

*На правах рукописи*



**СТЕНЬШИН  
Илья Михайлович**

**МОРФОГЕНЕЗ СКУЛЬПТУРЫ РАННЕАПТСКИХ  
ANCYLOCERATIDAE (AMMONOIDEA)  
СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ**

25.00.02 - палеонтология и стратиграфия

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Ульяновск – 2014

Работа выполнена на кафедре общей экологии Ульяновского государственного университета

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор  
Горбачев Владимир Николаевич (УлГУ)

Официальные оппоненты: доктор геолого-минералогических наук,  
профессор  
Барабошкин Евгений Юрьевич (МГУ)

доктор биологических наук  
Соловьев Андрей Николаевич (ПИН РАН)

Ведущая организация: Национальный исследовательский  
Саратовский государственный университет  
им. Н.Г. Чернышевского

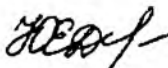
Защита состоится 19 марта 2014 г. в 15:00 на заседании диссертационного совета Д 002.212.01 при Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН по адресу: Москва, Профсоюзная ул., 123

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке  
Отделения биологических наук РАН (Москва, Ленинский пр-т, 33)

Отзывы на автореферат выслать в двух экземплярах по адресу:  
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
Профсоюзная ул., 123, 117997, Москва, Россия  
Ученому секретарю диссертационного совета.  
Факс (495) 339 1266

Автореферат разослан 17 февраля 2014 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
кандидат геолого-минералогических наук



Ю.Е. Демиденко

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность.** В истории подкласса Ammonoidea гетероморфы возникали трижды: в позднем триасе, юре и мелу. Наиболее многочисленными и разнообразными они были в середине мела. Эти необычные аммониты привлекали и привлекают внимание многих исследователей на протяжении уже 170 лет. Предметом исследования данной работы стала одна из групп меловых гетероморфных аммонитов – семейство Ancyloseratidae, широко представленное в аптских отложениях Среднего Поволжья. За последние десятилетия отсюда были собраны значительные по таксономическому составу и представительности коллекции гетероморф, проведены детальные исследования исторического развития этого бассейна. Большой массив накопленных данных требовал поиска новых подходов к изучению морфологии и разработке систематики анцилоцератид, оценке их биостратиграфического и палеоэкологического потенциала. Предлагаемая работа посвящена этим вопросам. Представленные выводы могут быть использованы для более объективного решения вопросов таксономии, экологии и биогеографии гетероморфных аммоноидей.

**Цели и задачи исследования.** Цель работы - изучение биологического разнообразия гетероморфных аммоноидей из нижнеаптских отложений Среднего Поволжья, их морфологических и палеоэкологических характеристик.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- ♦ Определить таксономический состав и провести детальный анализ стратиграфического и географического распространения нижнеаптских анцилоцератид в Среднем Поволжье.

- ♦ Детально изучить и провести сопоставление разрезов, содержащих остатки анцилоцератид.

- ♦ Разработать методику исследования морфогенеза скульптуры анцилоцератид и других гетероморф.

- ♦ Монографически описать роды и виды изученных анцилоцератид с применением оригинальной методики.

**Научная новизна.** Детально проанализирована пространственная смена последовательных комплексов анцилоцератид Среднего Поволжья в зависимости от включающих их фаций, что позволило сделать выводы о их среде обитания. На современном уровне знаний суммированы и проанализированы данные по стратиграфическому распространению изученной группы. Детально изучены и описаны семь разрезов нижнего апта, четыре из них описаны впервые. Разработана новая методика детального изучения морфогенеза скульптуры гетероморф, в результате применения которой выделен один новый род и шесть новых видов. Предложена модифицированная классификация стадий онтогенеза и их экологическая интерпретация.

**Материал и методы.** Материалом для работы послужили коллекции анцилоцератид, собранные автором в 2005-2013 г. г. в нижнеаптских отложениях Ульяновской области. Кроме этого изучены коллекции анцилоцератид, собранные в разные годы сотрудниками Ульяновского областного краеведческого музея им. И.А. Гончарова, а также материалы частных коллекций И.А. Шумилкина, Г.Н. Успенского и В.М. Ефимова, сбор которых на территории Ульяновской области осуществлялся с 1980-х годов. Отдельные экземпляры были любезно предоставлены И.А. Михайловой (Музей Землеведения МГУ) и Г.Н. Успенским (Музей экологического факультета УлГУ). Всего в обработанной коллекции насчитывается более 100 экземпляров анцилоцератид, которые отнесены к 14 видам.

В ходе работы, кроме традиционных методов исследования, применялась оригинальная методика, разработанная автором для изучения морфогенеза

скульптуры гетероморфных аммонитов. При монографическом описании автор, придерживаясь правил, принятых в Палеонтологическом журнале.

**Личный вклад автора.** Большая часть коллекции (около 80%) аптских анцилоцератид собрана лично автором. Им изучено и описано семь разрезов аптских отложений Ульяновского Поволжья, причем четыре из них описаны впервые (Черный оползень, Новоульяновск, Шиловка, Вырystайкино). Автором разработана оригинальная методика изучения морфогенеза скульптуры гетероморфных аммонитов. Она применена при описании всех изученных анцилоцератид, в результате чего выявлено присутствие одного нового рода и шести новых видов. Автором предложена модифицированная классификация стадий онтогенеза, основанная на изменениях скульптуры, и экологическая интерпретация этих стадий.

**Теоретическое и практическое значение.** Полученные результаты могут быть использованы при решении задач биостратиграфии, биогеографии и палеоэкологии нижнеаптских отложений Среднего Поволжья. Разработанная методика изучения гетероморф может быть применена для целей систематики, изучения морфогенеза и реконструкции филогенетических связей этих моллюсков.

#### **Защищаемые положения:**

1. В отложениях нижнего апта Среднего Поволжья установлено присутствие пяти комплексов гетероморфных аммоноидей, включающих 11 родов и 27 видов семейства *Ancyloceratidae*, из которых один род *Pseudoancyloceras* и шесть видов: *Pseudoancyloceras calinovense*, *Audouliceras vyurstaykense*, *A. brusyankense*, *A. mordovense*, *Australiceras (Proaustraliceras) elegans* и *Tropaeum (T.) elaurkense* выделены автором.

2. Анализ изменения таксономического состава последовательных комплексов гетероморфных аммонитов в связи со сменой фаций нижнеаптских отложений изученной территории с севера на юг показал, что присутствие и увеличение разнообразия гетероморф находится в прямой зависимости от уменьшения глубокководности бассейна Ульяновского Поволжья.

3. Разработанная и опробованная методика детального изучения онтогенеза скульптуры гетероморф с помощью построения графосхем позволяет значительно точнее и объективнее идентифицировать их на родовом и, особенно, видовом уровне, а также реконструировать филогенетические связи в родовых и семейственных группах этих моллюсков.

**Публикации и апробация работы.** Результаты исследования были опубликованы в девяти статьях (две из них в журнале из списка ВАК) и доложены на семи Всероссийских и межрегиональных совещаниях: 5-ое (2010) и 6-ое (2012) Всеросс. совещание «Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии», XI - XV межрегиональные научно-практические конференции «Естественнонаучные исследования в Симбирском-Ульяновском крае» (2009-2013) и на заседании сектора беспозвоночных ПИН РАН (ноябрь, 2013).

**Структура и объем работы.** Работа состоит из введения, пяти общих глав, систематической части, заключения и списка использованной литературы, включающего 229 работ, в том числе 150 иностранных. Общий объем работы 204 стр. Работа проиллюстрирована 54 рисунками и схемами.

**Благодарности.** Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю, д.б.н., проф. В.Н. Горбачеву, а также д.г.-м.н., проф. И.А. Михайловой (Геологический ф-т МГУ), д.г.-м.н., проф. Т.Б. Леоновой (ПИН РАН) и д.г.-м.н., проф. Е.М. Первушовой (СГУ) за ценные консультации, советы, критические замечания и помощь в работе. Я очень признателен И.А. Шумилкину, И.В. Благовещенскому, Г.Н. Успенскому и В.М. Ефимову за предоставленные экземпляры анцилоцератид и помощь в полевых исследованиях, С.А. Ойкину за фотографирование раковин.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ АПТСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Изучение аптских отложений Симбирской губернии началось в первой трети XIX века и связано с именем П.М. Языкова (1832). В последующие годы геологические и палеонтологические исследования этого края проводили такие известные российские геологи как И.Ф. Синцов (1870, 1872, 1873, 1875, 1887, 1898, 1905), И.И. Лагузен (1874), С.Н. Никитин (1889), А.П. Павлов (1903). В 1940-1960-е годы здесь работали Е.В. Милановский (1940), И.Г. и Н.Т. Сазоновы (1954, 1956, 1957, 1958, 1961, 1967, 1991), И.С. Рогозин (1961) и З.Т. Киселева (1965), А.Е. Глазунова (1961, 1967, 1968, 1973 и др.). Особую роль в изучении нижнеаптских отложений занимает исследование карбонатных конкреций (Корчагин, Винокуров, 1958, Виталь, 1959, Низамутдинов, Тимесков, 1968). В последние десятилетия стратиграфией и палеонтологией аптского яруса Среднего Поволжья занимался Е.Ю. Барабошкин (1998, 1999). И.А.Шумилкин (1999) создал уровневую схему сводного разреза нижнеаптских отложений Ульяновского Поволжья. Е.Ю. Барабошкин и И.А. Михайлова (2002) предложили новую зональную схему для эпипелагических отложений нижнего апта бассейна Русской плиты, основанную на развитии двух параллельных групп аммонитов: мономорфных неритических *Deshayesitidae* и гетероморфных популланктонных и, возможно, бентопелагических *Ancyloceratidae*. Проводилось седиментологическое изучение пачки керогенных глин (Гаврилов и др., 2002, Бушнев, 2005), позволяющее реконструировать условия их образования. Также анализировалось соотношение стабильных изотопов кислорода и углерода, содержащихся в раковинах нижнеаптских моллюсков (Zakharov, Varaboshkin et al., 2013), что позволило получить новые данные об условиях обитания последних.

### ГЛАВА 2. СТРАТИГРАФИЯ НИЖНЕГО АПТА СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

#### 2.1. Основные черты тектонического и геологического строения района исследований

Территория исследования расположена в пределах Волго-Уральской (Волго-Камской) антеклизы, в восточной части Восточно-Европейской (Русской) платформы. Исследуемая часть аптской толщи, благодаря оползневому рельефу хорошо обнажена в разрезах вдоль береговой полосы правобережья Куйбышевского водохранилища и прослеживается от с. Поливна Ульяновского района до окрестностей с. Русская Бектяшка Сенгилеевского района.

#### 2.2. Стратиграфия нижнего апта

Аптский ярус выделен А. Орбиньи (d'Orbigny, 1840, 1842) для отложений, развитых у д. Апт в Юго-Восточной Франции. В. Килиан (Kilian, 1887 по: Москвин, 1987) выделил в нем два подъяруса: нижний (родан или воконт) и верхний (гаргас), но позднее (Kilian, 1907, 1913) закрепил за нижним аптом название «бедуль». Принято считать, что в районах, относящихся к Борсальному поясу, апт делится на два подъяруса – нижний и верхний (Casey, 1960), аптские отложения Тетического пояса – на три подъяруса, при этом объем нижнего в обоих поясах принимается одинаково, а борсальному верхнему апту соответствует средний и верхний тетический апт (Богданова, Михайлова, 2005). По мнению российских ученых (Михайлова и др., 2013) для отечественных разрезов наиболее приемлемым является трехчленное деление апта.

Стратотип нижнего апта, или бедуля, находится у д. Ля-Бедуль и прослеживается до близлежащей д. Кассис (Юго-Восточная Франция). Верхней границей бедуля с гаргасским (средним) подъярусом является интервал с *Dufrenoyia* и *Troaemum* – зона *Dufrenoyia furcata* или *Troaemum bowerbanki*. Основанием аптского

яруса принято считать нижнюю границу магнитного хрона M0 (Богданова, Михайлова, 2005).

Автор пользуется биостратиграфической схемой нижнего апта Среднего Поволжья (Барабошкин, Михайлова, 2002), в которой фигурируют две взаимозаменяемые схемы – для относительно мелководных территорий, основанную на развитии аммонитов семейства *Deshayesitidae*, а для относительно глубоководных (эпипелагических) – основанную на развитии семейства *Ancyloceratinae*. Последняя для территории исследования является более детальной и легче опознаваемой.

### 2.3. Опорные разрезы нижнего апта

Для детального исследования закономерностей распределения анцилоцератид в нижнеаптских отложениях Среднего Поволжья автором были выделены и изучены дополнительные опорные разрезы. Основными критериями выделения опорных разрезов являлись:

- максимальная удаленность друг от друга;
- полнота нижнеаптской толщи;
- достаточная частота встречаемости остатков аммоноидей, позволяющая проследить изменения в их составе.

Таким требованиям, кроме хорошо известного и неоднократно описанного разреза выемки Нового моста, отвечают следующие разрезы:

1. Разрез **Черный оползень** (г. Ульяновск) обладает необходимой полнотой и имеет сходство с разрезом, описанным в районе выемки моста, может являться аналогом опорного (Стеньшин, Успенский, 2012б). Представляет собой оползневой участок, состоящий из ряда стенок отрыва, в которых вскрываются отложения аптского яруса. Семь пачек (вторая-восьмая).

2. Разрез глиняного карьера в г. Новоульяновск. Вблизи города Новоульяновск, находятся два карьера по добыче глины аптского возраста для цементного завода. В настоящее время функционирует только один карьер. Разрабатываемая часть затрагивает толщу до уровня А5, по этой причине в разрезе полностью отсутствуют пачки II, III и нижняя часть пачки IV.

3. Разрез **Торнов овраг** находится южнее Новоульяновска в устье одноименного оврага. Первое достоверное описание разреза приведено в работе И.Г. Сазоновой «Нижнемеловые отложения центральных областей Русской платформы» (1958), затем разрез также был описан как опорный (Барабошкин, Михайлова, 2002; Baraboshkin, 1998; Барабошкин и др., 1999; Михайлова, Барабошкин, 2001). Здесь обнажены пачки, расположенные гораздо ниже вскрываемых в карьере Новоульяновска, поэтому разрез существенно дополняет и расширяет информацию о строении нижнеаптских отложений этого района. Семь пачек (вторая-восьмая).

4. Разрез в окрестностях с. **Шиловка** находится на берегу Куйбышевского водохранилища в 2 км южнее границы села. Представляет собой высокую, почти отвесную стенку обрывистого берега, регулярно подмываемую в своем основании. Семь пачек (вторая-восьмая).

5. Опорный разрез в окрестностях г. Сенгилей находится на берегу водохранилища в южной части города. Первые сведения о разрезе также происходят из работы И.Г. Сазоновой «Нижнемеловые отложения центральных областей Русской платформы» (1958), впоследствии разрез коррелировался как более южный в описаниях опорного (Барабошкин, Михайлова, 2002). Представляет собой оползневой участок склона, выходящий в виде обрывистого берега, в пределах которого открывается нижняя часть толщи нижнего апта. Пять пачек (вторая-шестая).

6. Разрез в окрестностях с. **Вырыстайкино** находится на берегу Куйбышевского водохранилища в 4-х км севернее левого борта залива,

расположенного в районе села Вырыстайкино. Представляет собой высокую стенку обрывистого берега, перпендикулярно выходящую к урезу воды Куйбышевского водохранилища. Разрез является наиболее полным среди южных в Среднем Поволжье, в нем выделяется шесть пачек (третья-восьмая).

Описание опорного разреза Нового моста было приведено в ряде работ по уточнению стратиграфии Среднего Поволжья (Baraboshkin, 1998; Барабошкин и др., 1999; Михайлова, Барабошкин, 2001; Барабошкин, Михайлова, 2002), дополнительные сведения, относительно характеристик уровней и слоев были любезно предоставлены И.А. Шумилкиным и И.В. Благоещенским. Детализация и сопоставление данных о строении опорного разреза, о распределении в нем аммоноидей проведены автором лично. В разрезе обнажается семь пачек (вторая-восьмая), в четвертой - седьмой пачках собраны аммониты.

#### 2.4. Особенности захоронения анцилоцератид

Проведенные автором диссертации исследования тафономических и литологических особенностей местонахождений на изученной территории показали, что в пределах распространения одни пачки, характеризующиеся относительным постоянством литологического и фаунистического состава (III, IV, VII и VIII), другие достаточно изменчивы по простиранию (V - VI).

Пачка битуминозных сланцев (IV) образовалась в бескислородных (аноксидных) условиях, причиной развития которых могло быть эвстатическое поднятия уровня моря и, как результат, быстро развивающаяся трансгрессия (Гаврилов, 1994, Гаврилов, Копачевич, 1996, Гаврилов и др., 1997, Гаврилов и др., 2002), либо возникновение муссонов умеренных широт, которые вызвали плотностную стратификацию водных масс (Барабошкин, 2005). Накопление в осадках значительного количества органического вещества было причиной генерации в них значительных масс  $H_2S$ , который временами диффундировал в наддонную воду и обусловил развитие в некоторых частях водосма сероводородного заражения (Гаврилов и др., 2002; Барабошкин, Михайлова, 2002). В отдельных прослоях присутствует огромное количество расплюснутых раковин аммонитов, в составе которых есть как зрелые, так молодые и эмбриональные особи. Подобные области замора, по наблюдениям автора, представлены лишь отдельными очагами, что говорит об ограниченности и кратковременности диффундирования сероводорода в фотическую зону.

Вышележащая пачка темно-серых глин (V) неоднородна по своему строению и составу фауны. Если в северных разрезах Новый мост и Черный оползень мощность пачки составляет около шести метров, то в разрезе Вырыстайкино ее мощность возрастает до 7,45 – 7,82 м. Кроме этого, с севера на юг изменяется алевритистость и частота песчаных прослоев. Если в разрезах Симбирской горы (Новый мост и Черный оползень) в данной пачке прослоев не отмечалось, то в разрезах южнее они появляются в кровле пачки (Новоульяновск и Торнов овраг), затем распространяются на среднюю часть (Шиловка) и на основание (Сенгилей и Вырыстайкино). Параллельно возрастает число уровней, вдоль которых расположены карбонатные конкреции, что говорит об увеличении карбонатной составляющей осадка и, возможно, интенсивности привноса биогенного карбонатного материала с прибрежных мелководий. Эти изменения подтверждают факт уменьшения глубокowodности морского бассейна в южном направлении и смены фаций на более мелководные, что также отмечается в ряде работ (Барабошкин, Михайлова, 2002; Гаврилов и др., 2002; Бушнев, 2005).

В толще, благодаря развитию значительных по протяженности уровней конкреций, встречаются раковины отличной сохранности. Зачастую такие раковины имеют довольно хрупкие структуры типа полых тонкостенных шпиров, что служит

свидетельством отсутствия значительных посмертных переносов и довольно быстрого захоронения раковин в непосредственной близости от места обитания (автохтонное захоронение). Данная особенность, возможно, объясняет специфику географического распространения аммонитовых комплексов, которые, скорее всего, при жизни имели четкую градиацию батиметрических условий обитания. Особенности залегания и распространения уровня A10 позволяют проследить изменение в составе аммоноидей (Стеньшин, 2013).

В кровле пачки разрезов Новый мост и Черный оползень отмечается толща, предположительно размывтая в более южных частях эпиконтинентального бассейна, подтверждением этому является наличие захоронения комплекса аммонитов (*A. (Proaustraliceras) Tonohamites*), не характерного для более южных территорий и присутствие маломощного прослоя песчанистого материала, который, по мнению автора, является эрозивной поверхностью (Стеньшин, Успенский, 2011).

По простиранию пачки VI также прослеживается тенденция опесчанивания в южном направлении. В разрезе Черный оползень в нижней части пачки присутствуют представители лишь мономорфных родов *Deshayesites* и *Paradeshayesites* в то время как, начиная с разреза Новоульяновск, в этой же части пачки отмечены многочисленные гетероморфы рода *Audouliceras*, а южнее, начиная с разреза Шиловка, они встречаются в комплексе с более мелкими представителями гетероморфа рода *Toxoceratoides*. Отсутствие гетероморф в районе Сымбирской горы (Новый мост и Черный оползень) не сопровождается перерывами в осадконакоплении и на данный момент может быть объяснено как особенность захоронения, возможно связанная с жесткой фациальной приуроченностью данного комплекса гетероморф. Положение конкреций уровня A12 в изученных мною разрезах изменяется так же, как изменяется состав заключенных в них аммоноидей. Эти изменения позволяют установить интервал распространения отдельных представителей в разрезах.

Первое появление аммонитов рода *Audouliceras* отмечено в 0,95 м от основания пачки (уровень A11) (Новоульяновск), почти одновременно, в 1,2 м от основания появляются представители и других родов – *Deshayesites*, *Paradeshayesites* и *Toxoceratoides* (Выростайкино), в данном составе комплекс присутствует до 2,35 м от основания пачки (Шиловка). В дальнейшем в 2,6 м от основания (Торнов овраг) и 2,7 м от основания (Новоульяновск) присутствует только один род *Audouliceras*.

## 2.5. Корреляция отложений нижнего апта Среднего Поволжья

Собранные из разрезов аммониты происходят из пачек IV – VII, которые легко могут быть сопоставлены с зонами принимаемой биостратиграфической схемы (Барабошкин, Михайлова, 2002).

Пачка IV по находкам анцилоцератид *Volgoceratoides schilovkensis*, *Koenenicerases tenuiplicatum* и *K. rareplicatum* сопоставляется с зоной *Volgoceratoides schilovkensis*. Находки *Deshayesites gracilis*, *D. volgensis*, *D. forbesi*, *D. consobrinoides*, *D. saxbyi*, *D. aff. vectensis*, *D. sp.*, *Paradeshayesites imitator* и *Sinzovia trautscholdi* позволяют коррелировать ее с зоной *Deshayesites volgensis* деэзитной шкалы.

Основная часть пачки V по находкам гетероморфных аммонитов *Ancyloceras matheronianum*, *A. sp.*, *Pseudoancyloceras calinovense*, *Lithancyclus glebi*, *L. grandis*, *L. igori*, *L. russiensis*, *L. tirolensiformis*, *Toxoceratoides sp.* сопоставляется с зоной *Ancyloceras matheronianum*.

Самая верхняя часть пачки V по находкам *Australiceras (Proaustraliceras) tuberculatum*, *A. (P.) rossicum*, *A. (P.) elegans* и *Tonohamites eichwaldi* коррелируется с одноименной зоной (*Proaustraliceras tuberculatum*).

Находки *Paradeshayesites imitator*, *P. sengillyensis*, *P. callidiscus*, *P. similis*, *P. topley*, *Sinzovia sp.*, *Deshayesites multicostatus*, *D. volgensis*, *D. consobrinoides* позволяют



сопоставлять пачку V с зоной *Deshayesites volgensis* и нижней частью зоны *Deshayesites deshayesi* деэзитной шкалы.

Пачка VI по находкам аммонитов *Audouliceras renauxianum*, *A. vuyrystaykense*, *A. brusyankense*, *A. mordovense*, *Toxoceratoides royerianus*, *Australiceras* (*Proaustraliceras*) *laticeps*, *A. (P.) sp.* сопоставляется с зоной *Audouliceras renauxianum*.

Пачка VII по находкам аммонитов *Tropaeum* (*Tropaeum*) *bowerbanki*, *T. (T.) elaurkense*, *T. (T.) sp.*, *Tonoamites sp.* коррелируется с зоной *Tropaeum bowerbanki*.

### ГЛАВА 3. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И СИСТЕМАТИКА АНЦИЛОЦЕРАТИД

Первое описание представителей *Ancyloceras* было сделано А. Орбиньи (d'Orbigny, 1840—1842). В качестве главных диагностических признаков этого рода он указал отсутствие соприкасающихся оборотов раковины, завивание в одной плоскости ранней части, дальнейшее выпрямление и завершение крючком. Одним из первых исследователей, придавших особое значение изменению скульптурных особенностей у анцилоцерасов был Е. Ор (Haug, 1889). А. Хайэтт (Hyatt, 1900) возвел анцилоцератид в ранг семейства, при этом включил в него аммонитов с трехбугорчатыми ребрами. Ш. Саразен и Ш. Шондельмайер (Sarasin, Schondelmayer, 1902, стр. 98) абсолютно верно отметили, что в вопросах систематики аммонитов особое внимание нужно уделять не поздней (геронтической), а более ранним стадиям (ювенильной и зрелой). В составе семейства *Ancyloceratidae* они выделили семь групп родового ранга. В дальнейшем состав семейства неоднократно пополнялся новыми родами (Whitehouse, 1926; Anderson, 1938)

Наряду с этим не ослабевали споры о ранге, родовом составе и самостоятельности семейства *Ancyloceratidae* (Romann, 1938; Rojo y Gomez, 1945; Arkell, Kummel, Wright, 1957; Sarkar, 1955; Друщиц, Эристави, 1958; Casey, 1961; Manolov, 1962; Wiedmann, 1962, 1969, 1973; Thomel, 1964; Immel, 1978; Dimitrova, 1970, 1975; Klinger, Kennedy, 1977; Какабадзе, 1981 и другие). В ревизованном издании Третиза по палеонтологии беспозвоночных (1996) в состав семейства *Ancyloceratidae* входят следующие подсемейства: *Crioceratitinae* Gill, 1871, *Ancyloceratinae* Gill, 1871, *Hellcancylinae* Hyatt, 1894 и *Leptoceratoidinae* Thieuloy, 1966 (Wright, Callomon, Howarth, 1996). Существенно отличается классификация надсемейства *Ancyloceratoidea* Gill, 1871, предложенная в последнем каталоге фоссилий, посвященном нижнемеловым аммонитам (Klein, J. et al, 2007). В него включены семейства: *Himantoceratidae* Dimitrova, 1970, *Crioceratitidae* Gill, 1871, *Emericeratidae* Vermeulen, 2004, *Acriceratidae* Vermeulen, 2004, *Ancyloceratidae* Gill, 1871, *Heteroceratidae* Spath, 1922, *Hemihoplitidae* Spath, 1924, *Leptoceratoididae* Thieuloy, 1966, *Labeceratidae* Spath, 1925. В одной из последних работ И.А. Михайлова и Е.Ю. Барабошкин (2009) внесли существенные изменения и дополнения схемы, приведенной в Третизе (1996).

Автор настоящей работы придерживается взглядов о выделении анцилоцератид в ранг самостоятельного семейства (Hyatt, 1900, Anderson, 1938, Друщиц, Эристави, 1958 и др.), а также изложенных в работе И.А. Михайловой и Е.Ю. Барабошкина (2009) уточнений и дополнений классификации таксонов семейственного и надсемейственного ранга. В отношении таксонов подсемейственного ранга я использую схемы Р. Кейси (1960), в которой выделены подсемейства *Ancyloceratinae* Gill, 1871 и *Helicancylinae* Hyatt, 1894 с учетом мнения И.Р. Манолова (Manolov, 1962) о вводе в их число подсемейства *Leptoceratoidinae* Thieuloy, 1966.

### ГЛАВА 4. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

#### 4.1 Характеристика материала

Материалом для настоящего исследования послужили коллекции гетероморфных аммонитов из нижнего апта Ульяновской области из разрезов

береговой полосы Куйбышевского водохранилища (правобережье области от г. Ульяновска до д. Мордово). Сбор материала в пределах естественных и искусственных обнажений производился автором с 2005 года, за это время была собрана коллекция анцилоцератид, насчитывающая более сотни экземпляров различной сохранности.

Необходимо отметить, что большое значение в этой работе имели материалы палеонтологической коллекции Ульяновского областного краеведческого музея им. И.А. Гончарова, а также материалы частных коллекций И.А. Шумилкина, Г.Н. Успенского и В.М. Ефимова, сбор которых на территории Ульяновской области осуществлялся с 1980-х годов. Отдельные экземпляры были любезно предоставлены И.А. Михайловой (Музей Землеведения МГУ) и Г.Н. Успенским (Музей экологического факультета УлГУ).

#### 4.2. Новые подходы к изучению морфологии скульптуры

В определении таксонов анцилоцератид именно скульптура (ребра, шипы, бугры) имеет решающее значение. Ее изменения в сочетании с формой раковины обычно детально характеризуются при описании новых таксонов родового и видового ранга (Haug, 1889; Hyatt, 1900; Whitehouse, 1926; Anderson, 1938; Casey, 1960, 1980, Какабадзе, 1970, 1977, 1981; Глазунова, 1973; Klinger, Kennedy, 1977; Михайлова, Барабошкин, 2001, 2002 и др.). Необходимо учитывать, что скульптурные элементы претерпевают серьезные изменения в процессе онтогенеза. Однако словесное описание не позволяет передать во всей полноте эти особенности. Мой опыт работы с гетероморфными аммонитами показал, что изучение скульптуры должно быть более детальным и точным. Решением этой проблемы является переход от текстовой характеристики к текстово-графической. Для этого был разработан метод изучения скульптуры (Стеньшин, 2012), с помощью которого можно выявлять и фиксировать отличительные особенности изучаемых видов, сравнивать полученные графические схемы, на которых детально видны изменения на разных стадиях онтогенеза (Стеньшин, Успенский, 2012а). Составленные по авторской методике схемы представляют собой эталонные образцы формирования скульптуры с использованием максимально сохранившихся экземпляров. Они могут быть так же полезны для изучения гетероморфных аммонитов, как схемы онтогенетического развития лопастных линий для палеозойских (Руженцев, 1960). Полученный результат оправдывает достаточно длительное время, необходимое на составление такой схемы (от нескольких часов до двух дней). Пользуясь готовой схемой, мы можем не только значительно точнее и объективнее идентифицировать гетероморф даже по фрагментарному материалу, но и восстанавливать общие филогенетические связи в родовых и семейственных группах этих загадочных организмов.

Предлагаемая методика содержит следующие этапы:

*Отбор материала.*

*Фотосъемка.*

*Измерение (рис. 1а).*

*Разворачивание образца.* Гетероморфное строение облегчает эту задачу, но на спиральной части, некоторые элементы скульптуры остаются невидимыми. Разламывание спирали нужно производить тупым неметаллическим предметом над большим листом бумаги, что предупреждает потерю важных мелких фрагментов. По завершению исследования раковина восстанавливается путем склеивания отдельных ее частей по фотографии.

*Изображение скульптуры.* Наиболее сложная часть метода - перенос скульптуры в графическое изображение на плоскости. Удобнее это делать в векторных графических редакторах (в данном исследовании использовался Corel DRAW). Достаточно изобразить только одну из сторон. Несимметричные признаки,

как показали многочисленные наблюдения автора, являются либо следствием прижизненных повреждений, либо индивидуальных особенностей развития и не имеют таксономического значения.

Создается «контур развертки раковины» в виде трапеции (рис. 16). Ее боковые стороны обозначаются индексами V и D, они являются срединными линиями вентральной и дорсальной сторон раковины. На внешней части стороны V развертки, изображается шкала, единицы длины которой соответствуют «расстоянию учета» (элементарный интервал, в котором ведется подсчет элементов скульптуры на раковине).

Скульптура тщательно отслеживается на раковине, и каждое ребро изображается внутри контура развертки с детальным прорисовыванием всех изгибов и других морфологических особенностей. Если имеется оформленное устье - модель завершается его контуром.

*Составление схемы.* Проводится с использованием тех же редакторов (рис. 1в). В центре располагается контур развертки с изображением скульптуры раковины. С дорсальной стороны от контура развертки помещается фото раковины. Рядом располагают индексы стадий роста и указывают их границы на скульптуре: Sp – спиральная стадия, (O1,2,3,4) – обороты спиральной стадии; Ст – стволовая стадия (рст – ранний ствол, пст – поздний ствол); К – крючок.

Перечисленные стадии отражают онтогенетические изменения формы раковины у гетероморфных аммонитов. Каждой из стадий соответствует определенная часть раковины. Первый оборот спирали (O1) формируется еще на личиночной стадии моллюска, он очень редко сохраняется. Число последующих оборотов (O2, O3...) может варьировать у разных таксонов. Выпрямленная часть раковины, следующая за спиралью называется стволовой стадией (Ст), она делится на раннюю (рст) и позднюю (пст) часть по границе изменения скульптурных особенностей (ранняя часть имеет скульптуру близкую к таковой спирали, поздняя – к скульптуре начала крючка). Завершающей онтогенез стадией является крючок (К).

С вентральной стороны от развертки приводится нумерация ребер и цепь контуров сечений, направленных вентральной стороной вверх (стороны также обозначаются индексами V и D). К контурам сечений привязывается контур ребра данной стадии онтогенеза, который дополнит понятие о скульптуре раковины. С этой же стороны отмечается граница жилой камеры и фрагмокона.

Масштаб на схеме используется линейный и изображается отдельно для скульптуры (сечений) и фотографии. Данное решение позволяет поместить фотографию в более крупном виде.

Все описания амцилоцератид сделаны с применением изложенной методики.

## ГЛАВА 5. МОРФОЛОГИЯ И ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ АМЦИЛОЦЕРАТИД

### 5.1. Общая характеристика морфологии раковины гетероморфных аммонитов

Семейство Ancyloceratidae включает формы с довольно разнообразным развернутым (гетероморфным) строением раковины. Гетероморфность проявляется непосредственно после первого (эмбрионального) оборота или же позже. Наиболее полную классификацию гетероморфных аммонитов на основе особенностей формы завивания раковины на ранней стадии предложил М.В. Какабадзе (1981), он выделил 4 подтипа:

1) симметричные гетероморфы со спирально-развернутым вторым оборотом (с умбиликальным зиянием) – протанцилоконы, крикоконы, матерониконы, псевдотурманиконы, аммонитоцераконь, гошлокрикоконы, амцилоконы, литокрикоконы, псевдокрикоконы, триангликоны, рабдониконы, лептоконы и правитоконы;

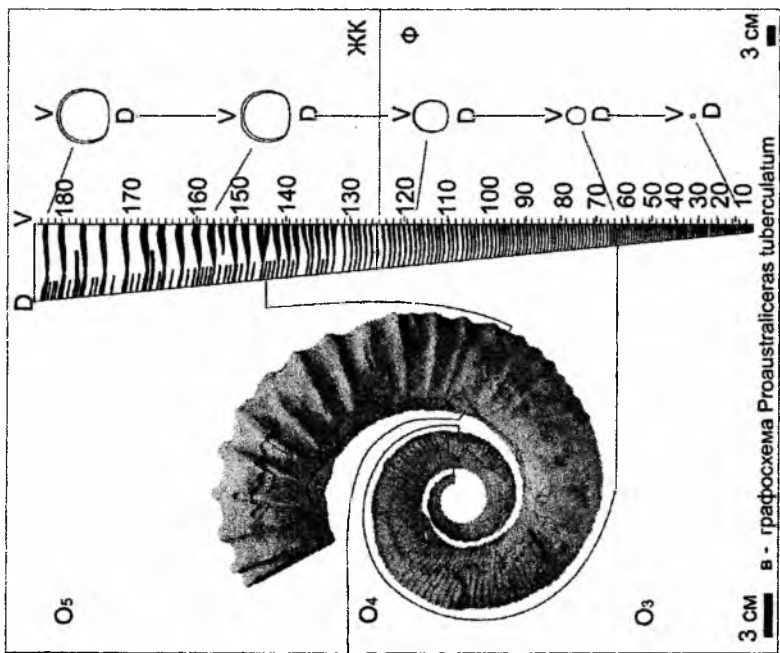
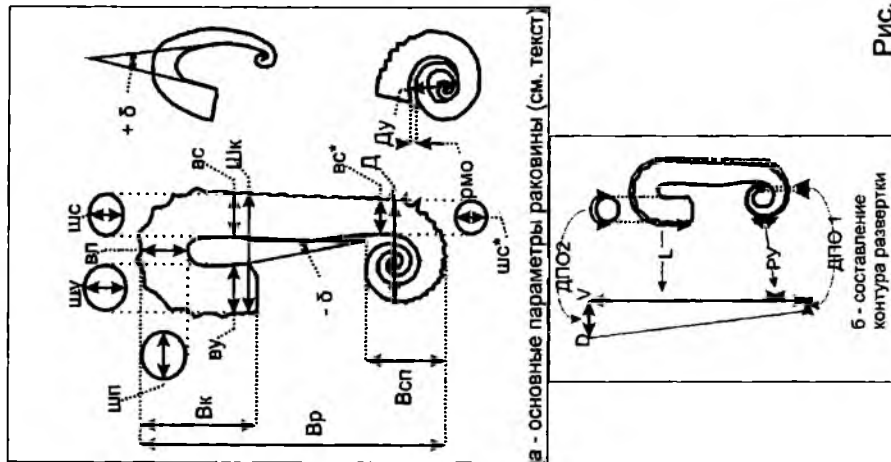


РИС. 1

2) симметричные гетероморфы, характеризующиеся непосредственным выпрямлением после первого оборота и состоящие из одного или более прямых створов – бакуликоны, гамуликоны, гамитиконы и птихоконы;

3) симметричные гетероморфы с соприкасающимися ранними плоскостральными оборотами (без умбиликального зияния) – хористоконы и скафиконы;

4) асимметричные гетероморфы – турриконы, эмпероконы, ностоконы, скаларитиконы, гетероконы, лонгигетероконы, имериконы, колликоны, нипонитиконы, апертонипонитиконы, мурамотоконы, риоптихоконы.

Из перечисленных выше морфологических групп гетероморф, только 11 включают представителей семейства анцилоцератид: криоконы, аммонитоцероконы, гамуликоны, псевдотурманиконы, гошлокриконы, анцилоконы, литокриконы, псевдокриконы, турриконы, лептоконы, протанцилоконы. Из них, наибольшая часть относится к подтипу симметричных гетероморф со спирально-развернутым вторым оборотом и лишь две группы относятся к другим подтипам.

Анцилоцератиды, известные с территории Среднего Поволжья, входят в состав пяти морфологических групп: криоконы, гамуликоны, псевдотурманиконы, гошлокриконы и анцилоконы.

Раковина анцилоцератид в основном хорошо скульптурирована. Основные элементы скульптуры следующие: ребра, бугорки, шипы, пережимы, валики. Ребра делятся на главные и промежуточные. Среди них различаются: одиночные, ветвистые, наружные вставочные, внутренние вставочные, вилообразные, петленесущие и др. Бугорки бывают различной формы: круглые, продолговатые, иногда резко заостренные. Они бывают сифональные – расположенные вдоль центра вентральной стороны, вентральные – расположенные вдоль края вентральной стороны, латеральные – расположенные на боковой стороне (бывают верхне- и нижнелатеральные), парадорсальные – расположенные вдоль дорсального края.

## 5.2. Некоторые вопросы палеоэкологии гетероморфных аммонитов

В понимании вопросов, касающихся образа жизни гетероморфных аммонитов, наиболее продуктивным методом следует считать использование функционально-морфологического анализа отдельных стадий каждой изучаемой формы. Кроме того, немаловажное значение в выяснении функционально-приспособительных особенностей гетероморф имеет скульптура их раковины. Подробное изучение характера ее элементов (ребра, шипы, бугры), является ключом к пониманию взаимодействия организма с внешней средой.

А. Трумен (Tremen, 1941), произвел условные расчеты плавучести для разных типов раковин аммоноидей, исходя из предположения, что все камеры фрагмокона были заполнены газом, а мягкое тело моллюска, располагавшееся в жилой камере, имело одинаковую плотность и распределение веса. Он пришел к выводу, что центр плавучести аммонитов располагался намного выше центра тяжести. Это делало раковины гетероморф очень устойчивыми в воде. Н. Монкс и Д. Янг (Monks et Young, 1998), а в последующем П. Каплан (Kaplan, 2002) детально проанализировали расчеты плавучести некоторых гетероморф и ввели поправки, для форм с U-образной формой жилой камеры, которые достоверно показали невозможность контакта мягкого тела моллюска с субстратом.

А. Пакард (Packard, 1972), П. Ворд (Ward, 1979), К.Н. Несис (1986), Т. Окамото (Okamoto, 1988), основываясь на образе жизни некоторых современных головоногих, а также на расчеты и компьютерное моделирование, сошлись во мнении, что большинство гетероморфных аммонитов вели полупланктонный образ жизни и могли совершать суточные вертикальные миграции, используя для этого механизм регуляции плавучести. С их предположением согласился Вестерманн (Westermann,

1990, 1996; Westermann et Tsujita, 1999), но для ряда форм он считал возможным нектонный, псевдопланктонный (в плавающих водорослях) и полубентосный образ жизни.

В.Б. Сондерс и В. Ворд (Saunders, Ward, 1994) выдвинули гипотезу о том, что у аммонитов был свой особый механизм плавания с помощью воронки. По-видимому, это является справедливым лишь для мономорфных аммонитов. Раковины гетероморф с хорошо сохранившимися отпечатками мускулов (Догужаева, Михайлова, 1991) наглядно демонстрируют невозможность активного использования подобной воронки. На них имеются четкие следы прикрепления дорсальных мускулов, отвечающих за фиксацию тела, и отсутствуют следы прикрепления боковых мускулов, отвечавших за активную работу воронки.

На основе изучения структуры хорошо сохранившихся раковин мелового гетероморфа рода *Inchoceras* Л.А. Догужаева и Г. Мутвей (Doguzhaeva, Mutvei, 1989), пришли к выводу, что раковина моллюска, по крайней мере, частично была покрыта мягкой (мантейной) тканью.

Одним из нерешенных вопросов образа жизни анцилоцератид остается их способ питания. Отсутствие активного перемещения и изменение положения апертуры в ходе онтогенеза, безусловно, определяло характер занимаемой экологической ниши. Наиболее подходящая версия была выдвинута К.Н. Несисом (1986). По его мнению, в условиях медленных вертикальных миграций гетероморфы могли питаться с помощью плавающих слизистых сетей или нитей. Покрытые лишкой слизью щупальца вытягивались далеко от устья раковины и образовывали своеобразную ловчую сеть, которая легко улавливала частички детрита и планктон. На мой взгляд, данный способ питания был вполне приемлем, особенно для стадии, при которой устье было обращено вверх. Не исключено, что для более ранних стадий, с нижней и боковой ориентацией устья, был характерен и другой, более активный способ питания.

### 5.3. Онтогенетические стадии и их экологическая интерпретация

Несмотря на то, что изученные представители относятся к разным морфологическим группам (криоконы, гофлокриоконы, анцилоконы и гамуликоны), развитие их скульптуры имеет некоторые общие тенденции, явно проявляющиеся в виде нескольких стадий. В отличие от общепринятого, наиболее дробного, деления раковины гетероморф на обороты спирали, ствол и крючок, деление на стадии развития скульптуры, придает большую детализацию и достоверно отражает стадии развития раковины независимо от формы ее завивания. Учет особенностей этих стадий, позволяет выяснять и коррелировать одновозрастные структуры раковин самых различных представителей гетероморф, что повышает эффективность проведения диагностики и выявления новых таксонов.

*Эмбриональная стадия* – наиболее раннее проявление скульптуры, имеющее вид микроскопической бугристости (Landman, 1994). Образ жизни на данной стадии и ее границы соответствуют общепринятой стадии - аммонителла (Друщиц, 1956, 1974; Друщиц, Хиами, 1969, 1970; Какабадзе, 1981; Westermann, 1996; Westermann, Tsujita, 1999 и др.). Вполне допустимо, что в это время еще отсутствовала воронка (Mutvei, Reyment, 1973), однако, благодаря протоконусу и крохотному размеру, анцилоцератиды легко могли переноситься течениями на значительные расстояния и расширять свои ареалы (Какабадзе, 1981).

*Личиночная стадия* – характеризуется либо полным отсутствием скульптуры, либо наличием слабо различимой струйчатой скульптуры. В онтогенезе стадия занимает второй по продолжительности промежуток развития, приходящийся на начальную часть раковины, и ограничена появлением явной ребристости. На этой стадии моллюск, скорее всего, имел нейтральную плавучесть и вел планктонный образ жизни.

**Ювенильная стадия** – характеризуется, в основном, появлением явной ребристости, формированием и развитием бугорчатой, зачастую анцилоцератидной (чередование главных трехбугровых и промежуточных безбугровых ребер) скульптуры. Обычно граница стадии проводится по последнему бугровому ребру. В онтогенезе эта стадия обычно занимает сравнительно небольшой промежуток, в начале которого происходит разделение на формы, характеризующиеся явным выпрямлением раковины (гамуликоны) и формы переходящие к завиванию в спираль (криоконы, гоплокриоконы, анцилоконы и др.). Наиболее вероятно, что формы, имеющие выпянутую раковину, были способны совершать вертикальные миграции и вести пассивный образ жизни. Спиральные же формы напротив, могли вести более активный и даже нектонный образ жизни.

**Зрелая стадия** – характеризуется продолжительным присутствием основного, для данного таксона, типа скульптуры. Распространяется на большую часть онтогенеза раковины, в основном приходящуюся на основную часть спирали и большую часть ствола. У анцилоконовых форм на данном этапе происходит существенное изменение формы завивания раковины – переход на ствольную стадию, а как следствие – изменение положения апертуры (от горизонтального к обращенному вниз вертикальному). В связи с этим образ жизни моллюска становился еще более пассивным и, скорее всего, сводился к вертикальным миграциям при нейтральной плавучести.

**Геронтическая стадия** – характеризуется существенным изменением характера скульптуры, следующим за зрелой стадией. Занимает вторую по продолжительности часть онтогенеза раковины, в основном приходящуюся на позднюю часть спирали (криоконы, гоплокриоконы) и наибольшую часть крючка (анцилоконы, гамуликоны). Что касается образа жизни на данной стадии, то наряду с полупланктонным считаю возможным периодическое пребывание моллюска на дне, например, в наиболее активное для пелагических хищников время. В пользу последнего говорит развитие гребневидных и бугровых ребер, усиленных на вентральной и латеральной стороне раковины, которые, на мой взгляд, отлично подходили для закоривания в мягких илистых субстратах. В любом случае расчеты положения апертуры анцилоконовых и гамуликоновых форм, произведенные согласно отношению центра плавучести к центру тяжести (Tietzen, 1941) показали, что на данной стадии ее направленность изменялась от вертикального положения апертурой вниз (конец ствола) к горизонтальному (перегиб крючка), а затем опять к вертикальному, но уже апертурой вверх (завершение крючка). Данный факт является неоспоримым доказательством изменения особенностей питания моллюска.

**Терминальная стадия** – характеризуется угнетением скульптуры, проявляющемся в резком ослаблении ребер геронтической стадии. На терминальной стадии обычно ребра представляют собой тонкую складку и внешне напоминают сплюснутые геронтические ребра, что говорит о замедлении в продуцировании раковины (старении), завершающемся гибелью моллюска. Образ жизни животного на данном этапе, скорее всего, не отличался от предыдущей стадии.

Таким образом, изменения формы раковины и ее скульптуры в онтогенезе позволяют сделать вывод о смене образа жизни моллюска от планктонного – на эмбриональной и личиночной стадиях, через полупланктонный и частично нектонный – на ювенильной к полупланктонному и временами полубентосному – на зрелой, геронтической и терминальной стадиях.

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Список таксонов анцилоцератид, описанных в диссертации.

Семейство Ancyloceratidae Gill, 1871

Подсемейство Ancyloceratinae Gill, 1871

- Род *Ancyloceras* Orbigny, 1842  
*Ancyloceras matheronianum* d'Orbigny, 1842
- Род *Pseudoancyloceras* Stenshin et al., 2014  
*Pseudoancyloceras calinovense* Stenshin et al., 2014
- Род *Audouliceras* Thomel, 1964  
*Audouliceras vyrystaykense* Stenshin et al., 2014  
*Audouliceras brusyankense* Stenshin et al., 2014  
*Audouliceras mordovense* Stenshin et al., 2014
- Род *Lithancyclus* Casey, 1960  
*Lithancyclus tirolensiformis* I. Michailova et Baraboshkin, 2001
- Род *Australiceras* Whitehouse, 1926  
 Подрод *A.* (*Proaustraliceras*) *Kakabadze*, 1977  
*A.* (*Proaustraliceras*) *tuberculatum* (Sinzow, 1872)  
*A.* (*Proaustraliceras*) *elegans* Stenshin et al., 2014
- Род *Tropaeum* J. de C. Sowerby, 1837  
 Подрод *T.* (*Tropaeum*) *J. de C. Sowerby*, 1837  
*T.* (*Tropaeum*) *elaurkense* Stenshin et al., 2014
- Род *Koenericeras* I. Michailova et Baraboshkin, 2002  
*Koenericeras tenuiplicatum* (von Koenen, 1902)  
*Koenericeras rareplicatum* I. Michailova et Baraboshkin, 2002
- Подсемейство *Helicancyliinae* Hyatt, 1894
- Род *Toxoceratoides* Spath, 1924  
*Toxoceratoides royerianus* (d'Orbigny, 1842)
- Род *Tonohamites* Spath, 1924  
*Tonohamites eichwaldi* (Sinzow, 1872)
- Род *Volgoceratoides* I. Michailova et Baraboshkin, 2002  
*Volgoceratoides schilovkensis* I. Michailova et Baraboshkin, 2002

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование показало следующее.

1. В отложениях нижнего апта Среднего Поволжья установлено присутствие пяти последовательных комплексов гетероморфных аммоноидей, которые позволяют проводить достаточно точные корреляции с зональным стандартом нижнего апта Бореальной области. Комплексы включают 11 родов и 27 видов семейства *Ancyloceratidae*, из которых один род *Pseudoancyloceras* и шесть видов: *Pseudoancyloceras calinovense*, *Audouliceras vyrystaykense*, *A. brusyankense*, *A. Mordovense*, *Australiceras* (*Proaustraliceras*) *elegans* и *Tropaeum* (*T.*) *elaurkense* выделены автором.

2. Изменение состава комплексов аммоноидей в разрезах происходило в направлении с севера на юг, т.е. присутствие и увеличение разнообразия гетероморф находится в прямой зависимости от уменьшения глубокководности бассейна Ульяновского Поволжья, что подтверждается тафономическими и седиментологическими наблюдениями.

3. Разработана новая методика для детального изучения онтогенеза скульптуры гетероморф, которая позволяет более точно идентифицировать их на родовом и, особенно, видовом уровне, а также реконструировать филогенетические связи в родовых и семейственных группах этих моллюсков. Новые методические подходы позволили детализировать классификацию онтогенетических стадий и дать экологическую интерпретацию каждой из них.



## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

*Стеньшин И.М.*. Уникальность аптских отложений Ульяновской области // Природа Симбирского Поволжья: Сб. науч. трудов XI межрегион. научно-практической конф. «Естественнонаучные исследования в Симбирском-Ульяновском крае». Вып.10. Ульяновск: Изд-во «Корпорация технологий продвижения», 2009. С. 262 – 264.

*Стеньшин И.М.* Морфогенез скульптуры раннемеловых гетероморфных аммонитов рода *Audouliceras* Thomel, 1964 // Бюл. МОИП, отд. геол. 2012. Т. 87. Вып. 2. С. 60 - 69.

*Стеньшин И.М.* Нижнеаптские карбонатные конкреции в пространстве и во времени // Природа Симбирского Поволжья: Сб. науч. трудов XV межрегиональной научно-практической конференции «Естественнонаучные исследования в Симбирском-Ульяновском крае». Вып.14. Ульяновск: Изд-во «Корпорация технологий продвижения». 2013. С. 11-16.

*Стеньшин И.М., Губайдуллов Р.З.* О находке необычной формы захоронения костистой рыбы в условиях аноксического палеобассейна аптского яруса нижнего мела // Природа Симбирского Поволжья: Сб. науч. трудов XII межрегион. научно-практической конф. «Естественнонаучные исследования в Симбирском-Ульяновском крае». Вып.11. Ульяновск: Изд-во «Корпорация технологий продвижения»; УлГПУ им. И.Н. Ульянова, 2010. С. 22 – 25.

*Стеньшин И.М., Успенский Г.Н.* Гетероморфные аммониты подрода *Proaustraliceras* Kakabadze, 1977 из нижнеаптских отложений Ульяновского Поволжья // Природа Симбирского Поволжья: Сб. науч. трудов XIII межрегион. научно-практической конф. «Естественнонаучные исследования в Симбирском-Ульяновском крае». Вып.12. Ульяновск: Изд-во «Корпорация технологий продвижения», 2011. С. 225 – 230.

*Стеньшин И.М., Успенский Г.Н.* Сравнительная характеристика морфологии скульптуры подродов *Troaeum* (*Troaeum*) Sowerby, 1837 и *Australiceras* (*Proaustraliceras*) Kakabadze, 1977 из нижнего апта Ульяновского Поволжья / *Mat. VI Всеросс. Сов. «Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии»* Сб. науч. трудов / ред. Е.Ю. Барабошкин, Н.А. Бондаренко, К.Е. Барабошкин. Краснодар: Изд-во Кубанского гос. ун-та, 2012а. С. 287 – 291.

*Стеньшин И.М., Успенский Г.Н.* Новые данные о строении аптских отложений на территории Ульяновской горы // Природа Симбирского Поволжья: Сб. науч. трудов XIV межрегиональной научно-практической конференции «Естественнонаучные исследования в Симбирском-Ульяновском крае». Вып.13. Ульяновск: Изд-во «Корпорация технологий продвижения», 2012б. С. 24 – 27.

*Стеньшин И.М., Шумилкин И.А.* Методика изучения морфогенеза скульптуры *Audouliceras* Thomel, 1964 из нижнего апта Ульяновского Поволжья / *Mat. V Всеросс. Сов. «Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии»* / ред. Е.Ю. Барабошкин, И.В. Благовещенский. Ульяновск: УлГУ, 2010. С. 317 – 320.

*Fisher V., Arkhangelsky M. S., Uspensky G. N., Stenshin I. M., Godefroit P.* A new Lower Cretaceous ichthyosaur from Russia reveals skull shape conservatism within *Ophthalmosaurinae* // *Geol. Mag.*, 2013. V. 1. P. 1-11. (стратиграфическая часть)