

РАЗВИТИЕ РОДА *NEOSTREPTOGNATHODUS* (КОНОДОНТЫ) В РАННЕЙ ПЕРМИ НА УРАЛЕ

В.В. Черных

Если бы Д. Кларк имел в 1972 году достаточное количество данных по развитию представителей рода, выделенному и названному им *Neostreptognathodus*, то, вероятно, он назвал бы его «*Neosweetognathus*». Филоморфогенетическая близость свитогнатид и неострептогнатодид не вызывает в настоящее время каких-либо сомнений. На протяжении артинского века отдельные виды рода *Sweetognathus* неоднократно предпринимали попытки перестроить свою морфологию таким образом, чтобы у систематиков появились веские основания относить их к роду *Neostreptognathodus*. Для этого им требовалось совсем немного – приобрести срединный желоб, который бы полностью разделил карину и каринальные зубцы на два зеркально симметричных элемента – внутренний и внешний парапеты.

Впервые такая попытка была предпринята уже в раннеартинское время видом *Sweetognathus gravis* Chern. У этого вида присутствует явно выраженный срединный желоб, который разделил большинство каринальных зубцов. Однако последний (а иногда и первый) каринальные зубцы сохранили свою целостность, поэтому приходится отнести таких конодонтов к свитогнатидам.

Второй аналогичной попыткой следует считать появление в иргинское время вида *Sweetognathus clarki* (Kozur), у которого также присутствовал отчетливый срединный желоб, разделяющий каринальные зубцы на парные элементы, но, как и у *Sw. gravis* Chern., часть зубцов осталась неподразделенной.

Сравнивая ранне- и позднеиргинских представителей *Sw. clarki* (Kozur), можно заметить, что по мере продвижения вверх по разрезу артинских отложений, у них отчетливо проявляется тенденция к сокращению числа неподразделенных срединным желобом зубцов. Повидимому, именно этот вид следует считать

непосредственной предтечей появления первых настоящих неострептогнатодусов.

Само это событие связано с саргинским временем, когда возник вид *Neostreptognathodus pequopensis* Behnken, которого мы считаем первым неострептогнатодусом на Урале. С этим видом, который просуществовал на Урале, по крайней мере, до конца нижней перми, связано все разнообразие более поздних неострептогнатодид. Большинство известных в настоящее время нижнепермских видов этой группы является вариациями морфотипа «*pequopensis*».

Саргинские представители вида *Neostreptognathodus pequopensis* Behnken характеризуются относительно узкой кариной, сохраняющей примерно одинаковую ширину на всем протяжении и состоящей из переднего непарного и последующих многочисленных парных зубцов (до 10 пар). Они имеют вид бугорков, стоящих более или менее вертикально и несущих на поверхности пустулезную орнаментацию, как и их свитогнатусовые предки.

В саранинское время кунгурского века представители этого вида становятся более изящными за счет уменьшения размеров каринальных зубцов и приобретения удлиненно-овальной карины, постепенно сужающейся к переднему и заднему концам. Подавляющее большинство форм имеет первый и последний зубцы непарные в виде маленького бугорка.

Однако именно в саранинское время *N. pequopensis* Behnken дал целый ряд дериватов, часть которых имела очень недолгое существование. Таков, например, вид *N. kamajensis* Chern., карина которого отличается от карины *N. pequopensis* Behnken только меньшим количеством и особенностями строения зубцов, имеющих у *N. kamajensis* Chern. серповидное поперечное сечение и обращенных вогнутой стороной к срединному желобу. Сама карина

заканчивается у этого вида, заметно не достигая заднего края базальной чаши, что является его дополнительным отличием от *N. pequiopensis* Behnken.

В раннем же кунгуре ясно обозначилось стремление представителей вида *N. pequiopensis* Behnken к редукции передних зубцов парапетов, что привело к появлению нового морфотипа, который был выделен на уральском материале немецким конодонтологом Х. Коцуром и назван *Neostreptognathodus pnevi*. Процесс редукции передних каринальных зубцов затрагивал вначале зубцы преимущественно на одном из парапетов, а затем в него включались передние зубцы и другого парапета. В конечном счете, наиболее эволюционно продвинутые формы теряли примерно равное количество передних зубцов, и на их месте оставалась гладкая поверхность (фототабл. I, фиг. 6-8). Все стадии описанного процесса хорошо прослежены в серии разрезов, и их учет позволяет понять, в какой именно части (нижней или верхней) биозоны *N. pnevi* Kozur сделана находка конкретного экземпляра. *N. pnevi* Kozur продолжает существовать, по-видимому, до конца нижней перми.

Характерный, легко определяемый вид *N. pnevi* Kozur с очевидной родословной имеет глобальное распространение и используется для определения нижней границы кунгурского яруса Международной стратиграфической шкалы.

У некоторых представителей неострептогнатодусов редукция каринальных зубцов, еще более значительная, чем у *N. pnevi* Kozur, сопровождалась сближением парапетов вплоть до образования гребнеобразной карины с немногочисленными едва заметными раздувами по боковым краям – свидетельством некогда существовавших зубцов. В последующем гребень сглаживался, что привело к возникновению высокой уплощенной карины, покрытой с поверхности смазанной пустулезной орнаментацией. Заключительным актом явилось заложение глубокой срединной борозды, выделившей два парапета, орнаментированных короткими многочисленными поперечными ребрышками, которые можно рассматривать как результат слияния пустул. Все стадии трансформации прослежены на серии экземпляров (см. фототабл. I, фиг. 9, 10). Так возник коротко живущий вид *N. pseudoclinei* Kozur, встречающийся в саранинском горизонте стратиграфически несколько выше, чем первые представители *N. pnevi* Kozur.

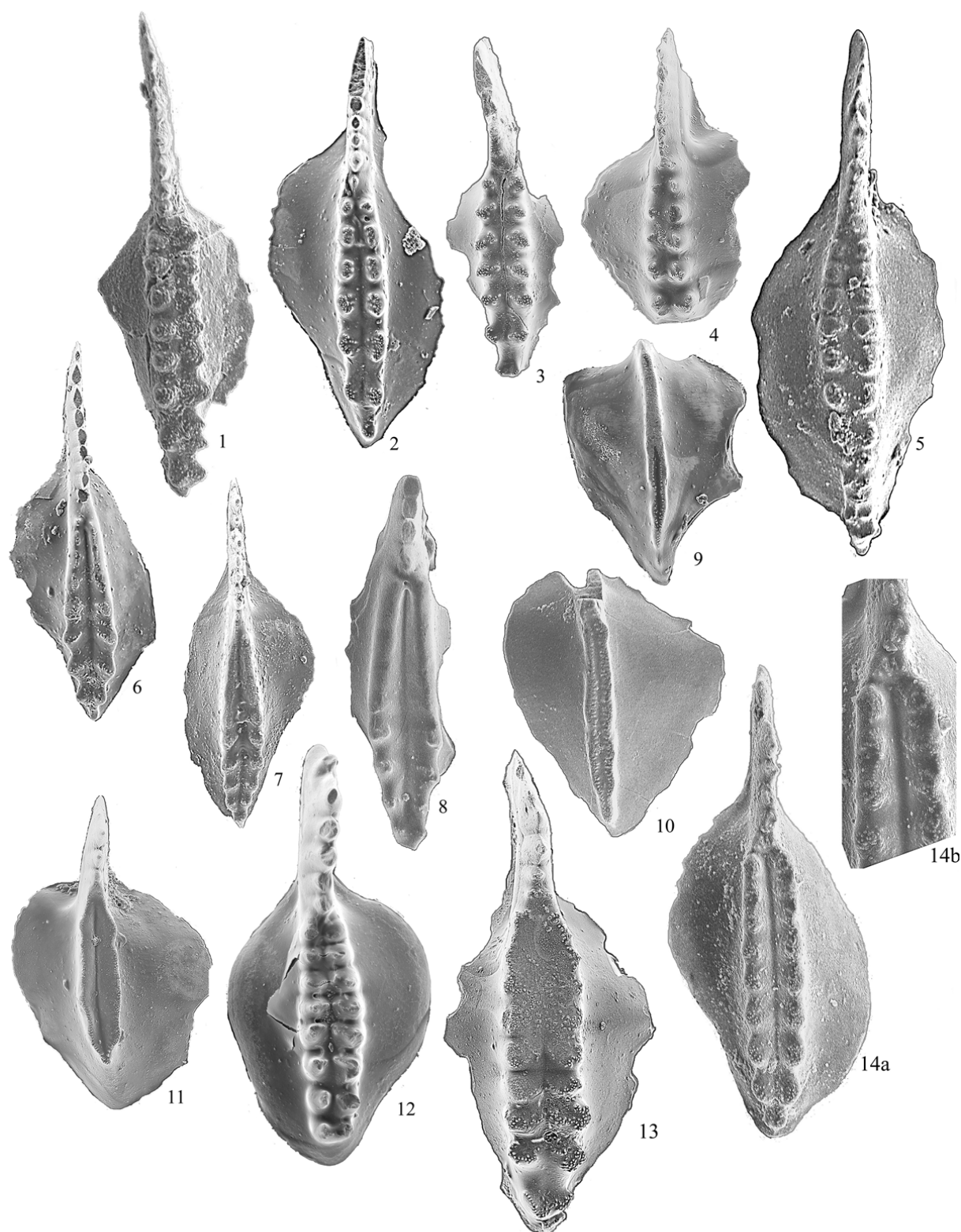
Последующее развитие морфотипа *N. pseudoclinei* Kozur привело к превращению срединной борозды в глубокий V-образный желоб и к полному исчезновению орнаментации парапетов. Первые конодонты, характеризующиеся указанными признаками, появляются в основании филипповского горизонта. Мы отнесли их к впервые описанному из пермских отложений США виду *N. clinei* Behnken. Американские формы имеют некоторые отличия от встреченных нами на Урале. В частности уральские представители этого вида обладают более широко открытой кариной, которая заметно не доходит до заднего края базальной чаши. Однако, несмотря на отмеченные отличия, уральский морфотип полностью отвечает диагнозу вида *N. clinei* Behnken и может служить глобальным корреляционным репером нижней границы филипповского горизонта.

В целом филипповские неострептогнатодусы отличаются значительным разнообразием, которое мы еще только начинаем приводить в систематический порядок. Рассмотрим некоторые наиболее примечательные по своей морфологии филипповские формы.

Встретившиеся пока в небольшом количестве экземпляров неострептогнатодусы имеют в ранней стадии онтогенеза строение, типичное для вида *N. pequiopensis* Behnken. Однако, начиная с пятой пары, каринальные зубцы соединяются между собой однорядными пустулами подобно тому, как это происходит у свитогнатид. На заключительной стадии онтогенеза сходство со свитогнатусовым строением карины все более усиливается вплоть до образования пустулизированного срединного гребня (фототабл. I, фиг. 5), как у *Sw. whitei* (Rhodes).

Такой возврат к признакам предковых форм можно расценивать не только как свидетельство генетического родства свитогнатид и неострептогнатодид, но и как указание на вероятное «филогенетическое старение» группы неострептогнатодусов.

Кроме описанной аберрации, можно отметить также и высокую общую внутривидовую изменчивость в пределах вида *N. pequiopensis* Behnken в целом. Так, наряду с типичными представителями этого вида, отмечается появление морфотипов с редуцированным последним каринальным зубцом (фототабл. I, фиг. 4), который у типичных экземпляров обычно представлен сросшейся парой бу-



Фототаблица I. Нижнепермские представители рода *Neostreptognathodus*. Увеличение, кроме специально указанного, $\times 100$.

Фиг. 1, 2, 6. *Neostreptognathodus pequiopensis* Behnken: 1 – экз. № S41-43a; правый берег р. Уфа в 300 м выше д/о Сарана; нижняя пермь, артинский ярус, саргинский горизонт; 2 – экз. № M70,8-d ($\times 150$); разрез Мечетлино, слой 18; нижняя пермь, кунгурский ярус, саранинский горизонт; 6 – экз. № M1-46,4-b, форма, переходная к *N. pnyi* Kozur (в передней части одного из парапетов видна редукция зубцов); разрез Мечетлино, нижняя часть слоя 16; нижняя пермь, артинский ярус, саргинский горизонт

Фиг. 3. *Neostreptognathodus n. sp.* 4, экз. № M5620-9b-n, видно листовидное строение каринальных зубцов; разрез Мечетлино, слой 21; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт.

горков (фиг. 1) или единственным бугорком (фиг. 2).

Некоторые формы неострептогнатодусов приобретают листовидное строение каринальных зубцов, которое напоминает конструкцию карины у вида *Sweetognathus elegans* Chern., однако в отличие от последнего они имеют четко выраженный срединный желоб (фиг. 3).

Совершенно необычное строение имеют каринальные зубцы у вида *N. fastigatus* Chern. Зубцы, более или менее округлые в основании, в остальной части сильно сжаты в поперечном направлении и заканчиваются на вершине острой кромкой, различно ориентированной у разных зубов одного и того же экземпляра (см. фототабл. I, фиг.12).

Различное строение каринальных зубцов внутреннего и внешнего парапетов имеют представители вида *Neostreptognathodus varidentatus* Chern. Внутренний парапет образован латерально сжатыми при вершине зубцами с острой верхней кромкой, наклоненными к осевому желобу. Бугорчатые с пустулизованной верхней поверхностью зубцы внешнего парапета на виде сверху имеют изометричные очертания и расположены относительно ниже, чем зубцы внутреннего парапета. Последний зубец, сформированный при срастании парных зубцов, слабо дифференцирован, но сохраняет общую отмеченную выше для

всех каринальных зубцов особенность строения: внутренняя его часть несколько возвышается над внешней. Проксимальный конец карины круто обрывается вниз и заметно удален от заднего края платформы.

Наконец, говоря о кунгурских неострептогнатодусах, нельзя не отметить еще одну примечательную особенность морфологии этих конодонтов. Я имею в виду многочисленные находки в отложениях верхней части саранинского и в нижней части филипповского горизонтов форм, которые имеют карину со сглаженной поверхностью в передней ее части вплоть до полного исчезновения парапетов и срединного желоба. При беглом взгляде на такие формы создается впечатление, что сглаженная поверхность карины обязана своим появлением процессам механической абразии во время захоронения (переотложения) или химического растворения при выделении конодонтов из породы. Однако последняя причина исключается сразу в связи с устойчивой локализацией сглаженной поверхности только в передней части карины. Что касается возможности механического истирания, то и этот процесс также мало вероятен. Как уже отмечено, абразией затронута только передняя часть карины, в то время как зубцы задней ее части имеют ненарушенную поверхность, орнаментированную характерными для представителей рода пустула-

Фиг. 4. *Neostreptognathodus n. sp.* 3, экз. № M5067-в, форма с редуцированным непарным последним зубцом; разрез Мечетлино, слой 21; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт.

Фиг. 5. *Neostreptognathodus n. sp.* 3, экз. № M/21-2, на заднем конце карина имеет «свитогнатусовое» строение с реликтами срединного ребра; разрез Мечетлино, слой 21; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт.

Фиг. 7, 8. *Neostreptognathodus pnevi* Kozur: 7 – экз. № M1-46,4-а, слабо заметны реликты зубцов на гладкой поверхности парапетов; разрез Мечетлино, слой 16; нижняя пермь, кунгурский ярус, саранинский горизонт; 8 – экз. № M19-4, эволюционно продвинутая форма с полностью редуцированными зубцами на передних ветвях парапетов; разрез Мечетлино, слой 19; нижняя пермь, кунгурский ярус, саранинский горизонт.

Фиг. 9, 10. *Neostreptognathodus pseudoclinei* Kozur: 9 – экз. № M70,8-с, на заднем конце уплощенной и слабо гранулированной карины видно развитие срединного желоба и тонких коротких ребер; 1 – экз. № M/19-1, эволюционно продвинутая форма с полно развитой кариной и срединным желобом; разрез Мечетлино, слой 19; нижняя пермь, кунгурский ярус, саранинский горизонт.

Фиг. 11. *Neostreptognathodus clinei* Behnken, экз. № M45,9-а; разрез Мечетлино, слой 21; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт.

Фиг. 12. *Neostreptognathodus fastigatus* Chernykh, экз. № ARK-3е; разрез Аркаул, слой 2; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт.

Фиг. 13. *Neostreptognathodus sp.*, экз. № M5620-9b-k, в передней части парапеты гладкие, видны реликты пустул на верхней поверхности первой и второй пары зубцов; разрез Мечетлино, слой 21; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт.

Фиг. 14. *Neostreptognathodus imperfectus* Chernykh: 14 а – голотип № AL40-53а; 14b – увеличенный вдвое фрагмент голотипа, виден характер сочленения парапетов со свободным листом; разрез Алегазово; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт.

ми. Объяснить эту особенность более возвышенным положением передней части карины не удастся. В коллекции есть такие экземпляры, у которых передняя сглаженная часть имеет вогнутый профиль и расположена ниже всех других участков карины, которые должны были бы истираться в первую очередь. И, тем не менее, именно передняя часть карины оказывается сглаженной.

Кроме этого, рассмотрение самой сглаженной поверхности под электронным микроскопом позволяет установить, что она сохраняет характерную пустулезную орнаментацию. Похоже, что начавшийся в раннесаранинское время процесс редукции передних зубцов, отмеченный выше для вида *Neostreptognathodus pnevi* Kozur, приобретает к филипповскому времени глобальный характер и захватывает многие форм группы *N. pequiopensis* Behnken. И если в случае *N. pnevi* Kozur редукции подвергались только передние каринальные зубцы, то у филипповских форм редуцированы не только зубцы, но и сами парапеты (см. фототабл. I., фиг. 13).

Если считать, что рассмотренные выше особенности строения органично присущи конодонтам и появляются в процессе эволюционной трансформации неострептогнатодусов с «нормальной» кариной, то такие «абрадированные» формы, приуроченные к относительно узкому стратиграфическому интервалу (пограничные отложения саранинского и филипповского горизонтов), могли бы служить хорошим хронологическим репером.

Среди иренских неострептогнатодусов выделен вид *N. imperfectus* Chern., который по своему строению очень близок североамериканскому виду *N. sulcopicatus* Youngquist, Hawley et Miller.

Значительное сходство между этими видами обнаруживается в строении области приращения передних частей парапетов к свободному листу. У конодонтов группы *N. pequiopensis* Behnken у начала срединного желоба присутствует первый (непарный) каринальный бугорок с пустулами, образовавшийся, по-видимому, из последнего зубца свободного листа. У конодонтов группы *N. sulcopicatus* Youngquist, Hawley et Miller первый непарный каринальный зуб отсутствует, и свободный лист непосредственно закрывает переднюю часть срединного желоба. Границы сочленения парапетов со свободным листом непосредственные

и образуют острый угол, направленный вершиной в желоб. Отличие уральских и североамериканских форм только в том, что у последних передние концы парапетов отгибаются немного вбок, в связи с чем упомянутый угол оказывается несколько большим, чем у уральских форм.

Появление «сулькопликатных» форм в иренском горизонте позволяет наметить корреляцию отложений иренского горизонта с верхней частью североамериканских известняков Kaibab и их фациальными аналогами в Grandeur Member формации Park City, рассматриваемыми Б. Вардлоу и Д. Коллинсоном в пределах выделенной ими зоны *N. sulcopicatus-Penniculauris bassi* [Wardlaw, Collinson, 1986].

Изучение развития неострептогнатодусов на Урале дает возможность построить весьма правдоподобную эволюционную последовательность видов этой группы конодонтов и использовать ее для обоснования границ ярусов и горизонтов в артинско-кунгурском стратиграфическом интервале [Черных, 2006].

В саргинское время на Урале появляется первый неострептогнатодус *N. pequiopensis* Behnken, берущий начало от иренских представителей *Sweetognathus clarki* (Kozur). В саранинское время от него ответвляется линия стрептогнатодид с редуцированными зубцами передней части карины. Эта линия начинается видом *N. pnevi* Kozur, появление которого фиксирует нижнюю границу кунгурского яруса на Урале. Широкое географическое распространение представителей этого вида и его весьма очевидная родословная позволяют надеяться на международное признание нижней границы кунгурского яруса, устанавливаемой на Урале по уровню появления морфотипа *N. pnevi* Kozur.

Дальнейшая эволюционная трансформация этого морфотипа приводит в позднесаранинское время к появлению *N. pseudoclinei* Kozur с полностью редуцированными каринальными зубцами. Подобные формы известны пока только на Урале и имеют корреляционное значение в пределах этого региона. Однако этим их значение не исчерпывается, так как существование морфотипа *N. pseudoclinei* Kozur дает возможность более уверенно установить основные вехи исторического морфогенеза конодонтов группы *N. pequiopensis* Behnken в течение кунгурского века. Во-первых, получила подтверждение ранее высказанная точка зре-

ния [Мовшович, Коцур и др., 1979] относительно существования эволюционного тренда *N. pequiopensis* Behnken – *N. pnevi* Kozur – *N. pseudoclinei* Kozur. Во-вторых, обозначились детали перехода от второго члена указанного ряда к *N. pseudoclinei* Kozur, которые оказались не столь простыми, как это представлялось вначале. По-видимому, морфотип с неполно развитым желобом, подобный изображенному на фиг. 9, заслуживает выделения в самостоятельный вид *N. n. sp. A*, который должен занять место между *N. pnevi* Kozur и *N. pseudoclinei* Kozur.

И, наконец, чрезвычайно близкое стратиграфическое положение и морфологическое сходство последнего морфотипа с *N. clinei* Behnken позволяет записать общую эволюционную последовательность нижнепермских представителей рода *Neostreptognathodus* в таком виде: *N. pequiopensis* Behnken – *N. pnevi* Kozur – *N. n. sp. A* – *N. pseudoclinei* Kozur – *N. clinei* Behnken.

В отношении стрептогнатодусов иренского горизонта данных пока очень немного. Однако находка *N. imperfectus* Chern. – первого неострептогнатодуса из группы *N. sulcoplicatus* Youngquist, Hawley et Miller – открывает возможности корреляции этого горизонта с одновозрастными аналогами в Северной Америке и регионами Тетис.

Выводы

1. Группа видов рода *Neostreptognathodus*, известных к настоящему времени в отложениях артинского и кунгурского ярусов на

Урале, позволяет провести зональное расчленение этих отложений и установить следующие зональные подразделения: зону *pequiopensis* (в объеме саргинского горизонта), зону *pnevi* (в объеме нижней части саранинского горизонта), зону *pseudoclinei* (в объеме верхней части саранинского горизонта), зону *clinei* (в объеме филипповского горизонта) и зону *imperfectus* (в объеме иренского горизонта).

2. Большинство морфотипов неострептогнатодусов, использованных для установления зональных подразделений нижней перми Урала, имеет широкое географическое распространение, что позволяет выполнить глобальную корреляцию артинских и кунгурских отложений Урала.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 05-05-64440а.

Список литературы

Мовшович Е.В., Коцур Х., Павлов А.М. и др. Комплексы конодонтов нижней перми Приуралья и проблемы корреляции нижнепермских отложений // Конодонты Урала и их стратиграфическое значение. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 94-131.

Черных В.В. Нижнепермские конодонты Урала. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 2006. 130 с.

Wardlaw B.R., Collinson J.W. Paleontology and deposition of the Phosphoria Formation // Contributions to Geology, University of Wyoming. 1986. V. 24. No. 2. P. 107-142.