ammonoids. *Tr. Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 1960, vol. 33. 331 p. (In Russian)
38. Ruzhencev V.E., Bogoslovskaya M.F. Namurian Stage in the ammonoid evolution: Late Namurian ammonoids. *Tr. Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 1978, vol. 167. 336 p. (In Russian)
39. Bogoslovskaya M.F., Kuzina L.F., Leonova T.B. Classification and distribution of Late Paleozoic ammonoids. In: *Iskopaemye tsefalopody: noveishie dostizheniya v ikh izucheni* [Fossil Cephalopods: Recent Advances in Their Study]. Moscow, PIN Ross. Akad. Nauk, 1999, pp. 89–125. (In Russian)
40. Leonova T.B. Permian ammonoids: Classification and phylogeny. *Paleontol. J.*, 2002, vol. 36, suppl. 1. pp. S1–S114.
41. Leonova T.B. Permian ammonoids: Biostratigraphic, biogeographical, and ecological analysis. *Paleontol. J.*, 2011, vol. 45, no. 10, pp. 1206–1312. doi: 10.1134/S0031030111100029.

42. Leonova T.B. Ontophylogenetic studies of Paleozoic ammonoids. *Biol. Bull.*, 2012, vol. 39, no. 2, pp. 194–204. doi: 10.1134/S1062359012020082.
43. Leonova T.B. Role of heterochronies in the morphogenesis of Paleozoic ammonoids. *Paleontol. J.*, 2015, vol. 49, no. 14, pp. 1616–1623. doi: 10.1134/S0031030115140105.
44. 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.*, 2008, vol. 42, no. 11, pp. 1167–1284. doi: 10.1134/S0031030108110014.
45. Leonova T.B. Ecological structure of Paleozoic ammonoids. *Paleontol. J.*, 2009, vol. 43, no. 5, pp. 514–518. doi: 10.1134/S0031030109050062.
46. Leonova T.B. Biogeographical evolution of the Permian ammonoids. *Paleontol. J.*, 2013, vol. 47, no. 9, pp. 1011–1015. doi: 10.1134/S0031030113090116.
47. Kotlyar G.V., Kossovaya O.L., Zhuravlev A.V. Interregional correlation of the main event boundaries in the Permian System. *Tikhookean. Geol.*, 2004, vol. 23, no. 4, pp. 25–42. (In Russian)

⟨ **Для цитирования:** Леонова Т.Б. Пермские аммоноидеи: итоги и перспективы исследования в России и в странах бывшего СССР // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2021. – Т. 163, кн. 3. – С. 325–337. – doi: 10.26907/2542-064X.2021.3.325-337. ⟩

⟨ **For citation:** Leonova T.B. Permian ammonoids: Results and prospects of research in Russia and other post-Soviet states. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennyye Nauki*, 2021, vol. 163, no. 3, pp. 325–337. doi: 10.26907/2542-064X.2021.3.325-337. (In Russian) ⟩