

УДК 564.533:551.736

РАННИЙ ФИЛОГЕНЕЗ ПЕРМСКОГО НАДСЕМЕЙСТВА ROPANOCERATOIDEA HYATT (AMMONOIDEA)

© 2024 г. Т. Б. Леонова*

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

*e-mail: tleon@paleo.ru

Поступила в редакцию 05.03.2024 г.

После доработки 11.03.2024 г.

Принята к публикации 11.03.2024 г.

Обсуждаются вопросы происхождения надсемейства *Popanoceratoidea* Hyatt, обосновывается гипотеза о происхождении подотряда *Cyclolobina* (отряд *Goniaticida*) от семейства *Glaphyritidae* Ruzhencev et Bogoslovskaya. Род *Tabantalites* Ruzhencev предлагается рассматривать в качестве промежуточной формы между семействами *Vidrioceratidae* Plummer et Scott и *Popanoceratidae* Hyatt. Подробно рассмотрен ранний филогенез попаноцератид в ассельско – кунгурский интервал ранней перми (*Protoropanoceras* → *Prooropanoceras* → *Popanoceras*, *Pamiroropanoceras*). Приведены сведения о биогеографии *Popanoceratoidea*.

Ключевые слова: аммоноидеи, *Cyclolobina*, *Popanoceratidae*, *Glaphyritidae*, происхождение, эволюция, биогеография, пермский период

DOI: 10.31857/S0031031X24040053, EDN: SEEGZC

ВВЕДЕНИЕ

Ранее мы с коллегами (Леонова и др., 2005) опубликовали свои представления о позднем филогенезе надсемейства *Popanoceratoidea* Hyatt, 1900: кунгурско – роудско – кэпитенскую историю двух семейств, *Popanoceratidae* Hyatt, 1900 и *Mongoloceratidae* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1978. Это исследование было инициировано находками в казанских отложениях Волго-Уральского района новых роудских попаноцератоидей, нужно было установить их место в системе и родственные связи. Сейчас, при изучении раннепермских аммоноидных комплексов Стерлитамакских шиханов, появились вопросы, которые потребовали современного исследования самых ранних представителей семейства. Проведенная работа привела к переосмыслению взглядов на происхождение всех попаноцератоидей и позволила сформировать новые гипотезы о предковых формах и раннем филогенезе семейства *Popanoceratidae* (рис. 1).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОПАНОЦЕРАТОИДЕЙ

По представлениям автора, а также других исследователей (Леонова, 2002; Шевырев, 2006),

надсемейство *Popanoceratoidea* входит в состав подотряда *Cyclolobina* (отряд *Goniaticida*). Кроме попаноцератоидей, в составе этого подотряда мы рассматриваем еще три надсемейства: *Marathonitoidea* Ruzhencev, 1938, *Shumarditoidea* Plummer et Scott, 1937 и *Cycloloboidea* Zittel, 1895. Как отмечалось ранее, все эти группы имеют ряд специфических черт, совокупность которых присуща только им (Леонова, 2002; Леонова, 2010).

В.Е. Руженцев (Руженцев, Богословская, 1978) рассматривал в качестве предков этих надсемейств две разные группы. Предками *Shumarditoidea* и *Marathonitoidea* он считал сем. *Glaphyritidae* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (под *Glaphyrites* Ruzhencev, 1936 или род *Syn-gastrioceras* Librovich, 1938). Для двух других надсемейств, *Cycloloboidea* и *Popanoceratoidea*, в качестве предка он предполагал позднекаменноугольного представителя сем. *Neioceratidae* Hyatt, 1900 – род *Eoasianites* Ruzhencev, 1933. Еще в своей докторской диссертации Руженцев уделил большое внимание вопросу разграничения семейств *Marathonitidae* Ruzhencev, 1938 и *Vidrioceratidae* Plummer et Scott, 1937, представители которых многими исследователями объединялись в одну группу (Руженцев, 1940). По

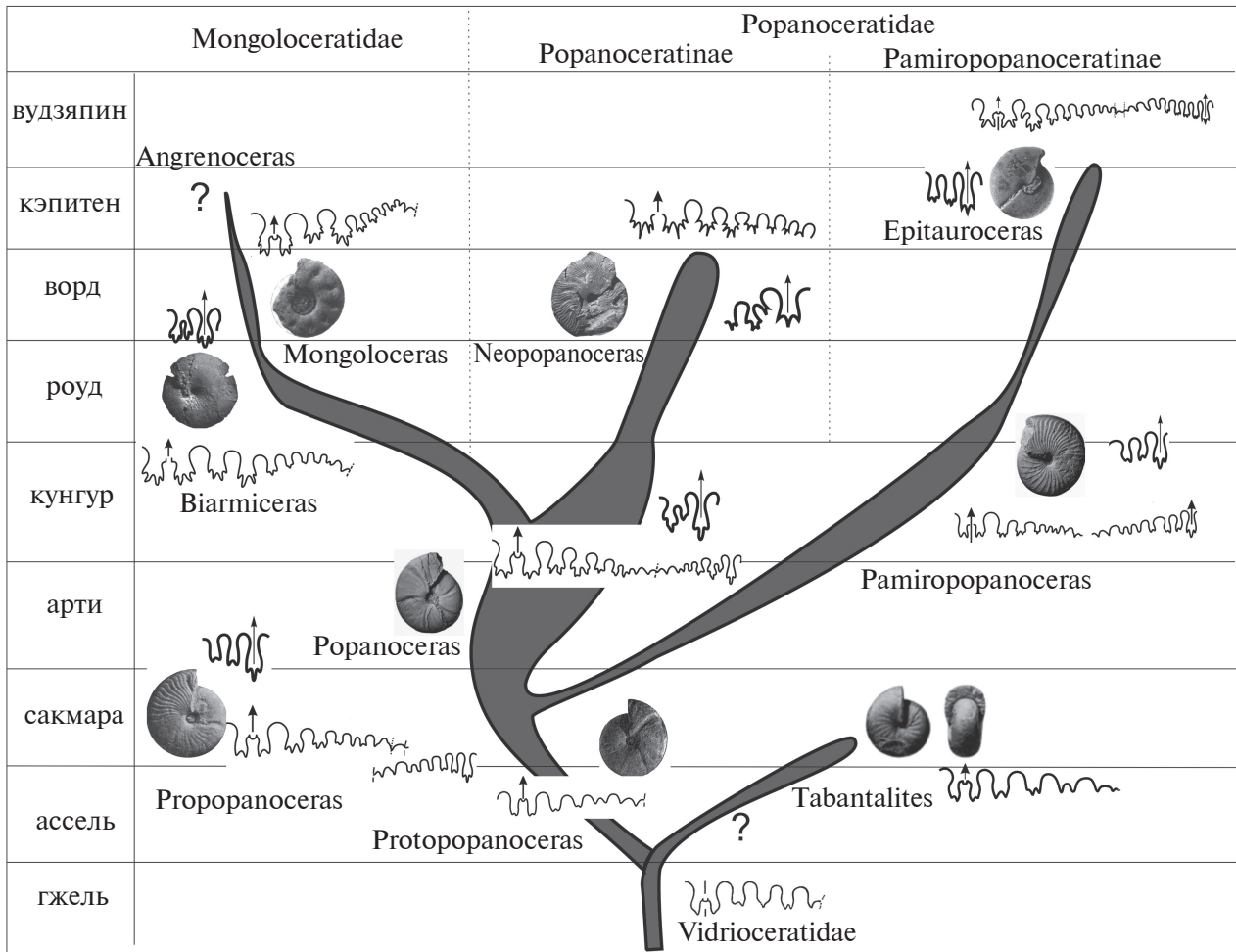


Рис. 1. Филогенетическая схема надсемейства Popanoceratoidea (по: Леонова и др., 2005, с изменениями).

нашим представлениям, эти семейства входят в состав разных надсемейств (Marathonitoidea и Cycloloboidea), но их нужно рассматривать в рамках одного подотряда и предка искать в одном таксоне надвидового ранга.

Мы производим все четыре надсемейства, входящие в состав Cyclolobina, от семейства Glaphyritidae. Это мнение высказывалось нами и ранее в более общем виде (Leonova, 2002; Леонова, 2010). В настоящее время в пользу такого решения собраны следующие аргументы.

Подотряд Cyclolobina объединяет группу позднепалеозойских (поздний карбон – пермь) гониатитид со сложной лопастной линией с более или менее многочисленными зубчатыми или многолепестными лопастями. Представители этого подотряда гониатитид характеризуются следующим набором специфических признаков, показанных на табл. 1.

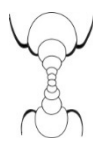
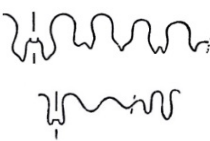
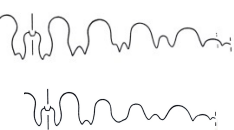
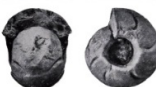
В качестве предка циклолобин мы принимаем представителя семейства Glaphyritidae (роды Glaphyrites или Syngastrioceras). Такой вывод подтверждается следующими фактами.

1. Как и у всех циклолобин, у глафиритид первые обороты эволютные; в дальнейшем раковина становится умеренно инволютной или инволютной.

2. У всех представителей циклолобин преобладает поперечная скульптура.

3. Почти у всех циклолобин край устья образует вентральный синус, более или менее выраженный. На юных оборотах глафиритид наблюдается вентральный выступ, который сменяется вентральным синусом на более поздних стадиях одной раковины или же у более поздних форм. Такая же смена очертания края устья отмечается и у Vidrioceratidae. У некоторых циклолобид (Mexioceras Ruzhencev, 1955 – по ряду признаков, aberrantная форма) выступ сохранился до

Таблица 1. Специфические признаки Glaphyritidae и Cyclolobina

Особые признаки	Glaphyritidae	Vidrioceratidae		Popanoceratidae
Эволюты только первые 3–4 оборота	 Glaphyrites rhymnus	 Vidrioceras uddeni	 Tabantalites bifurcatus	 Protopopanoceras sublahusenii
Всегда поперечная скульптура, различной интенсивности	 Glaphyrites striatus	 Vidrioceras uddeni	 Tabantalites bifurcatus	 Propopanoceras incallidum
Выступ-синус на вентральной стороне	Иногда на ранних оборотах выступ, на поздних – синус	На ранних оборотах выступ, на поздних – синус	Неглубокий синус	Всегда синус, у ранних неглубокий, у молодых – глубокий
Часто утолщение раковинного слоя в зоне умбилика	 Fayettevillea planorbis	Нет примеров	 Tabantalites bifurcatus	 Popanoceras annae
Близкий онтогенез лопастной линии	 Glaphyrites submodes-tus	 Vidrioceras borissiakii	 Tabantalites bifurcatus	 Popanoceras annae
Особый признак — пережимы-ямочки	 Glaphyrites multicavus	Нет примеров	 Tabantalites bifurcatus	 Propopanoceras simense

конца их развития – так же, как у некоторых Glaphyrites.

4. Утолщение раковинного слоя вблизи умбиликального края присутствует почти во всех надсемействах циклолобин, хотя у разных представителей оно выражено с разной степенью интенсивности. Оно очень четко проявляется у всех Marathonitoidea, у некоторых Cycloloboidea и Popanoceratoidea (особенно ярко у Mongoloceratidae). В предковом семействе Glaphyritidae оно отмечается у следующих форм: род Fayettevillea Gordon, 1960 (серпуховский ярус) (Furnish et al., 2009, рис. 46, 1h); род Paracravenoceras Gordon, 1960 [согласно представлениям Ю. Кульманна (Furnish et al., 2009) – переходный

к Syngastrioceras] (серпуховский ярус) (Ibid., рис. 48, 1d, e); в родственном семействе Stenoglyphyritinae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 – Clistoceras Nassichuk, 1967 (московский ярус) (Ibid., рис. 50, 4d); Stenoglyphyrites Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (серпуховский–башкирский ярус) (Ibid., рис. 50, 5e).

5. Еще один аргумент в пользу глафиритид – в этой группе начали усложняться боковые лопасти; сначала появились вздутия на боковых стенках вентральной и латеральной лопастей, в процессе эволюции они превратились в зубцы и, далее, в дополнительные лопасти [Paracravenoceras, Syngastrioceras (Furnish et al., 2009, рис. 48, 1c; 49, 3d)]. У Eoasianites выпуклости на

стенках этих лопастей выражены слабее, они не получили дальнейшего развития и не образовали самостоятельных структур за все время развития надсемейства *Neoicoceratoidea*.

Кроме признаков, отмеченных в таблице, следует упомянуть следующие особенности циклолобин.

В филогенезе всех циклолобин наблюдается однотипное развитие дорсальной лопасти. У ранних представителей каждого надсемейства она очень широкая трехраздельная, у более поздних, главным образом, пермских, она становится узкой трехзубчатой или даже копьевидной (рис. 2). В надсемействе *Marathonitoidea* эта закономерность прослеживается у каменноугольного *Subkargalites Ruzhencev*, 1950 и пермского *Kargalites Ruzhencev*, 1938, каменноугольного *Marathonites Böse*, 1917 и пермского *Almites Toumanskaya*, 1941, в надсемействе *Cycloloboidea* у каменноугольного *Vidrioceras Böse*, 1917 и пермского *Stacheoceras Gemmellaro*, 1887, в надсемействе *Shumarditoidea* у всех каменноугольных шумардитид дорсальная лопасть очень широкая, такая же и у самых первых перринитид *Properrinites Elias*, 1938; у более молодых представителей этого семейства *Perrinites Böse*, 1917 она гораздо уже. К сожалению, пока не удалось получить данных о строении внутренней части лопастной линии у самых первых *Popanoceratidae*. Это связано с крайне редкими находками позднеассельских и раннесакмарских представителей этого семейства. Массовый материал, пригодный для онтогенетического изучения, происходит лишь из верхней части сакмарского яруса.

У некоторых родов в разных надсемействах отмечается искажение последнего оборота раковины (надсемейство *Marathonitoidea* — род *Cardiella Pavlov*, 1967; надсемейство *Cycloloboidea* — род *Hyattoceras Gemmellaro*, 1887).

Достоверно известно, что у *Popanoceratidae* и *Perrinitidae* Miller et Furnish, 1940 имеется очень специфический признак в развитии внутренних боковых лопастей. Нужно заметить, что внутренний отрезок лопастной линии является наиболее консервативной ее частью; изменения в его строении происходят очень медленно. Если принять концепцию Руженцева о том, что предки *Shumarditoidea* происходят из *Glaphyritidae* (надсемейство *Somoholitoidea* по: Руженцев, Богословская, 1978 или *Gastrioceratoidea* по: Furnish et al., 2009), а *Popanoceratoidea* — из *Neoicoceratoidea* (по: Руженцев, Богословская, 1978), то трудно объяснить, как такие редкие

специфические изменения внутренней части лопастной линии могли происходить сходным образом в неродственных группах. У части *Popanoceratidae*, выделяемых в отдельное подсемейство *Popanoceratinae Hyatt*, 1900, наблюдается объединение внутренних боковых лопастей, сопровождаемое усложнением наружного участка лопастной линии. Эту особенность отмечал и Руженцев (1956, с. 219). Во втором подсемействе, *Pamirpopanoceratinae Leonova*, 1989, эти внутренние лопасти сохраняют самостоятельность на протяжении всего развития группы; при этом замедляется развитие наружного участка лопастной линии, число лопастей постепенно увеличивается, но сами они остаются не сильно расчлененными. Похожая картина наблюдается и у *Perrinitidae*; в одной ветви — *Perrinitinae Miller et Furnish*, 1940 — третья внутренняя боковая лопасть остается единой, а наружная часть прогрессивно усложняется, в другой — *Paraperrinitinae Tharalson*, 1984, наоборот, при разделении внутренних лопастей на две самостоятельных наружная часть остается более примитивной (Tharalson, 1984). Ни в одном из других таксонов палеозойских аммоноидей такие изменения не наблюдались.

Комбинация всех перечисленных признаков или большей их части наблюдается только у циклолобин.

Самый общий признак всех циклолобин — однотипное деление наружной и внутренней боковых лопастей на три части. Оно появилось, скорее всего, параллельно при переходе от *Glaphyrites* (или *Syngastrioceras*) к *Aktubites Ruzhencev*, 1955, *Vidrioceras* (возможно, через *Eovidrioceras Boardman, Work et Mapes*, 1994) и *Subkargalites* в конце среднего — начале позднего карбона. Вслед за Руженцевым, мы принимаем род *Aktubites* в качестве родоначальника семейства *Shumarditidae*. В дальнейшем развитие в этой группе шло по схеме *Aktubites* → *Shumardites Smith*, 1903 (Руженцев, 1955, 1960; Руженцев, Богословская, 1978), и затем, уже в перми, появилось семейство *Perrinitidae*. Американские авторы (Boardman et al., 1994) связывают происхождение видриоцератид с шумардитидами через род *Eovidrioceras*. Это предположение представляется вполне вероятным. Первый представитель *Cycloloboidea* — род *Vidrioceras* (семейство *Vidrioceratidae*) — также распространен в позднем карбоне; в начале перми от него произошли *Neostacheoceratidae* Toumanskaya, 1939, а затем семейства *Hyattoceratidae* Miller et Furnish, 1957, *Kufengoceratidae Zhao*, 1980 и *Cyclolobidae Zittel*, 1895, которые успешно существовали в течение всей перми

Popanoceratidae	Popanoceras	
	Pamiropopanoceras	
	Propopanoceras	
Vidrioceratidae	Tabantalites bifurcatus Ruzh.	
	Stacheoceras	
	Vidrioceras	
Perrinitidae	Perrinites	
	Properrinites	
Marathonitidae	Marathonitinae	
	Almites invariabilis	
	Marathonites jpsmithi	
	Kargalitinae	
	Kargalites typicus	
	Subkargalites	

Рис. 2. Строение внутренних частей лопастных линий (изменение ширины дорсальной лопасти и слияние внутренних боковых) в филогенезе: Marathonitidae (по: Miller, Furnish, 1940; Руженцев, 1956), Perrinitidae (по: Miller, Furnish, 1940), Vidrioceratidae (по: Руженцев, 1950, 1952; Miller, Furnish, 1940) и Popanoceratidae (по: Руженцев, 1951, 1956; Леонова, Дмитриев, 1989).

(Леонова, 2010). С начала позднего карбона известны и маратонитиды; в качестве их предполагаемых предков назывались представители глафиритид, роды *Glaphyrites* или *Syngastrioceras*, но подчеркивалось, что более точных сведений нет (Руженцев, Богословская, 1978). В самом начале развития *Marathonitidae* возникли две линии — два подсемейства, *Kargalitinae* Ruzhencev, 1938 и второе, более разветвленное, *Marathonitinae* Ruzhencev, 1938. Подсемейство *Kargalitinae* принимается в составе двух родов: *Subkargalites* → *Kargalites*, существовавших в позднем карбоне и ранней перми. Второе подсемейство — *Marathonitinae* (*Marathonites* → *Almites*, *Cardiella*); *Almites*, в свою очередь, послужил предком таксонов, развивавшихся в разных направлениях, как в прогрессивном (*Almites* → *Suakites* Leonova), так и в регрессивном (*Almites* → *Pseudovidrioceras* Ruzhencev) (Leonova, 2002, 2016). *Popanoceratoidea* появились только в перми, во второй половине ассельского века. Представляется наиболее вероятным, что их происхождение связано с ранними *Cycloloboidea* (сем. *Vidrioceratidae*).

Мы не можем принять гипотезу Руженцева, считавшего предковой формой попаноцератоидей и циклолобоидей позднекаменноугольный род *Eoasianites* из семейства *Neoicoceratidae*, по следующим причинам.

1. У *Eoasianites* имеется хорошо выраженная продольная скульптура, а у представителей *Popanoceratoidea* (как и у всех *Cyclolobina*) хорошо развита только поперечная скульптура, а продольная практически не наблюдается.

2. У *Eoasianites* и всех родственных родов в скульптуре всегда присутствует вентральный выступ, синуса не отмечается.

3. Ни у *Eoasianites*, ни у каких-либо связанных с ним групп нет утолщения раковинного слоя в зоне умбилика.

4. Все попаноцератиды, как и ранние циклолобины, имеют инволютные или умеренно инволютные взрослые раковины, а у бесспорных потомков *Eoasianites* (*Svetlanoceras* Ruzhencev, 1936, *Paragastrioceras* Tchernow, 1907, *Uraloceras* Ruzhencev, 1936) раковины эволютные или умеренно эволютные.

5. Ни в семействе *Neoicoceratidae*, ни у его наиболее успешных потомков (пермских *Paragastrioceratidae*) не происходило деление боковой лопасти; она всегда оставалась единой, а вся лопастная линия восьмилопастной. Точно так же дорсальная лопасть всегда оставалась простой, а не подразделялась на три части. Кроме этого,

никогда не наблюдалось усложнения ни одной из лопастей путем приобретения зубчатости.

Таким образом, все перечисленные признаки противоречат выводу о происхождении попаноцератоидей от неоикоцератид (*Eoasianites*), а скорее свидетельствуют о сходстве наследованных черт с семейством *Vidrioceratidae*, а через него — с глафиритидами.

Наибольшую морфологическую близость с *Popanoceratidae* демонстрирует один из раннепермских циклолобин, в настоящее время относимый к *Vidrioceratidae*. К такому выводу позволяют прийти результаты детального изучения весьма специфического рода *Tabantalites* Ruzhencev, 1952. Этот род был установлен Руженцевым (1952) из нижнепермских отложений Южного Урала и помещен им в семейство *Marathonitidae*. Такое размещение само по себе противоречило концепции самого Руженцева о том, что видриоцератиды отличаются от маратонитид характером развития боковой лопасти после ее первичного трехчленного деления: у первых последняя из боковых лопастей последовательно делится на две, а у вторых деление заканчивается на первой стадии. В настоящее время *Tabantalites* рассматривается как некая итерация от *Vidrioceras* (рис. 1), в которой скомбинированы признаки разных групп циклолобин (Богословская, 1990; Leonova, 2002; Леонова, 2018). Уровень развития лопастной линии представителей *Tabantalites* немного ниже, чем у *Vidrioceras*: третья боковая лопасть глубоко двураздельная, но две составляющих ее лопасти еще не полностью обособились. У взрослого *Vidrioceras* (более древнего) формула лопастной линии такая же, но сами лопасти глубже и более четко оформлены (табл. 1; рис. 2). На взрослых оборотах *Tabantalites* лопастная линия выглядит довольно примитивной, точно такой же, как у *Protopopanoceras* (табл. 1). Дорсальная лопасть очень широкая трехраздельная, такая же, как у каменноугольных *Vidrioceras* (*Vidrioceratidae*), *Marathonites*, *Subkargalites* (*Marathonitidae*) и раннепермского *Properrinites* (*Perrinitidae*) (рис. 2).

Форма раковины *Tabantalites* пахионосовая; она значительно уже, чем у видриоцератид, но шире, чем у попаноцератид. Скульптура в виде пучков поперечных изогнутых ребрышек, образующих слабый синус на вентральной стороне, очень напоминает скульптуру попаноцератид. Кроме этого, на боковых сторонах молодых оборотов имеются глубокие продолговатые пережмы-ямки, не продолжающиеся ни на умбиликальный, ни на вентролатеральный края, очень

похожие на образования, характерные для попаноцератид. В то же время, у *Tabantalites* имеется резкое утолщение раковины вокруг умбилика, такое же, как у маратонитид (табл. 1). Отметим, что у некоторых попаноцератид можно наблюдать небольшое утолщение раковинного слоя в указанной области (табл. 1), а у их непосредственных потомков из семейства *Mongoloceratidae* оно выражено очень ярко, так же, как и у маратонитид. Этот факт указывает на сохранение этого признака в латентном состоянии в течение длительного периода.

В целом *Tabantalites* представляет собой форму с мозаичным развитием, в котором признаки внешней морфологии (форма раковины, скульптура) более усложнены, т.е., более прогрессивны по сравнению с предковым родом, но что касается внутренних структур — они немного примитивнее (лопастная линия).

Представители этого рода немногочисленны, описано всего три вида, но они известны из нескольких регионов. Типовой вид *T. bifurcatus* Ruzhencev, 1952 — из верхней части ассельского и нижней части сакмарского яруса Южного Урала, этот же вид описал В. Нассичук из сакмарского (? верхней части ассельского) яруса Арктической Канады (Nassichuk, 1971). Второй вид известен из Тетической области: *T. pamiricus* Bogoslovskaya, 1978 из ташкызкской свиты Юго-Восточного Памира (Богословская, 1978), возраст тот же. Третий вид, *T. echiensis* Andrianov, 1985, известен из Арктической области из сакмарского яруса Верхоянья (Андрианов, 1985) и Новосибирских о-вов (Константинов, 2001).

Препятствием к тому, чтобы считать *Tabantalites* прямым предком *Ropanoceratidae*, является время его появления в геологической летописи — вторая половина ассельского века, т.е. одновременно с *Protoporanoceras* — первым несомненным представителем попаноцератидей. Вместе с этим, *Tabantalites* демонстрирует целый ряд признаков, явно сходных с этим семейством, и может принадлежать к группе форм, являющихся переходными между *Vidrioceratidae* и *Ropanoceratidae*, с которым он имеет не меньше общих признаков, чем с видриоцератидами. По-видимому, в конце гжельского века или самом начале ассельского от видриоцератид должна была отделиться какая-то форма, ставшая предковой для попаноцератид и одновременно для *Tabantalites*. Этот гипотетический предок должен был приобрести уплощенную, но не сильно сдвоенную форму, обладать примитивной лопастной линией и своеобразной

скульптурой с зачатками “пучков” ребрышек. От него произошла таксономически разнообразная ветвь *Ropanoceratoidea* (два семейства, *Ropanoceratidae* и *Mongoloceratidae*), существовавшая в течение почти всей перми (рис. 1).

ФИЛОГЕНЕЗ *ROPANOCERATIDAE*

Родоначальником семейства *Ropanoceratidae* и всего надсемейства *Ropanoceratoidea* традиционно считается *Protoporanoceras* Ruzhencev, 1938, самый древний его представитель, ультраэндемик из верхней части ассельского яруса шиханов Тратау и Шахтау (Герасимов, 1937; Руженцев, 1938, 1951). Обнаружил его Н.П. Герасимов, который при первоописании вида под родовым названием *Ropanoceras sublahusenii* Gerassimov упомянул всего пять экземпляров [четыре с шихана Тратау и один с Шахтау (Герасимов, 1937, с. 15)], и больше никому и никогда не удалось повторить эти находки. Герасимов передал свою коллекцию аммоноидей с шиханов Руженцеву для более детального изучения. Руженцев (1938) установил для *Ropanoceras sublahusenii* новое родовое название *Protoporanoceras*, и в качестве материала указал всего один экземпляр из Тратау, тот, который был изображен Герасимовым (1937, табл. II, фиг. 2а), а в монографии (Руженцев, 1951) в графе “Материал” указал уже два экз. из того же местонахождения Тратау. В колл. ОНОФ ПИН РАН (колл. ПИН, № 472) хранятся всего два экз. этого вида из колл. Герасимова. Один из них — голотип ПИН, № 472/151, изображенный в работе 1938 г., а второй — ПИН, № 472/152, мелкий, пришлифованный, его поперечное сечение показано Руженцевым (1951) на рис. 55. О месте нахождения остальных экземпляров *P. sublahusenii* никаких сведений получить не удалось.

Следующим членом филогенетического ряда является род *Protoporanoceras* Ruzhencev, 1938. Первые его представители известны из тастубского горизонта сакмарского яруса. Это *P. siemensense* Ruzhencev, 1951 и, возможно, *P. sterlitamakense* (Gerassimov, 1937). Находки их крайне редки и не отличаются хорошей сохранностью, что затрудняет изучение внутренних структур. В наших коллекциях из Шахтау из пограничных ассельско — сакмарских отложений имеются всего два экз. *Protoporanoceras*. К сожалению, сохранность их такова, что невозможно изучить лопастную линию и детали строения раковины (Leonova, 2020). Для изучения ранних онтогенетических стадий лопастной линии

мы использовали материалы по *P. simense* Ruzhencev из коллекций Руженцева (рис. 3).

Семейство *Popanoceratidae* принимается в составе двух подсемейств: основная ветвь *Popanoceratinae* Hyatt, 1900 (*Protopopanoceras* → *Propopanoceras* → *Popanoceras* Hyatt, 1884 → *Neopanoceras* Schindewolf, 1939), и тетическая — *Pamiropopanoceratinae* Leonova, 1989 (*Propanoceras* → *Pamiropopanoceras* Leonova, 1989 → *Epitauroceras* Glenister et Furnish 1988) (рис. 1). Представители обоих подсемейств очень похожи формой раковины и скульптурой. Различия наблюдаются в строении лопастной линии: в первом подсемействе развитие ее наружной части происходило путем увеличения числа лопастей и усложнения всех ее элементов путем расширения и более глубокого их рассечения. В развитии внутренней части лопастной линии наблюдается процесс слияния первой и второй внутренних боковых лопастей (совершенно самостоятельных у предкового *Propopanoceras*) в одну сложную (роды *Popanoceras*, *Neopanoceras*); этот признак наследуется и в семействе *Mongoloceratidae*, происхождение которого мы связываем с уральскими *Popanoceras*. В подсемействе *Pamiropopanoceratinae* наружная часть лопастной линии характеризуется меньшей шириной ветвей вентральной и боковых лопастей, также последовательным увеличением числа всех элементов, но при этом меньшей сложностью их рассечения (рис. 3, 4). Из всех материалов, имеющихся на сегодняшний день, можно видеть, что внутренний участок лопастной линии *Propopanoceras* состоял из глубокой трехраздельной дорсальной лопасти и четырех независимых внутренних боковых, ближайшая к умбиликальному краю была широкой и глубоко двураздельной. А в

умбиликальной области находилось несколько небольших простых лопастей конической формы. Таким образом, внутренний участок был отражением наружного. Лопастная линия *Pamiropopanoceras* развивалась точно таким же путем, только двураздельными были пятые боковые лопасти, наружная и внутренняя (рис. 4). В этой ветви не происходило слияния первой и второй внутренних боковых лопастей в одну; они продолжали развиваться независимо в течение пяти веков, с конца сакмарского по конец кэпитенского. Перечисленные признаки четко видны и у самого молодого из известных на сегодня попаноцератид — амарассийского *Epitauroceras* (Glenister, Furnish, 1988). С этой схемой развития попаноцератид был согласен и В. Ферниш (устн. сообщ., 2000 г.). К сожалению, его мнение не было учтено при публикации ревидированного издания “*Treatise ...*” (Furnish et al., 2009).

БИОГЕОГРАФИЯ POPANOCERATIDAE

Представители номинативного подсемейства известны практически со всех континентов, а памиропопаноцератиды — только из области Палеотетис (современные Тимор, Памир, Китай). Расхождение между этими ветвями началось в сакмарском веке. По-видимому, у части представителей *Propopanoceras* возникла способность к слиянию двух первых внутренних боковых лопастей, которая потом продолжилась в отдельной филогенетической

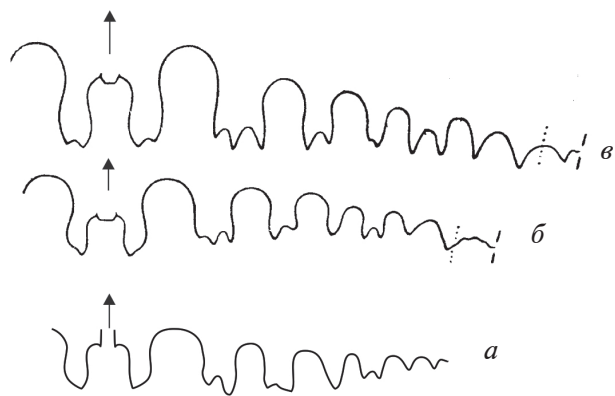


Рис. 3. Некоторые стадии онтогенеза лопастной линии *Propopanoceras simense* Ruzhencev: а — экз. ПИН, № 472/167 при $B = 3.7$ мм ($\times 10$), б — экз. ПИН, № 472/159 при $B = 5.0$ мм ($\times 10$), в — экз. ПИН, № 472/163 при $B = 11.2$ мм ($\times 5$) (б и в — по: Руженцев, 1951).

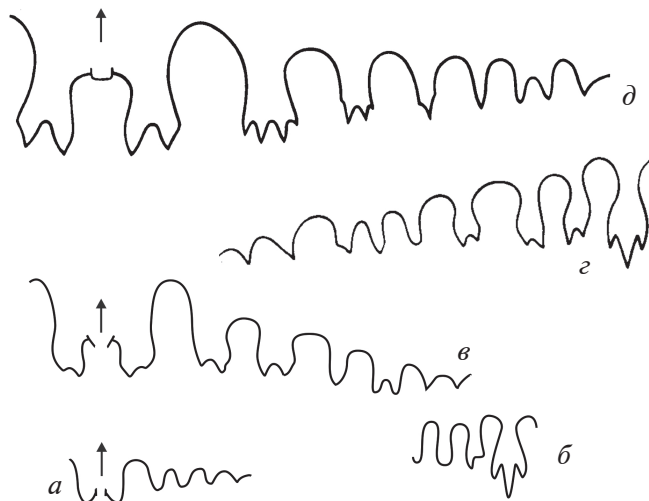


Рис. 4. Некоторые стадии онтогенеза лопастной линии *Pamiropopanoceras meridionalis* Leonova: а–в — экз. ПИН, № 3591/504: а — при $B = 2.7$ мм ($\times 10$), б — внутренняя часть при $B = 4.0$ мм ($\times 10$), в — при $B = 4.4$ мм ($\times 5$); з — экз. ПИН, № 3591/337, внутренняя часть при $B = 16.5$ мм ($\times 5$); д — экз. ПИН, № 3591/325 при $B = 14.1$ мм ($\times 5$) (з и д — по: Леонова, Дмитриев, 1989).

ветви *Popanoceratinae*. Вероятно, предковой формой этого подсемейства стал уральский *P. incallidum* Ruzhencev, обладающий значительной внутривидовой изменчивостью. Это единственный вид *Proporopoceras*, у которого двураздельной может быть и четвертая, и пятая лопасть (у *Popanoceras* пятая боковая лопасть двураздельная).

Возможный родоначальник подсемейства *Pamiroropanoceratinae* — *Proporopoceras boesei* (Haniel, 1915) описан из слоев Сомоголе о-ва Тимор (Smith, 1927). Дж. Смит указывает, что был найден всего один крупный экземпляр, весь последний оборот которого представлен жилой камерой, поэтому особенности лопастной линии неизвестны (Smith, 1927, с. 52). В слоях Битауни встречены представители двух параллельно существовавших родов: *Popanoceras hanieli* Smith, 1927 и *Pamiroropanoceras indoaustalicum* (Haniel, 1915). В вышележащих отложениях (слои Тае-Вей и Баслео) пока попаноцератид не найдено, и только в слоях Амарасси (граница кэпитена и вудзяпиня) обнаружен *Epitauroceras soewarnoi* Glenister et Furnish, 1988, терминальный член этого подсемейства. Нужно отметить, что на Памире и Дарвазе не было обнаружено ни одного экземпляра *Proporopoceras*. Этот факт может указывать на миграцию уже сформировавшихся памиропопаноцератин из Тиморского бассейна в позднеартинское время, но не исключена вероятность того, что он просто не был найден. Коллекции из сакмарских отложений гораздо беднее артинских и кунгурских. В кочусуйской и челапчинской свитах (возрастных аналогах слоев Битауни Тимора) параллельно присутствуют представители обоих родов: *Popanoceras toumanskayae* Leonova и *Pamiroropanoceras meridionale* Leonova, причем в количественном отношении представители *Pamiroropanoceras* на порядок превышают *Popanoceras* (Леонова, Дмитриев, 1989; Левен и др., 1992).

Находки попаноцератид известны из пермских отложений всех континентов, кроме Южной Америки (рис. 5). Вместе с тем, местонахождения их довольно редки и обычно не отличаются массовостью находок. Исключением является Южный Урал, где в сакмарских и артинских отложениях были произведены наиболее богатые сборы (более 150 экз. *Proporopoceras* и около 2500 экз. *Popanoceras*). Вторым по числу найденных попаноцератид можно назвать Памир, особенно его юго-восточную часть. Здесь в верхнеартинско — кунгурских отложениях собрано немногим более сотни попаноцератид (восемь

экз. *Popanoceras* и 110 экз. *Pamiroropanoceras*). В остальных местонахождениях их находки единичны: на о-ве Тимор описаны один экз. *Proporopoceras*, несколько экз. *Popanoceras* и 60–65 экз. *Pamiroropanoceras*; кроме этого, в амарассии (граница кэпитена и вудзяпиня) найден *Epitauroceras* [в описании указано три экз. из колл. Ун-та Айовы, плюс несколько экз. в Музее естественной истории в Лондоне (Glenister, Furnish, 1988)]. К сожалению, богатые коллекции аммоноидей, собранные на Тиморе большой группой исследователей (Charlton et al., 2002), монографически не изучены; до сих пор не опубликованы ни их описания, ни изображения, а определения сделаны на уровне начала прошлого века.

В Западной Австралии найдено всего два экз. *Proporopoceras ruzhencevi* Glenister et Furnish из формации Нупа-Нупа (*Nura-Nura*) (сакмара) и один экз. “*Popanoceras* sp.” в формации Кулкилия (проуд) (Glenister, Furnish, 1961). На территории США (Техас) известна одна сомнительная находка *Proporopoceras walcotti* (White) из формации Клайд (*Clyde Fm*) поздне-сакмарского возраста (Miller, Furnish, 1940). Родовая принадлежность этого образца не очень понятна, так как изображенная лопастная линия (Plummer, Scott, 1937, по White, 1889) отличается от характерной для этого рода. Возможно, лопастная линия изображена не вполне корректно. Кроме этого, в неопубликованной диссертации Р. Мойля (Moyle, 1963) имеется указание на находку *Proporopoceras postsimense* Ruzhencev в формации Ленокс Хиллс (*Lenox Hills Fm*) Техаса. Никаких современных данных по этому поводу не опубликовано. Попаноцератиды, описанные как *Popanoceras bowmani* (Böse) из формации Ворд (*Word*) Техаса (Miller, Furnish, 1940), в настоящее время рассматриваются в составе рода *Neoropanoceras*.

Кроме перечисленных, единичные находки представителей *Popanoceras* и *Pamiroropanoceras* плохой сохранности известны из верхов нижней перми Китая (Zhou, 2017), Японии (Ehiro, 2008) и Таиланда (Zhou, Liengjarern, 2004).

Имеющиеся данные позволяют предположить, что центр зарождения и дальнейшей диверсификации попаноцератид находился в Южноуральском бассейне. В сакмарском веке при наличии свободных морских связей с тетическими бассейнами некоторые представители *Proporopoceras* проникли туда и расселились в Тиморском и Западно-Австралийском бассейнах. Дальнейшая эволюция привела к возникновению двух ветвей

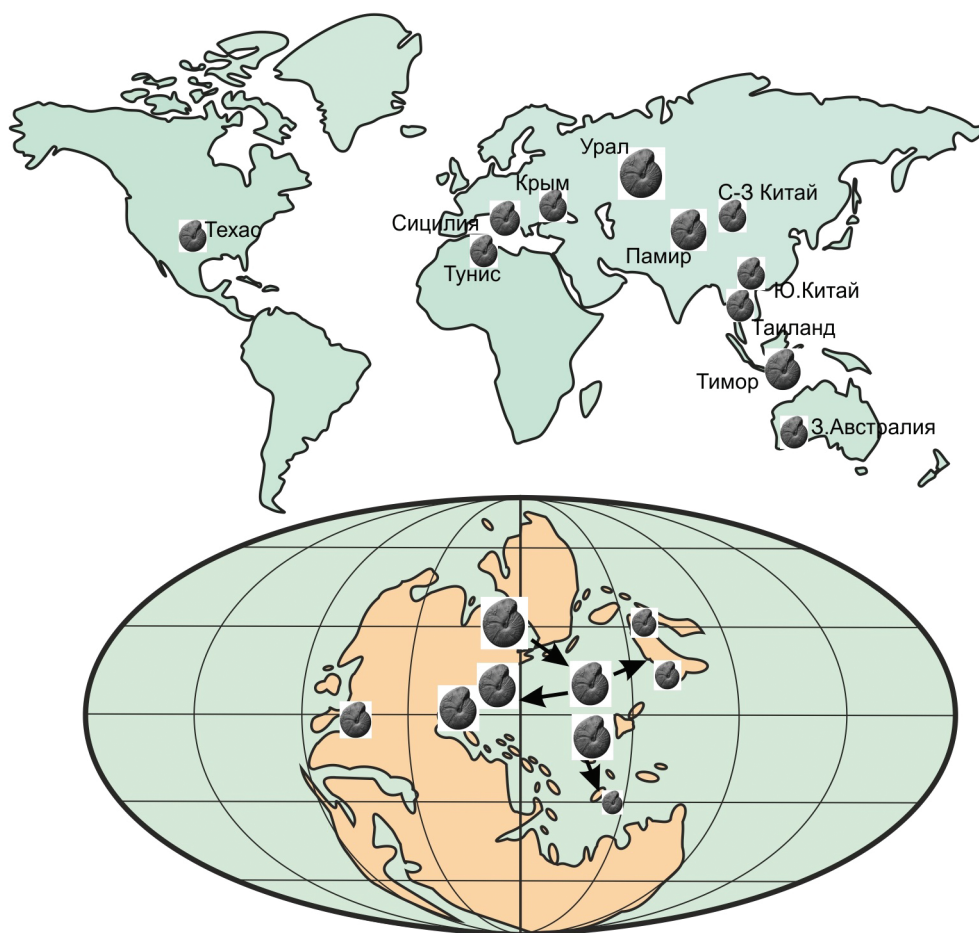


Рис. 5. Распространение попаноцератид в пермских бассейнах.

попаноцератин и памиропопаноцератин. Попаноцератины широко распространились по всему земному шару (современные Сицилия, Крым, Тунис, Ирак, Оман, Техас, Китай, Австралия?) и просуществовали до конца вурда (род *Неорораносерас*), а в кунгуре дали начало семейству *Mongoloceratidae* — первые представители этого семейства *Biarmiceras* Leonova, Kutugin et Shilovsky, 2005 известны из Верхоянского бассейна и Арктической Канады. Более поздние виды этого рода — из Волго-Уральского региона и Канады, их потомок *Mongoloceras* Ruzhencev, 1960 — из Монголии и Омана (Леонova и др., 2005). Плохо изученный род *Angrenoceras* Sheng, 1988 описан из кэпитенского яруса Тибета (Sheng, 1988). *Pamirororanceratinae* ограничены в своем распространении исключительно Тетической областью (Тимор, Памир, Китай), при этом время их существования продолжалось до начала поздней перми.

Таким образом, показано, что *Rorancera-toidea* Nyatt, как и все остальные надсемейства подотряда *Cyclolobina*, в своем происхождении

связано с семейством *Glaphyritidae* подотряда *Goniatitina*. Род *Tabantalites* совмещает признаки как семейства *Vidrioceratidae*, так и семейства *Roranceratidae*. В начале перми в сакмарском веке от разных видов рода *Prororanceras* произошли две ветви: подсемейства *Roranceratinae* и *Pamirororanceratinae*. Первое из них широко распространилось по бассейнам всего мира и дало начало новому семейству *Mongoloceratidae*, а второе было ограничено Тетической областью, в которой просуществовало очень долго — с начала артинского по начало вудзяпинского века, более 25 млн лет.

Приношу искреннюю благодарность всем коллегам, способствовавшим подготовке этой работы: М.С. Бойко за помощь в поисках материалов из старых коллекций, а также рецензентам, замечания которых позволили улучшить содержание и оформление статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка Российской академии наук.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы подтверждает отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрианов В.Н. Пермские и некоторые каменноугольные аммоноидеи Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука, 1985. 180 с.

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

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

Константинов А.Г. Первые находки пермских аммоноидей на острове Котельный // Стратигр. Геол. корреляция. 2001. Т. 9. № 1. С. 22–27.

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.

Леонова Т.Б. Ревизия пермского семейства аммоноидей Cyclolobidae // Палеонтол. журн. 2010. № 3. С. 23–30.

Леонова Т.Б. Ревизия позднепалеозойского семейства Vidrioceratidae Plummer et Scott (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2018. № 3. С. 13–24.

Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю. Раннепермские аммоноидеи Юго-Восточного Памира // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 235. 198 с.

Леонова Т.Б., Кутыгин Р.В., Шиловский О.П. Новые данные о составе и развитии пермского надсемейства Popanocerataceae (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2005. № 5. С. 20–29.

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

Руженцев В.Е. Опыт естественной систематики некоторых верхнепалеозойских аммонитов // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1940. Т. 11. Вып. 3. 134 с.

Руженцев В.Е. Верхнекаменноугольные аммониты Урала // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1950. Т. 29. 220 с.

Руженцев В.Е. Нижнепермские аммониты Южного Урала. 1. Аммониты сакмарского яруса // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1951. Т. 33. 188 с.

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

Руженцев В.Е. К вопросу о происхождении семейства Shumarditidae // Докл. АН СССР. 1955. Т. 103. № 6. С. 1107–1110.

Руженцев В.Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1960. Т. 83. 331 с.

Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Поздненамюрские аммоноидеи // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1978. Т. 167. 336 с.

Шевырев А.А. Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и основные проблемы. 3. Классификация бактритоидей и аммоноидей // Палеонтол. журн. 2006. № 2. С. 34–46.

Boardman D.R., Work D.M., Mapes R.H. Revision of the family Shumarditidae Plummer et Scott, 1937 // Biostratigraphy of Middle and Late Pennsylvanian (Desmoinesian-Virgilian) Ammonoids / Eds. Boardman D.R. et al. Lawrence, 1994. P. 48–56 (Bull. Kansas Geol. Surv. V. 232).

Carlton T.R., Barber A.J., Harris R.A. et al. The Permian of Timor: stratigraphy, paleontology and palaeogeography // J. Asian Earth Sci. 2002. V. 20. P. 719–774.

Ehiro M. Two genera of Popanoceratidae (Permian Ammonoidea) from the South Kitakami Belt, Northeast Japan, with a note on the age of the Takakurayama Formation in the Abukuma Massif // Bull. Tohoku Univ. Museum. 2008. V. 8. P. 1–8.

Furnish W.M., Glenister B.F., Kullmann J., Zhou Z. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt L. Mollusca 4. Revised, Vol. 2: Carboniferous and Permian Ammonoidea (Goniatitida and Prolecanitida) / Ed. Seldon P.A. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 2009. 258 p.

Glenister B.F., Furnish W.M. Patterns in stratigraphic distribution of Popanocerataceae, Permian ammonoids // Senckenb. Lethaea. 1988. Bd 69. № 1–2. P. 43–71.

Haniel C.A. Die Cephalopoden der Dyas von Timor // Paläontol. von Timor. 1915. Lfg. 3. Abh. 6. 153 s.

Leonova T.B. Permian Ammonoids: Classification and Phylogeny // Paleontol. J. 2002. V. 36. Suppl. 1. P. S1–S114.

Leonova T.B. Normal range and variation in the ontogeny of the Late Paleozoic ammonoid family Marathoniidae // Paleontol. J. 2016. V. 50. № 14. P. 1579–1586.

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

Miller A.K., Furnish W.M. Permian ammonoids of the Guadalupe Mountain region and adjacent areas // Spec. Pap. Geol. Soc. Amer. 1940. № 26. 242 p.

- Moyle R.W.* Ammonoids of Wolfcampian age from the Glass Mts. and contiguous area in West Texas. Ph.D. Thesis. Univ. of Iowa, 1963. 318 p.
- Nassichuk W.W.* Permian ammonoids and nautiloids, south-eastern Eagle Plaine, Yukon Territory // *J. Paleontol.* 1971. V. 45. № 4–6. P. 1001–1021.
- Plummer F.B., Scott G.* Upper Paleozoic ammonites in Texas // *The Geology of Texas*. Vol. 3. Austin, 1937. P. 1–516 (Bull. Texas Univ. № 2701).
- Sheng H.* Late Lower Permian ammonoids of Langcuo Formation from Angren district, South Xizang (Tibet) // *Prof. Pap. Xizang (Tibet) Palaeontol.* Beijing: Geol. Publ. House, 1988. P. 149–180.
- Smith J.P.* Permian ammonoids of Timor // *Jaarb. Mijnw. Nederl. Indie. Verh.* 1927. Bd 1. 58 p.
- Tharalson D.B.* Revision of the Early Permian ammonoid family Perrinitidae // *J. Paleontol.* 1984. V. 58. № 3. P. 804–833.
- White C.A.* On the Permian formation of Texas // *Amer. Natur.* 1889. V. 23. P. 109–128.
- Zhou Z.* Permian basinal ammonoid sequence in Nanpanjiang area of South China—possible overlap between basinal Guadalupian and platform-based Lopingian // *J. Paleontol.* 2017. V. 91. S74. 95 p.
- Zhou Z., Liengjarern M.* Lower Permian perrinitid ammonoids faunas from Thailand // *J. Paleontol.* 2004. V. 78. № 2. P. 317–339.

Early Phylogeny of the Permian superfamily Popanoceratoidea Hyatt (Ammonoidea)

T. B. Leonova

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

This paper discusses the origin of the superfamily Popanoceratoidea Hyatt, and substantiates the hypothesis that the suborder Cyclolobina (order Goniatitida) evolved from the family Glaphyritidae Ruzhencev et Bogoslovskaya. The genus *Tabantalites* Ruzhencev is proposed as an intermediate form between Vidrioceratidae Plummer et Scott and Popanoceratidae Hyatt. The early phylogeny of popanoceratids in the Early Permian is considered in detail (Protopopanoceras → Propopanoceras → Popanoceras, Pamiropopanoceras). Information on the biogeography of Popanoceratoidea is provided.

Keywords: Ammonoidea, Cyclolobina, Popanoceratidae, Glaphyritidae, origin, evolution, biogeography, Permian