

УДК 564.533:551.736.1(470.5)

О ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКОМ ПОДСЕМЕЙСТВЕ NEOPRONORITINAE WEYER (PRONORITIDAE, AMMONOIDEA)

© 2023 г. Т. Б. Леонова*

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

*e-mail: tleon@paleo.ru

Поступила в редакцию 29.03.2023 г.

После доработки 05.04.2023 г.

Принята к публикации 05.04.2023 г.

Рассмотрены современные взгляды на систему семейства Pronoritidae. Обсуждено деление семейства на два подсемейства, Pronoritinae и Neopronoritinae, предложенное Д. Вайером (Weyer, 1972), уточнен состав подсемейства Neopronoritinae и филогенетические связи внутри него. Предложено считать эндемичный род Shikhanites Ruzhencev пedomорфным представителем подсемейства Uddenitinae семейства Medlicottiidae Karpinsky. Проведена ревизия родов Neopronorites Ruzhencev и Sakmarites Ruzhencev, основным материалом для которой послужили виды этих родов из нижнепермских отложений карьера Шахтау. Из 16 видов, ранее относимых к роду Neopronorites, валидными признаны 12, 10 из них – раннепермские. К роду Sakmarites отнесено шесть видов, три из которых обнаружены в Шахтау.

Ключевые слова: Ammonoidea, Prolecanitida, Pronoritidae, Neopronoritinae, нижняя пермь, Урал, Башкортостан, Шахтау

DOI: 10.31857/S0031031X23060053, **EDN:** FAGFAJ

ВВЕДЕНИЕ

Семейство Pronoritidae Frech, 1901 выделено уже более ста лет назад и по ревизованной версии “Treatise ...” (Furnish et al., 2009) включает в себя 12 родов. Большая часть этих таксонов была установлена в первой половине прошлого века, и довольно долгое время состав семейства существенно не менялся. После выхода классической монографии В.Е. Руженцева (1949), обобщившего и систематизировавшего весь накопленный материал по восьми родам проноритид, в течение нескольких десятилетий никаких существенных изменений в классификации семейства не происходило. Почти без изменений она была принята в “Treatise ...” (Miller et al., 1957) – американские авторы включали в него шесть родов – и в “Основах палеонтологии” (Богословский и др., 1962) – девять родов, в монографии Т.Б. Леоновой (Леонова, 2002) – 12 родов. Нужно отметить, что все проноритиды обладают очень близкой формой раковины и похожими очертаниями лопастной линии. Вместе с этим, представители этой группы очень изменчивы в мелких деталях (число и зубчатость лопастей). Для того, чтобы уверенно различать их виды, а иногда и роды, необходимо изучить представительные выборки образцов, желательно из нескольких местонахождений.

СОСТАВ ПОДСЕМЕЙСТВА NEOPRONORITINAE WEYER, 1972

Предложение Д. Вайера (Weyer, 1972) о разделении семейства Pronoritidae на два подсемейства, Pronoritinae Frech, 1901 и Neopronoritinae Weyer, 1972, в свое время не получило отклика специалистов. Вероятно, это произошло потому, что оно было изложено очень кратко, всего в нескольких строчках в конце работы, посвященной, главным образом, биостратиграфии нижнего карбона по трилобитам и аммоноидеям. Трудно было ожидать, что, кроме рассмотрения указанных в названии проблем, в ней была предложена ревизованная система нескольких семейств аммоноидей: Prolecanitidae Hyatt, 1884, Prodromitidae Arthaber, 1911, Daraelitidae Tchernow, 1907 и Pronoritidae Frech, 1901. При делении семейства Pronoritidae Вайер использовал в качестве критерия строение дорсальной лопасти. Он включил в подсемейство Pronoritinae формы с нераздельной дорсальной лопастью и перечислил шесть родов, по его мнению, обладающих этим признаком, каменноугольных: Pronorites Mojsisovics, 1882; Megapronorites Ruzhencev, 1949; Stenopronorites Schindewolf, 1934; Uralopronorites Librovitch in Ruzhencev, 1949 и более молодых: Metapronorites Librovitch, 1938 (поздний карбон – ранняя пермь) и Parapronorites Gemmellaro, 1887 (средняя пермь).

Во второе подсемейство Вайер включил формы с двураздельной дорсальной лопастью; он считал, что таких родов всего два: *Neopronorites* Ruzhencev, 1936 и *Sakmarites* Ruzhencev, 1936. Род *Parapronorites* был отнесен к подсемейству *Pronoritinae* ошибочно, по-видимому, из-за неверного изображения внутреннего участка лопастной линии в монографии К. Ганиэля (Haniel, 1915, табл. XLVI (1), фиг. 11 — дорсальная лопасть прорисована пунктирной линией) и отсутствия в то время других изображений. В действительности *Parapronorites* имеет двураздельную дорсальную лопасть (Леонова, Дмитриев, 1989, с. 80, рис. 25в). В целом деление семейства проноритид на два подсемейства адекватно отражает не только соотношение морфологических особенностей, но и стратиграфическое распространение родов. Нужно отметить, что дорсальная лопасть является одной из самых консервативных структур в лопастной линии палеозойских аммоноидей и поэтому является надежным систематическим признаком. Представители номинативного подсемейства распространены, главным образом, в карбоне (за исключением единственного долгоживущего рода *Metapronorites* Librovitch, 1938, известного начиная со второй половины карбона и доживающего до сакмарского века; в самом начале перми существовало всего два–три вида). Неопроноритины, наоборот, в основном, существовали в пермскую эпоху: только два вида *Neopronorites* из 12 известны из терминальных слоев карбона, или оренбургского века Руженцева. Следующее после Вайера (Weyer, 1972) упоминание подсемейства *Neopronoritinae* появилось в литературе спустя более 30 лет без какого-либо обсуждения (Glenister et al., 2004). В ревизованном издании “*Treatise ...*” (Furnish et al., 2009) семейство *Pronoritidae* рассматривается в следующем составе: подсемейство *Pronoritinae* (*Pronorites* Mojsisovics, 1882; *Megapronorites* Ruzhencev, 1949; *Metapronorites* Librovitch, 1938; *Pseudopronorites* Nassichuk, 1975; *Stenopronorites* Schindewolf, 1934; *Tridendites* Schindewolf, 1934; *Uralopronorites* Librovitch in Ruzhencev, 1949) и подсемейство *Neopronoritinae* (*Neopronorites* Ruzhencev, 1949; *Paedopronorites* Glenister, Furnish et Zhou, 2004; *Parapronorites* Gemmellaro, 1887; *Sakmarites* Ruzhencev, 1936 и *Shikhanites* Ruzhencev, 1938). С такой трактовкой автор настоящей статьи лишь частично солидарен.

Наиболее важным моментом, с которым невозможно согласиться, является включение уральского ультра-эндемика *Shikhanites* в состав подсемейства *Neopronoritinae* (Furnish et al., 2009). Этот род, выделенный по единственному экземпляру неполной сохранности, найденному в ассельском ярусе шихана Тратау (Башкортостан), был описан Руженцевым (1938), а впоследствии помещен им (Руженцев, 1951) в отдельное семейство *Shikhanitidae* Ruzhencev, 1951. Как род,

так и семейство не были признаны зарубежными специалистами. В первом издании “*Treatise ...*” (Miller et al., 1957, с. L72) *Shikhanites* был обозначен как синоним рода *Neopronorites*. Самостоятельность этой формы в родовом ранге не вызывает сомнений, но выделение его в качестве отдельного семейства не представляется достаточно обоснованным. Главное затруднение состоит в том, что в наличии имеется лишь один небольшой фрагмент раковины (около 1/5 оборота), на котором можно хорошо видеть поперечное сечение оборота и лопастную линию на наружной стороне. Поверхность вентральной и боковых сторон в значительной степени эродирована, поэтому нет полной уверенности, что соответствующие лопасти в точности сохраняют свою первоначальную форму. Как показало внимательное изучение голотипа (ПИН, № 472/59), по общим очертаниям лопастная линия *Shikhanites* гораздо ближе к представителям подсемейства *Uddenitinae* Miller et Furnish, 1940, включающего в себя примитивных медликоттиид, особенно к роду *Daixites* Ruzhencev, чем к проноритидам. Род *Daixites* сначала считался позднекаменноугольным (Руженцев 1950), но позже несколько его видов было найдено в ассельском и сакмарском ярусах (Руженцев, 1952; Левен и др., 1992). Оба рода характеризуются наличием мелкой вентральной лопасти. В процессе эволюции представителей рода *Daixites* отмечена тенденция к укорочению вентральной лопасти (Руженцев, 1952, с. 49). Это хорошо видно у *D. attenuatus* Ruzhencev из верхнего асселя–нижней сакмары Актюбинской обл. Вторым признаком, сближающим *Shikhanites* с *Daixites*, является большая высота седла, расположенного между второй и третьей боковыми лопастями. Такое очертание бокового участка лопастной линии более характерно для *Daixites* (*D. antipovi* Ruzhencev), а не для неопроноритин (у всех неопроноритин самое высокое седло расположено между первой и второй лопастями). Кроме этого, форма поперечного сечения *Shikhanites* довольно близка к таковой *Daixites* (рис. 1). Отношения ширины к высоте (Ш/В) оборота при сопоставимых размерах раковины составляют: 0.46 у *Shikhanites singularis* Ruzhencev и 0.45 у *Daixites attenuatus*, это значительно меньшие величины, чем у неопроноритин (у *Neopronorites* Ш/В составляет от 0.56 до 0.68, а у *Sakmarites* — от 0.8 до 1.0). Руженцев (1952, с. 47) выявил тенденцию регрессивного развития внутри рода *Daixites* (ряд: *D. meglitzkyi* Ruzhencev из верхов гжельского яруса → *D. antipovi* из верхов гжельского — низов ассельского яруса → *D. attenuatus* из верхов ассельского — низов сакмарского яруса). Регресс выражается в уменьшении размеров раковины, увеличении ее ширины и упрощении лопастной линии. В эту схему хорошо вписывается и *Daixites* sp. Leonova из хориджской свиты

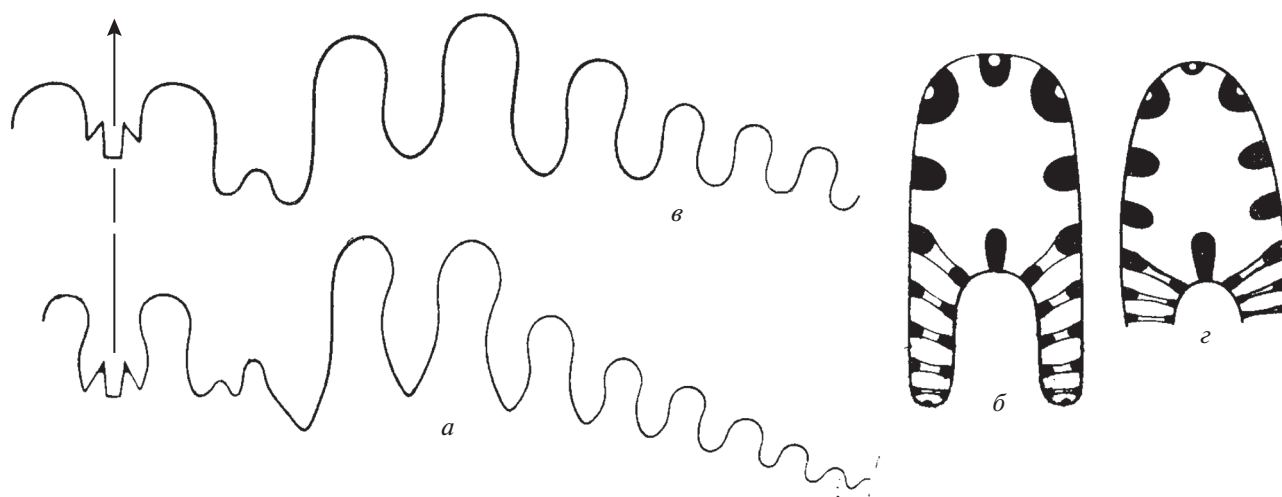


Рис. 1. Лопастные линии и поперечные сечения: а, б — *Daixites attenuatus* Ruzhencev, 1952; в, з — *Shikhanites singularis* Ruzhencev, 1938 (по: Руженцев, 1951, 1952).

(сакмарского яруса) Памира (Левен и др., 1992). Учитывая все перечисленные аргументы, а также характерную для многих ветвей медликоттиид модель пedomорфного развития (Леонова, 2019), можно предположить, что *Shikhanites* также является представителем такой группы. На этом основании предлагается рассматривать этот род в составе подсемейства *Uddenitinae* семейства *Medlicottiidae* Karpinsky, 1889 в качестве aberrантной пedomорфной формы.

Некоторые сомнения также вызывает включение рода *Paedopronorites* в состав подсемейства *Neopronoritinae*. Как следует из его названия, авторы считали его пedomорфным таксоном неопроноритин. Б. Гленистер и др. (Glenister et al., 2004) обосновывали такое заключение следующими факторами: “это самый молодой в геологическом плане представитель группы, охарактеризованный мелкими размерами раковины, упрощением лопастной линии и низкой численностью (the geologically youngest representative in the lineage, and characterized by small size, sutural simplification, and low abundance)” (Glenister et al., 2004, с. 1014). К сожалению, не был указан даже предположительно предковый род. В любом случае, *Paedopronorites* никак не может считаться прямым потомком ни *Neopronorites*, ни *Sakmarites*, возникшим в результате упрощения лопастной линии. У самого позднего кунгурского *Neopronorites*, также имеющего очень мелкие раковины, — *N. asianus* Leonova — на боковой стороне имеется всего шесть лопастей, причем только первая из них подразделена на две ветви, остальные пять — цельнокрайние и очень мелкие. У *Paedopronorites leonovae* Glenister, Furnish et Zhou на боковой стороне до умбиликального шва расположено девять лопастей, четыре из них — двураздельные (рис. 2).

В филогенезе *Neopronorites* нет таких стадий, которые были бы сравнимы с тиморским родом. *Sakmarites* представляет собой еще более упрощенную стадию неопроноритин с тремя, лишь иногда — с четырьмя лопастями на боковой стороне раковины, т.е. является ярко выраженным пedomорфным представителем неопроноритин. Подтвердить тезис о малом количестве (low abundance) тоже не удастся. Крупные ассельские *Neopronorites schucherti* Ruzhencev, 1938 и сакмарские *N. shinini* Ruzhencev, 1938 известны всего по семи экземплярам первый и по 11 — второй, а выборка тиморского вида составляет 18 экз. Связывать тиморский род с *Parapronorites* не позволяет совершенно иная морфология раковины и лопастной линии. Чтобы рассматривать *Paedopronorites* как конечный пedomорфный род подсемейства, необходимо установить для него предковые формы и исследовать онтогенез. По очертаниям лопастной линии этот род ближе к представителям плохо изученного карликового семейства *Sundaitidae* Ruzhencev, 1957. Но очень скудные данные по этой группе не позволяют сделать однозначных выводов. В первую очередь нужно на современном уровне изучить коллекции аммоноидей из перми ов-а Тимор, собранные в конце XX в. (Charlton et al., 2002).

Исходя из вышеизложенного, можно сделать вывод, что в составе подсемейства *Neopronoritinae* совершенно определенно могут рассматриваться всего три рода: *Neopronorites*, *Sakmarites* и исключительно тетический *Parapronorites*.

Относительно филогенеза подсемейства *Neopronoritinae* на основе имеющихся данных можно отметить следующее. Руженцев (1960) считал, что происхождение рода *Neopronorites* связано с каменноугольным *Metapronorites*. При этом он по-

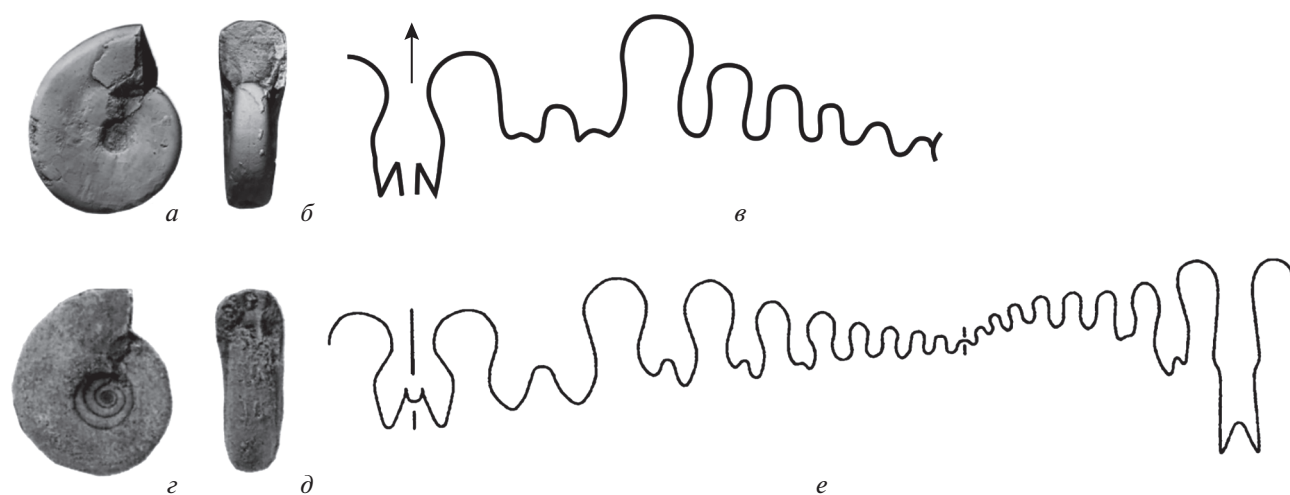


Рис. 2. Раковины и лопастные линии: а–в — *Nepronorites asianus* Leonova, 1989; г–е — *Paedopronorites leonovae* Glenister, Furnish et Zhou, 2004 (по: Леонова, Дмитриев, 1989; Glenister et al., 2004).

мещал *Parapronorites* в основной ряд проноритид: *Pronorites* → *Stenopronorites* → *Metapronorites* → *Parapronorites*, и отдельно в качестве одной из боковых ветвей: *Metapronorites* → *Neopronorites* → *Sakmarites*. Поскольку в настоящее время *Parapronorites* включен в подсемейство *Neopronoritinae*, мы предлагаем рассматривать этот филогенетический ряд несколько иначе: основной ствол *Metapronorites* → *Neopronorites* и далее разделение на две ветви: *Neopronorites* → *Parapronorites* и *Neopronorites* → *Sakmarites*. В первой из этих ветвей проявилась направленность к более сложной морфологии перегородки и увеличению размера раковины, а во второй, наоборот, преобладали тенденции пedomорфного развития, характерные для поздних *Neopronorites*. Таким образом, развитие подсемейства *Neopronoritinae* началось в конце карбона, а в начале перми (*Sakmarites* известен с ассельского века, а *Parapronorites* — с сакмарского) ключевой род дал две ветви с противоположными направлениями эволюции.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Материалом для настоящего исследования послужила коллекция неопроноритин, собранная из нижней перми Стерлитамакских шиханов (главным образом, Шахтау), насчитывающая 66 экз. До начала работ экспедиций А.В. Мазаева из этого района было известно всего 19 экз. неопроноритин (Руженцев, 1951). При подготовке первой статьи с описанием ассельско–сакмарских аммоноидей Шахтау (Leonova, 2020) в нашей коллекции имелось всего четыре экз. этих проноритид, три из них были отнесены к виду *Neopronorites tenuis* (Karpinsky, 1889) и один — к *Sakmarites postcarbonarius* (Karpinsky, 1874).

Сборы последних лет позволили увеличить коллекцию более чем в три раза. Сейчас общий список выглядит следующим образом: из ассельских карбонатов Тратау — *N. rotundus* (11 экз.) и *Sakmarites asaphus* (1 экз.) (Руженцев, 1951), из сакмарских известняков Шахтау — *N. tenuis* (10 экз.), *Sakmarites postcarbonarius* (2 экз.) и *S. asaphus* (2 экз.), в ассельско–сакмарских карбонатах Куштау и Шиханчика найдено по одному экз. *Sakmarites postcarbonarius*. В верхнеартинской части разреза Шахтау собраны: *N. permicus* (21 экз.) и *Sakmarites vulgaris* (19 экз.).

Под *Neopronorites* Ruzhencev, 1936

Типовым видом рода *Neopronorites* является *Parapronorites permicus* Tchernow, 1907 из артинского яруса Урала. По уточненным данным, род включает в себя два позднекаменноугольных и десять пермских видов. Из верхней части гжельского яруса на Южном Урале было описано два вида: *N. prior* Ruzhencev, 1949 и *N. carboniferous* Ruzhencev, 1949. Первый известен только по голотипу и двум дополнительным экземплярам плохой сохранности, условно относимым к этому виду (Руженцев, 1950, с. 64). Второй вид описан по более представительному материалу: 165 экз. найдено в самой верхней части жигулевского яруса и по всему оренбургскому ярусу Руженцева, т.е., оба вида известны с одного стратиграфического уровня и очень близки по форме раковины. Руженцев считал их основным различием более рассеченную лопастную линию и строение перегородки. Внимательно ознакомившись с фоновым материалом, мы пришли к выводу, что *N. prior* скорее является формой изменчивости *N. carboniferous*, чем самостоятельным видом. Зубчатость первой боковой и других лопастей не может счи-

Таблица 1. Основные параметры раковины раннепермских видов *Neopronorites* из Шахтая

Вид, экз. ПИН, №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
<i>N. tenuis</i> , 5615/36	—	28.3	18.0	—	—	—	—	0.64
<i>N. tenuis</i> , 5615/38	—	28.6	18.0	—	—	—	—	0.63
<i>N. tenuis</i> , 5615/25	58.6	32.2	19.8	8.5	0.55	0.34	0.14	0.62
<i>N. tenuis</i> , 5615/4	45.6	24.7	15.5	6.0	0.54	0.34	0.13	0.63
<i>N. tenuis</i> , 5615/35	—	22.6	14.0	—	—	—	—	0.62
<i>N. tenuis</i> , 5615/32	52.6	29.3	19.2	7.4	0.56	0.36	0.15	0.65
<i>N. tenuis</i> , 5615/33	33.6	18.2	12.0	4.1	0.54	0.36	0.12	0.66
<i>N. tenuis</i> , 5615/37	—	33.0	21.0	—	—	—	—	0.64
<i>N. tenuis</i> , 5615/44	75*	41.0	—	7.4	0.55	—	0.10	—
<i>N. tenuis</i> , 5615/45	56.0	29.2	19.0	7.1	0.52	0.34	0.13	0.65
<i>N. permicus</i> , 5615/53	40.0	21.5	15.8	5.3	0.54	0.40	0.13	0.74
<i>N. permicus</i> , 5615/52	26.4	14.0	10.4	4.1	0.53	0.39	0.15	0.74
<i>N. permicus</i> , 5615/51	18.0	9.5	7.2	3.4	0.53	0.40	0.19	0.76

таться надежным диагностическим признаком, как отмечал Руженцев (1950, с. 63), “У *Neopronorites* наблюдается беспорядочная, сильно варьирующая зазубренность”. С.В. Максимова (1938, с. 12, 13) выражала сомнения в стабильности строения перегородки, она указывала, что на образцах из ее коллекции не всегда повторялись связи внешних и внутренних лопасти, которые были описаны Руженцевым для одного и то же вида. Изученный нами материал также позволяет утверждать, что этот признак не является стабильным.

Второй каменноугольный вид — *N. boesei* (Smith) — описан из верхней части формации Гэптэнк штата Техас по небольшому образцу; отличается от уральского *N. carboniferous* более широким умбиликом (Smith, 1929).

В начале ранней перми (ассель—ранняя сакмара) неопронориты стали занимать более заметное место в сообществах аммоноидей. В уральских разрезах известны *N. rotundus* (Maximova, 1938) (ассельский ярус) и *N. schucherti* Ruzhencev, 1938 (верхняя часть ассельского яруса), отличающиеся более узкими оборотами. Ко второй группе, с более широкой раковиной, можно отнести многочисленных *N. tenuis* (Karpinsky, 1889) из ассельского и сакмарского ярусов, а также стерлитамакского *N. shinini* Ruzhencev, 1938, артинских *N. skvorzovi* (Tchernow, 1907) и *N. permicus* (Tchernow, 1907).

Кроме этого, на Памире известны *N. darvasicus* Leonova, 1988 из артинского (яхташского) яруса и *N. asianus* Leonova, 1988 из кунгурского (болорского) яруса, близкие *N. permicus* и представляющие собой последние звенья этого ряда (мелкие формы с упрощенной лопастной линией) (Леонова, Дмитриев, 1989; Левен и др., 1992).

Из сакмарского яруса Техаса (формация Вольфкэмп) описан *N. bakeri* Miller et Furnish, 1940, который отличается от уральских видов гораздо более широким умбиликом.

Кроме перечисленных видов, был описан *N. milleri* Ruzhencev, 1938 из тастубского подъяруса Урала. Этот образец был найден А.К. Миллером в ходе Уральской полевой экскурсии на р. Сим во время XVII Международного геологического конгресса 1937 г. (Руженцев, 1951). Первое, что нужно отметить, этот вид установлен по единственному экземпляру, который как “по общему очертанию лопастной линии”, как отмечал Руженцев (1951, с. 73), так и по параметрам раковины (экз. ПИН, № 472/20 при Д = 43 мм В/Д = 0.53, Ш/Д = 0.36, Ду/Д = 0.13) очень близок ко многим экземплярам *N. tenuis* (экз. ПИН, № 318/115 при Д = 46.6 мм В/Д = 0.55, Ш/Д = 0.36, Ду/Д = 0.12). Изученная коллекция *N. tenuis* показывает довольно широкое разнообразие как в соотношениях параметров раковины (табл. 1), так и в деталях очертания первой боковой лопасти. Данные по *N. milleri* вполне вписываются в границы изменчивости *N. tenuis*. Учитывая эти факты, мы предлагаем считать *N. milleri* младшим синонимом *N. tenuis*.

Еще один сакмарский вид, *N. praepermicus* (Karpinsky, 1874), описан очень неполно, голотип утерян и топотипов не найдено (Руженцев, 1951), на этом основании предлагается изъять его из списка валидных видов рода *Neopronorites*.

В отношении неопроноритов, найденных на Северо-Востоке России, трудно сказать что-либо определенное. За все время исследований с 60-х гг. прошлого века было найдено всего несколько экземпляров, но их сохранность не позволяет сделать однозначных выводов. Верхоянские формы

Таблица 2. Основные параметры раковины раннепермских видов *Neopronorites* с Урала (по: Руженцев, 1951, 1956)

Вид, экз. ПИН, №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
<i>N. rotundus</i> , 323/598	46.5	24.3	14.8	6.0	0.52	0.32	0.13	0.61
<i>N. rotundus</i> , 323/604	35.2	18.0	11.1	5.8	0.51	0.32	0.16	0.62
<i>N. schucherti</i> , 318/109	36.7	20.2	11.2	3.5	0.55	0.30	0.10	0.56
<i>N. tenuis</i> , 318/117	54.5	29.5	18.6	6.6	0.54	0.34	0.12	0.63
<i>N. tenuis</i> , 318/116	36.3	25.5	17.0	5.4	0.53	0.36	0.15	0.68
<i>N. milleri</i> , 318/119	43.0?	23.0	15.6	5.4	0.53	0.36	0.13	0.68
<i>N. shinini</i> , 318/180	41.4	22.2	15.7	5.0	0.54	0.38	0.12	0.71
<i>N. skvorzovi</i> , 317/136	51.5	28.0	18.0	6.0	0.55	0.35	0.12	0.64
<i>N. skvorzovi</i> , 317/349	30.5	16.0	11.1	4.6	0.52	0.36	0.15	0.69
<i>N. permicus</i> , 317/87	27.2	14.5	10.8	3.7	0.53	0.40	0.14	0.74
<i>N. permicus</i> , 317/92	21.7	11.6	8.6	3.2	0.53	0.40	0.15	0.74

N. aff. milleri и *N. aff. skvorzovi* (Андрианов, 1985) из-за очень плохой сохранности не могут быть отнесены ни к какому определенному виду. Единственным адекватно описанным видом можно назвать *Neopronorites tenkensis* Kutugin, 2015 из артинского яруса Приохотья (Kutugin, Biakov, 2015). К сожалению, этот вид также описан по материалу очень плохой сохранности. Остальные находки упоминаются как *Neopronorites* sp. в хоротыкской и нижней части эчийской свиты (ассель и сакмара) Верхоянья (Kutugin, 2006). Неопронориты Северо-Востока нуждаются в дополнительном изучении более качественного материала, только после этого можно решить вопрос об их видовой принадлежности и филогенетических связях.

Кроме перечисленных районов, есть указания на находки *Neopronorites*, описанных в открытой номенклатуре как *Neopronorites* sp., из ассельского яруса (формация Hare Fiord) Арктической Канады (Nassichuk, 1995) и из артинско-кунгурских отложений (формация Longyin) Южного Китая (Zhou, 1979). Эти данные могут быть использованы только для оценки географического распространения рода *Neopronorites*.

Из изложенного выше следует, что несомненно валидными являются 12 видов *Neopronorites*, из них два позднекаменноугольных и 10 раннепермских. Большая часть этих видов обитала, главным образом, в Уральском бассейне и в меньшей степени — Памирском, Северо-Американских и Североазиатских бассейнах.

Все представители рода характеризуются очень похожей формой раковины, это платиконы или субплатиконы с широкими боковыми сторонами и уплощенной вентральной, с умбиликом от узкого до средних размеров. Различия заключаются в большей или меньшей ширине раковины, умбилика и большей или меньшей округленности

вентральной стороны. Максимова (1938) даже выделяла род *Eipronorites*, который отличался от *Neopronorites* более узкими и высокими оборотами и округлой вентральной стороной. Впоследствии Максимова (1948) сама признала *Eipronorites* младшим синонимом *Neopronorites*. Руженцев (1949) показал, что между этими «родами» существуют плавные переходы, и различия могут рассматриваться только на видовом уровне. Виды неопроноритов формируют две ветви, по-видимому, связанные генетически. Узкораковинные: *N. carboniferous*, *N. rotundus*, *N. schucherti* ($Ш/В = 0.56–0.61$), и с более широкой раковинной: *N. boesei*, *N. bakeri*, *N. tenuis*, *N. shinini*, *N. skvorzovi*, *N. permicus*, *N. darvasicus*, *N. asianus* ($Ш/В = 0.63–0.75$). Но, как уже было отмечено выше, резких переходов между этими двумя группами нет. Как показывают данные измерений, *N. tenuis* и *N. rotundus* часто бывают близки по этим параметрам (табл. 2). Руженцев (1951) указывает следующие различия между *N. rotundus* и *N. tenuis*: более широкие обороты у *N. tenuis*, а у *N. rotundus* в целом неширокие приостренные ветви вентральной лопасти (с зубчиками или без), также иногда наблюдаются пять, а не шесть лопастей на боковой стороне.

Все указанные виды были детально описаны ранее (Руженцев, 1938, 1951, 1956; Максимова, 1938; Leonova, 2020). Поэтому здесь мы приводим таблицы измерений *N. tenuis* и *N. permicus* из карьера Шахтау (табл. 1), а для сравнения — данные по другим уральским видам *Neopronorites* (табл. 2) при сопоставимых размерах раковины. Кроме этого, представляем рисунки лопастных линий неопроноритов Шахтау, которые демонстрируют изменчивость мелких элементов, главным образом, зазубренности первых лопастей на боковой стороне. На некоторых экземплярах наблюдается разное число зубчиков на ветвях пер-

вой боковой лопасти на разных сторонах раковины в пределах одной лопастной линии (рис. 3). Изображения раковин *Neopronorites* из изученной коллекции приводятся на фототаблицах (табл. III, IV).

Род *Sakmarites* Ruzhencev, 1936

Второй род подсемейства, *Sakmarites*, известен практически только на Урале. Единственная находка за пределами этого региона описана Ганиэлем из слоев Битауни о-ва Тимор, это экземпляр диаметром 11 мм с очень широкой эволютной раковинной и тремя лопастями на боковой стороне (Haniel, 1915). По-видимому, именно узким географическим распространением *Sakmarites* можно объяснить длительное непризнание его самостоятельности американскими палеонтологами (Miller, Furnish, 1940). Несомненно, что он произошел непосредственно от *Neopronorites*. Самым древним видом рода *Sakmarites* считается *S. asaphus* из верхов ассельского яруса шихана Тратау. В течение нескольких десятков лет этот вид относили к неопроноритам (Руженцев, 1949), поскольку он обладает признаками, которые можно считать промежуточными между двумя родами. Ширина его оборотов не превышает их высоты, а на боковой стороне расположено четыре лопасти. Сложность в том, что до настоящего времени не было найдено ни одного дополнительного экземпляра *S. asaphus*, кроме обнаруженного Н.П. Герасимовым (1937) и описанного Руженцевым (1938) в качестве голотипа *Neopronorites asaphus*. Впоследствии Руженцев (1951) отнес его к роду *Sakmarites*. До сих пор голотип *S. asaphus* остается единственным экземпляром, достоверно принадлежащим этому виду. Основное отличие его от второго вида, достаточно часто встречающегося в сакмарских отложениях — значительно меньшая относительная ширина оборота (см. табл. 3).

Кроме указанного вида, к роду *Sakmarites* относятся еще четыре раннепермских уральских вида: типовый вид *Pronorites postcarbonarius* var. *vulgaris* Karpinsky, 1889 (*S. vulgaris*) из артинского яруса Урала; *S. postcarbonarius* (Karpinsky, 1874) из сакмарского яруса и два вида из верхней части сакмарского яруса: *S. inflatus* Ruzhencev, 1951 и *S. ajdaralense* Ruzhencev, 1951. Единственный вид, известный за пределами Урала — *S. hanieli* Ruzhencev, 1949 из кунгурского яруса (слои Битауни) о-ва Тимор.

В карьере Шахтау и его окрестностях (Шиханчик, Куштау) было обнаружено несколько экземпляров наиболее массовых и хорошо изученных видов: *S. postcarbonarius* из ассельско-сакмарской части разреза и *S. vulgaris* из верхнеартинского подъяруса. Кроме этого, в изученной коллекции из пяти экземпляров ассельско-сакмарских *Sakmarites* три безусловно относятся к *S. postcarbonarius*, так

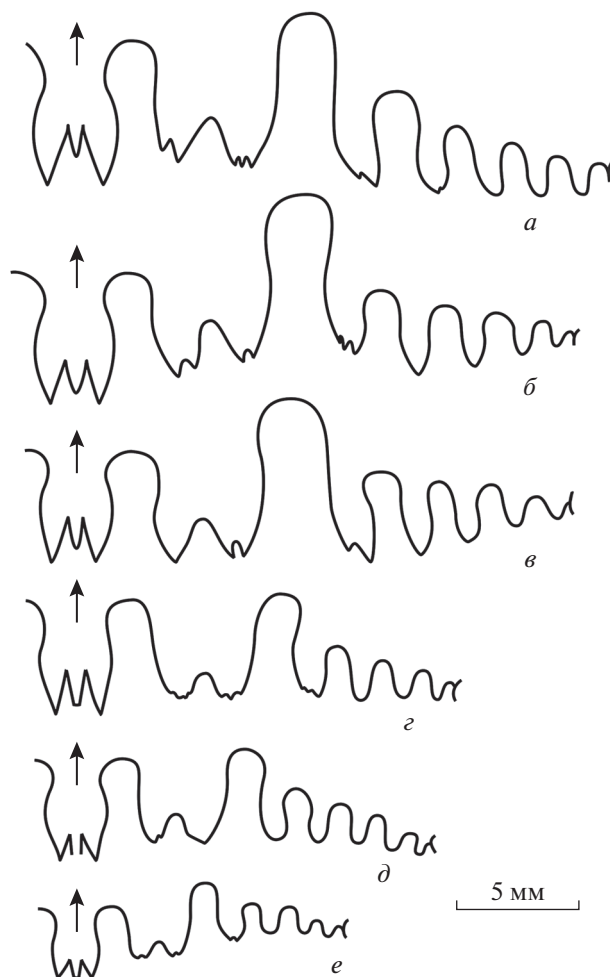


Рис. 3. Лопастные линии *Neopronorites*: а–е — *N. tenuis* (Karpinsky, 1889): а — экз. ПИН, № 5615/32 при $B = 19$ мм; б — экз. ПИН, № 5615/35 при $B = 17.6$ мм; в — экз. ПИН, № 5615/4 при $B = 23.3$ мм; сакмарский ярус, тастубский горизонт; г–е — *N. permicus* (Tchernow, 1907): г — экз. ПИН, № 5615/52 при $B = 13$ мм; д — экз. ПИН, № 5615/53 при $B = 12$ мм; е — экз. ПИН, № 5615/51 при $B = 8.8$ мм; артинский ярус, байгенджинский горизонт; все из карьера Шахтау, Башкортостан.

как имеют очень широкие и низкие обороты, а отношение $Ш/В$ значительно превышает единицу (№№ 5615/20, 40, 41). Как хорошо видно из табл. 3, два экземпляра (№№ 5615/42 и 43) характеризуются заметно меньшей относительной шириной оборота. Относительная ширина оборота этих форм несколько больше, чем у голотипа *S. asaphus* — 0.97 против 0.85 при близких размерах. Вместе с этим, обсуждаемые формы четко отличаются от *S. postcarbonarius* меньшей относительной шириной и на взрослых, и на молодых оборотах (см. табл. 3). У маленького экземпляра при $D = 11.6$ мм, $Ш/В = 1.04$, в то время как у *S. postcarbonarius* при $D = 14.4$ и даже при $D = 17.6$ мм это соотношение значительно больше,

Таблица 3. Основные параметры раковины ассельско–сакмарских видов *Sakmarites* (* обозначены данные по: Руженцев, 1951)

Вид, экз. ПИН, №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
<i>S. postcarbonarius</i> , 5615/41	22.7	11.0	11.7	4.7	0.48	0.52	0.21	1.06
	17.6	8.3	9.5	3.8	0.47	0.54	0.22	1.14
<i>S. postcarbonarius</i> , 5615/20	21.4	10.2	10.7	4.0	0.48	0.50	0.19	1.05
	15.5	6.8	7.9	3.7	0.44	0.51	0.24	1.16
<i>S. postcarbonarius</i> , 5615/40	19.1	9.2	9.8	4.6	0.48	0.51	0.24	1.07
	14.5	6.5	7.7	3.8	0.45	0.53	0.26	1.18
<i>S. aff. asaphus</i> 5615/42 5615/43	19.2	9.2	8.9	3.6	0.48	0.46	0.19	0.97
	11.6	5.6	5.8	2.8	0.48	0.50	0.24	1.04
<i>S. vulgaris</i> 5615/15	15.0	6.9	8.1	3.3	0.46	0.54	0.22	1.17
<i>S. vulgaris</i> 5615/54	11.5	5.4	5.9	2.9	0.47	0.51	0.25	1.09
<i>S. vulgaris</i> 5615/55	9.6	3.7	4.9	2.5	0.39	0.51	0.26	1.32
<i>S. asaphus</i> 472/21*	22.0	10.7	8.8	4.6	0.49	0.40	0.21	0.82
	19.0	9.4	8.0	4.3	0.49	0.42	0.23	0.85
<i>S. postcarbonarius</i> 472/37* 590/162*	17.4	8.6	9.0	3.0	0.49	0.52	0.17	1.05
	16.5	7.9	8.6	2.8	0.48	0.52	0.17	1.09
<i>S. ajdaralensis</i> 318/711*	15.4	7.3	6.7	3.3	0.47	0.44	0.21	0.92
<i>S. vulgaris</i> 317/1010* р. Белая	14.8	7.4	7.7	3.0	0.50	0.52	0.20	1.04
<i>S. vulgaris</i> 317/400* Жиль-Тау	14.2	6.4	7.5	4.0	0.45	0.53	0.28	1.17
<i>S. vulgaris</i> 317/1011* р. Белгушка	12.0	5.6	6.4	2.6	0.47	0.53	0.22	1.14

1.18 и 1.14, соответственно. Поскольку материал очень скудный, а для сравнения имеется лишь один голотип, на этом этапе исследования мы определяем эти формы как *S. aff. asaphus*.

Ниже приводятся данные по измерениям раковин *Sakmarites* из изученной коллекции № 5615, для сравнения даны параметры раковин этого рода из коллекций Руженцева (1951) с Южного Урала (табл. 3). Кроме этого, представлены рисунки лопастных линий видов *Sakmarites* из изученной коллекции (рис. 4) и фотографии раковин (табл. IV).

Руженцев (1956) на основании изучения огромного материала по *S. vulgaris* (в его коллекциях насчитывалось более 1000 экз. этого вида)

показал, что экземпляры из разных местонахождений отличаются относительной шириной не только в зависимости от онтогенетической стадии раковины, но и от конкретной выборки. При одном и том же диаметре раковины около 15 мм, соотношение ширины и высоты оборота колеблется от 0.99 до 1.17 (Руженцев, 1956, с. 93). Но в любом случае, это соотношение уменьшается с ростом раковины, т.е., постепенно раковина более увеличивается в высоту, чем в ширину. В нашем материале наблюдается та же тенденция. При сравнении с другими местонахождениями Южного Урала выяснилось, что по основным параметрам раковины *S. vulgaris* из Шахтау наиболее близки к *S. vulgaris* из местонахождения с г. Жиль-Тау (см. табл. 3).

Объяснение к таблице III

Для всех фигур: а — с вентральной стороны, б — сбоку, в — с устья.

Фиг. 1–4. *Neopronorites tenuis* (Karpinsky, 1889): 1 — экз. ПИН, № 5615/4; 2 — экз. ПИН, № 5615/32; 3 — экз. ПИН, № 5615/25; 4 — экз. ПИН, № 5615/33; Башкортостан, карьер Шахтау; пограничные ассельско–сакмарские рифовые известняки.

Фиг. 5–8. *Neopronorites permicus* (Tchernow, 1907): 5 — экз. ПИН, № 5615/53; 6 — экз. ПИН, № 5615/57; 7 — экз. ПИН, № 5615/52; 8 — экз. ПИН, № 5615/51; Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинский подъярус.

Таблица III

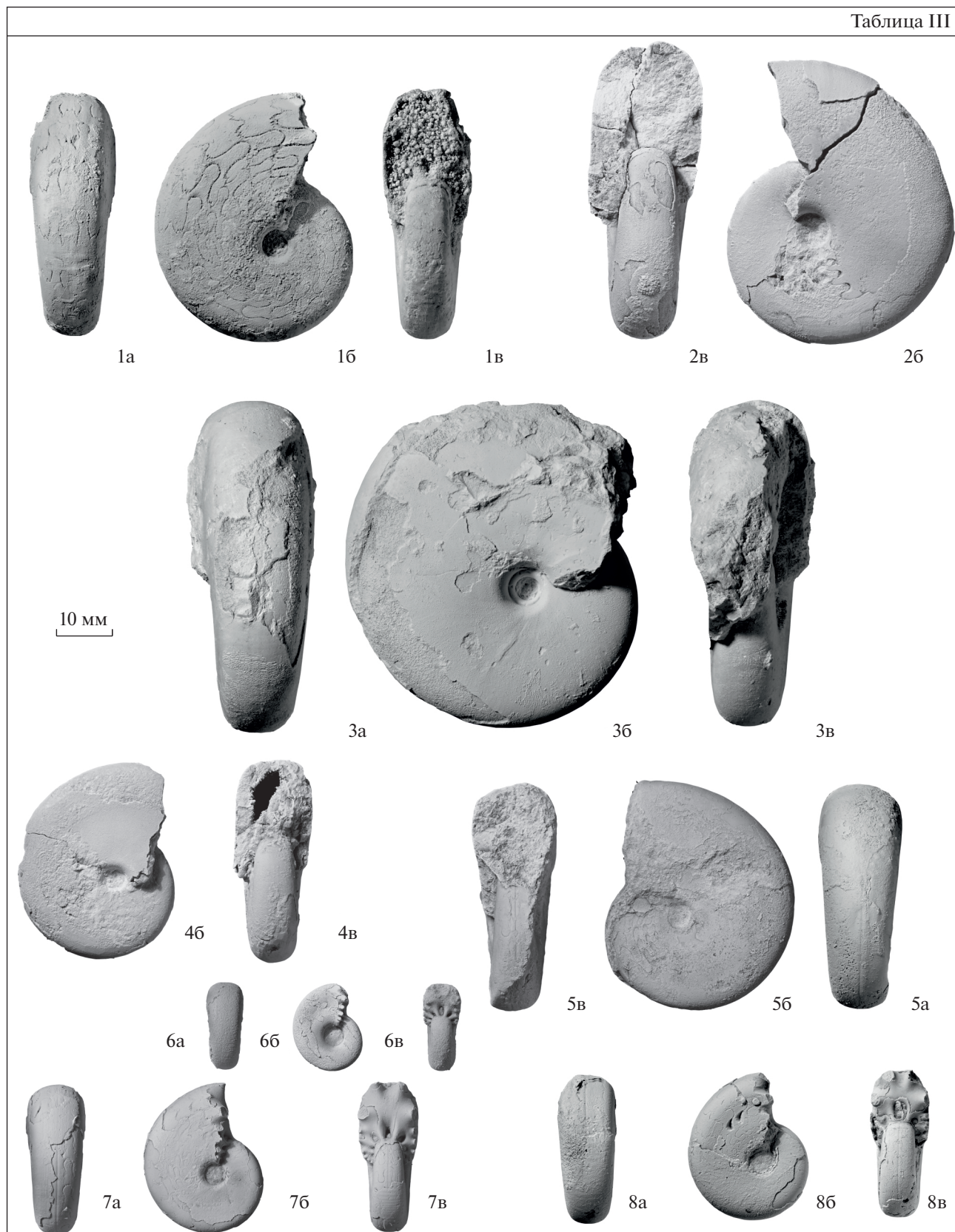
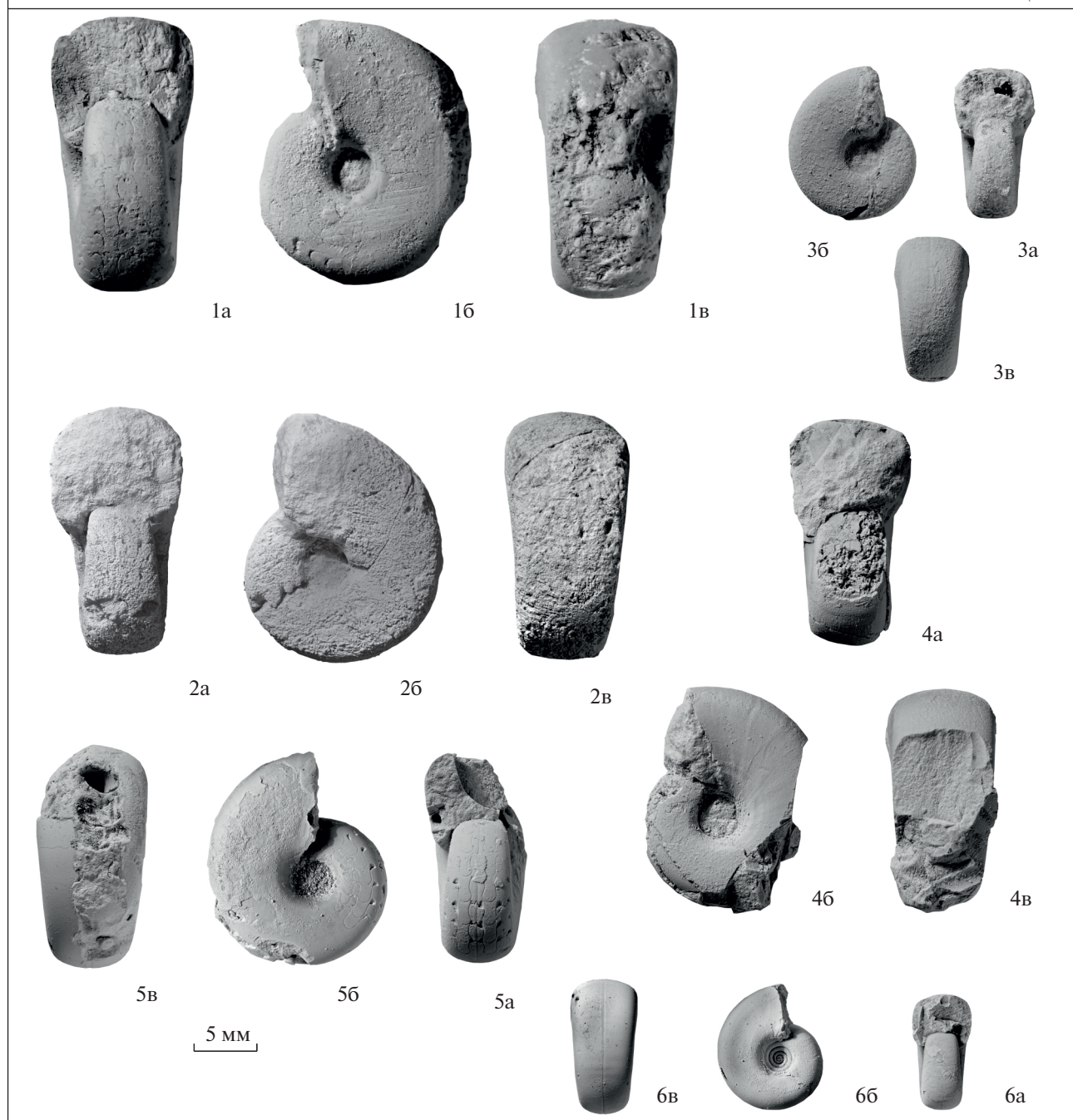


Таблица IV



Объяснение к таблице IV

Для всех фигур: а — с устья, б — сбоку, в — с вентральной стороны.

Фиг. 1, 2. *Sakmarites postcarbonarius* (Karpinsky, 1874): 1 — экз. ПИН, № 5615/20; Башкортостан, карьер Шахтау; пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки; 2 — экз. ПИН, № 5615/40; Башкортостан, шихан Куштау; пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки.

Фиг. 3. *Sakmarites aff. asaphus* (Ruzhencev, 1938), экз. ПИН, № 5615/43; Башкортостан, карьер Шахтау; пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки.

Фиг. 4–6. *Sakmarites vulgaris* (Karpinsky, 1889): 4 — экз. ПИН, № 5615/46; 5 — экз. ПИН, № 5615/54; 6 — экз. ПИН, № 5615/55; Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинский подъярус.

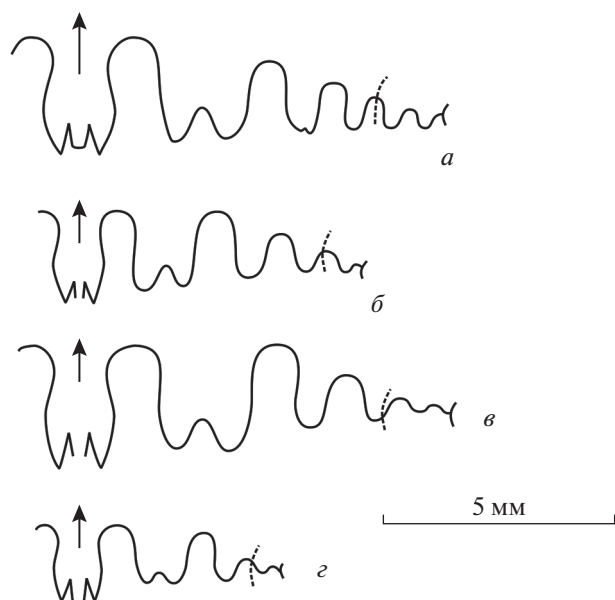


Рис. 4. Лопастные линии *Sakmarites*: *a* — *S. postcarbonarius* (Karpinsky, 1874), экз. ПИН, № 5615/20 при $B = 6.6$ мм, ассельско-сакмарские известняки, шихан Шиханчик; *б* — *S. aff. asaphus* (Ruzhencev, 1938), экз. ПИН, № 5615/43 при $B = 4.5$ мм; пограничные ассельско-сакмарские известняки, карьер Шахтау; *в, г* — *S. vulgaris* (Karpinsky, 1889): *в* — экз. ПИН, № 5615/54 при $B = 5.3$ мм; *г* — экз. ПИН, № 5615/50 при $B = 4.2$ мм; артинский ярус, байгенджинский горизонт; карьер Шахтау, Башкортостан.

ВЫВОДЫ

Исследование неопроноритин из Стерлитамакских шиханов показало, что в состав этого подсемейства, безусловно, входят три рода: *Neopronorites*, *Sakmarites* и *Parapronorites*. От рода *Neopronorites* произошли две ветви с противоположными тенденциями развития: ортогенетическая (*Parapronorites*) и пedomорфная (*Sakmarites*). Род *Shikhanites* нужно рассматривать в составе подсемейства *Uddenitinae* семейства *Medlicottiidae*. В состав рода *Neopronorites* входят 12 видов, которые обладают сильной изменчивостью многих признаков. Самые молодые виды *Neopronorites* и все виды *Sakmarites* представлены мелкими формами с упрощенной лопастной линией и являются терминальными пedomорфными представителями одной из ветвей неопроноритин.

Автор статьи приносит искреннюю благодарность А.В. Мазаеву, организатору работ на карьере Шахтау, а также сотрудникам лаб. моллюсков Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН: М.С. Бойко, А.Ю. Шедухину и С.Е. Вдовиченко, чьими усилиями была собрана коллекция раннепермских аммоноидей. Кроме

этого, А.Ю. Шедухин сфотографировал материал. Я очень признательна С.В. Николаевой и В.В. Митта за замечания и предложения, позволившие улучшить качество статьи.

Статья подготовлена при финансовой поддержке гранта РНФ, проект № 22-24-00099 “Эволюция сообществ моллюсков раннепермского рифа Шахтау”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреанов В.Н. Пермские и некоторые каменноугольные аммоноидеи Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука, 1985. 180 с.
- Богословский Б.И., Либрович Л.С., Руженцев В.Е. Надотряд Аммоноидеа. Описательная часть // Основы палеонтологии. Моллюски-головonoгие I. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 334–409.
- Герасимов Н.П. Уральский отдел пермской системы // Уч. записки Казан. гос. ун-та. 1937. Т. 97. Кн. 3–4. Геология. Вып. 8–9. С. 3–68.
- Левен Э.Я., Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю. Пермь Дарваз-Заалайской зоны Памира: фузулины, аммоноидеи, стратиграфия // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 1992. Т. 253. 203 с.
- Леонова Т.Б. Классификация позднепалеозойского семейства *Medlicottiidae* Karpinsky, 1889 (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2019. № 4. С. 31–42.
- Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю. Раннепермские аммоноидеи Юго-Восточного Памира // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 235. 198 с.
- Максимова С.В. О некоторых представителях семейства *Pronoritidae* // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1938. Т. 9. Вып. 1. С. 1–44.
- Максимова С.В. Аммониты из нижней части швагериновых слоев р. Юрезани // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1948. Т. 14. Вып. 4. С. 1–42.
- Руженцев В.Е. Аммоидеи сакмарского яруса и их стратиграфическое значение // Пробл. палеонтол. 1938. Т. 4. С. 187–285.
- Руженцев В.Е. Систематика и эволюция семейств *Pronoritidae* Frech и *Medlicottiidae* Karpinsky // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1949. Т. 19. С. 1–206.
- 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. С. 1–188.
- Руженцев В.Е. Биостратиграфия сакмарского яруса в Актыбинской области Казахской ССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1952. Т. 42. 85 с.
- Руженцев В.Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1960. Т. 83. 331 с.
- Charlton T.R., Barber A.J., Harris R.A. et al. The Permian of Timor: stratigraphy, paleontology and palaeogeography // J. Asian Earth Sci. 2002. № 20. P. 719–774.
- 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 (Goni-

atitida and Prolecanitida) / Ed. Seldon P.A. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 2009. P. 1–258.

Glenister B.F., Furnish W.M., Zhou Z. Paedopronorites, a new Upper Permian (Wuchiapingian) ammonoid from Indonesia (Timor) // J. Paleontol. 2004. V. 78. № 5. P. 1014–1015.

Haniel C.A. Die Cephalopoden der Dyas von Timor // Paläontol. von Timor. 1915. Lfg. 3. Abh. 6. S. 1–153.

Kutygin R.V. Permian ammonoid associations of the Verkhotyansk Region, Northeast Russia // J. Asian Earth Sci. 2006. V. 26. № 3–4. P. 243–257.

Kutygin R.V., Biakov A.S. Permian Ammonoids of the Okhotsk Region, Northeast Asia // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 12. P. 1275–1281.

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

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. P. 1–242.

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.

Nassichuk W.W. Permian ammonoids in the arctic regions of the World // The Permian of Northern Pangea / Eds. Scholle P.A., Peryt T.M., Ulmer-Scholle D.S. Berlin: Springer-Verlag, 1995. P. 210–235.

Smith J.P. The transitional Permian ammonoid fauna of Texas // Amer. J. Sci. 1929. 5 ser. V. 17. P. 63–80.

Weyer D. Trilobiten und Ammonoiten aus der *Entogonites nasutus*-Zone (Unterkarbon) des Büchberg-Sattels (Elbingeröder Komplex, Harz) (Teil 2) // Geologie. 1972. V. 21. № 3. P. 318–349.

Zhou Z. Distribution of the Early Permian Pseudohalorites-fauna (Cephalopoda) in Hunan with notes on some new genera // Acta Palaeontol. Sin. 1979. V. 18. № 4. P. 383–394.

On the Late Paleozoic Subfamily Neopronoritinae Weyer (Pronoritidae, Ammonoidea)

T. B. Leonova

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

Modern views on the systematics of Pronoritidae are considered. The division of the family into two subfamilies, Pronoritinae and Neopronoritinae, proposed by Weyer (1972) is discussed, the composition and the phylogenetic relationships of Neopronoritinae are clarified. The endemic genus *Shikhanites* Ruzhencev is proposed to be a pedomorphic member of the subfamily Uddenitinae (family Medlicottiidae Karpinsky). The genera *Neopronorites* Ruzhencev and *Sakmarites* Ruzhencev were revised, based mainly on species of these genera from the Early Permian of the Shakhtau quarry (Bashkortostan). Of the 15 species previously assigned to the genus *Neopronorites*, 12 are recognized as valid, ten of them are Early Permian. The genus *Sakmarites* includes six species, three of which were found in Shakhtau.

Keywords: Ammonoidea, Prolecanitida, Pronoritidae, Neopronoritinae, Lower Permian, Urals, Bashkortostan, Shakhtau