

ОСОБЕННОСТИ СИСТЕМАТИКИ ПОЗДНЕКАМЕННОУГОЛЬНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *IDIognathodus* И *Streptognathodus* (КОНОДОНТЫ)

© 2018 г. В. В. Черных

Проведено сравнение особенностей морфологии позднекаменноугольных представителей родов *Idiognathodus* и *Streptognathodus*. Отмечены неоднократное появление форм, имеющих признаки обоих родов, и возникающие трудности при родовой диагностике таких форм. Предложено использовать в качестве диагностического признака, позволяющего отнести конодонтов к определенному роду, наличие срединного желоба (борозды) у Ра-элемента представителей рода *Streptognathodus*.

Подавляющее большинство касимовских и гжельских конодонтов относится к родам *Idiognathodus* и *Streptognathodus*. Обе группы конодонтов, несомненно, связаны генетически, но типичные формы хорошо различаются по ряду признаков строения Ра-элемента. Представители рода *Idiognathodus* характеризуются Ра-элементом с плоской оральной поверхностью платформы без срединного желоба, относительно короткой кариной, дополнительными нодулярными образованиями, размещенными на уровне верхней поверхности платформы. Переднее продолжение платформы выражено в виде узких коротких и слаборебристых гребней (рис. 1).

Представители рода *Streptognathodus* обладают Ра-элементом, у которого ребристая орнаментация платформы подавлена либо рассечена срединным желобом или бороздой. У таких морфотипов карина удлиненная, часто дифференцированная в задней части на отдельные бугорки. Дополнительные нодулярные структуры (если они развиты) хотя бы частично смещаются на боковую поверхность платформы. Переднее продолжение платформы – в виде уплощенных парапетов, ребристость которых ориентирована согласно общей ребристости язычка платформы (рис. 2).

Тем не менее все эти различия начинают стираться, когда имеешь дело с переходными форма-

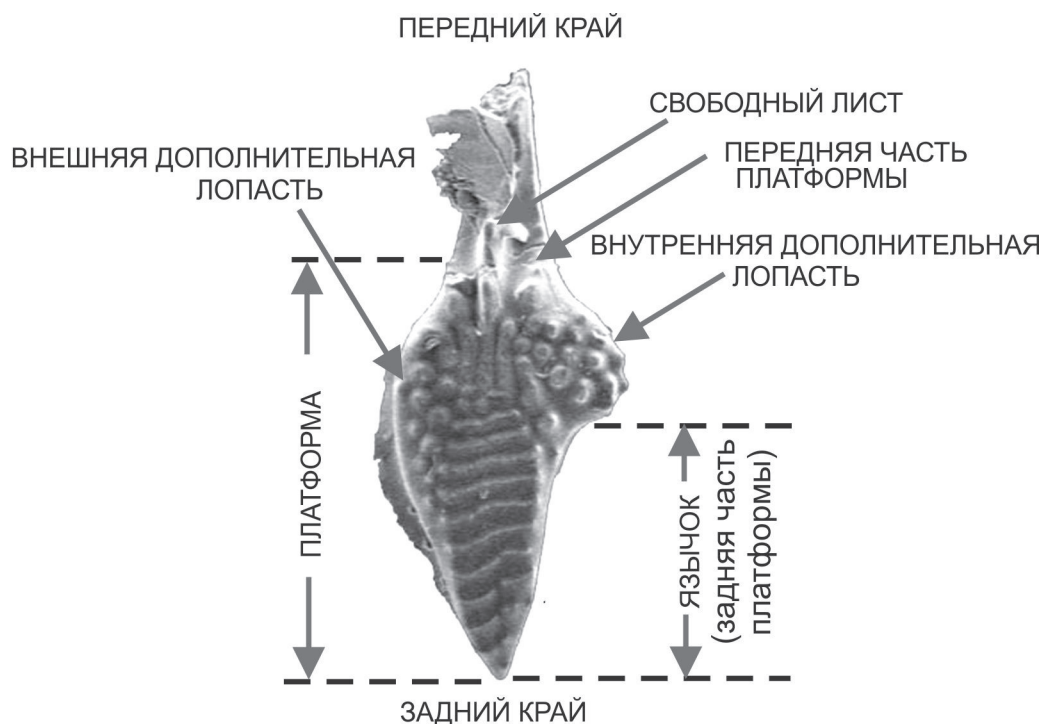


Рис. 1. Схема строения Ра-элемента рода *Idiognathodus*.

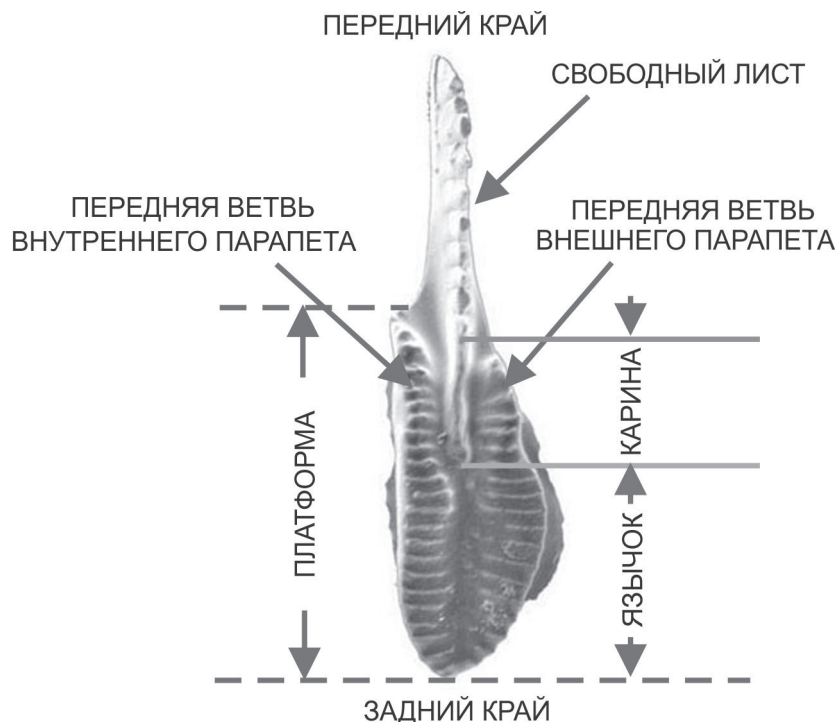


Рис. 2. Схема строения Ра-элемента рода *Streptognathodus*.

ми, в строении которых наблюдаются признаки, присущие представителям обеих групп конодонтов. Начиная с московского века среднего карбона переход от идиогагатодусовых морфотипов с отсутствующей срединной бороздой и непрерывными поперечными ребрами язычка к морфотипам, несущим срединную борозду, неоднократно повторяется [Barrick, Boardman, 1989; Barrick et al., 2008]. В связи с этим возникает вопрос о критериях определения систематической принадлежности таких форм. Некоторые авторы [Merrill, von Bitter, 1976, 1984] оставляют данный вопрос открытым и относят подобные формы к группе “*Idiognathodus-Streptognathodus*”, другие [Baesemann, 1973; Perlmutter, 1975; Swade, 1985] признают только род *Idiognathodus*, а название “*Streptognathodus*” заносят в синонимику рода *Idiognathodus*. Данную позицию можно относительно оправдать, если речь идет о среднекаменноугольных конодонтах. Однако гжельских и раннепермских представителей рода *Streptognathodus* с хорошо развитыми срединным желобом и передними ветвями ребристых парапетов отнести к роду *Idiognathodus* нельзя.

Дж. Баррик с соавторами [Barrick, Boardman, 1989; Barrick et al., 2008] не считают наличие срединного желоба препятствием для отнесения формы к роду *Idiognathodus* и полагают, что переход представителей этого рода к стрептогагатодусам произошел только в раннем Миссурии. Все последующие попытки приобретения срединного желоба идиогагатодусами в течение Пенсильвании эти

ученые полагают недостаточными для отнесения подобных форм к стрептогагатодусам и считают, что идиогагатодусы могут иметь “эксцентричный продольный желоб или трог” [(Barrick et al., 2008, p. 125]. В соответствии с этой точкой зрения ими сформулирован диагноз рода *Idiognathodus*.

Протест против многократного возникновения рода *Streptognathodus* от *Idiognathodus* понятен, если учесть, что большинство специалистов, изучающих конодонтов, отстаивают естественные (генетические) основы существующей классификации этой группы организмов и стоят на позициях монофилитического происхождения любых родов. Однако я считаю классификацию конодонтов, базирующуюся на строении единственного скелетного элемента (Ра-элемента), формальной. В связи с этим многократное появление у конодонтов группы *Idiognathodus* Ра-элемента, которому присвоено название *Streptognathodus*, несколько не смущает.

Эволюционное развитие идиогагатодонтид обладает некой эквифинальностью и приводит к приобретению стрептогагатодусовых признаков — желоба, удлинённых передних ветвей платформы, к появлению на них ребристости и т. п. Этот процесс повторяется неоднократно в течение каменноугольной истории развития идиогагатодонтид, что признается всеми специалистами. В то же время не описано ни одного случая обратного процесса, когда бы стрептогагатодусовые формы теряли желоб и приобретали черты строения идиогагатодусового морфотипа. Если по поводу совместно

существующих представителей этих родов можно спорить, от какого рода произошла данная переходная форма, то в конце гжельского века, когда идиогагатодусы полностью исчезли и остались только стрептогагатодусы, переходные формы ни разу не появлялись. Следовательно, можно с большой долей уверенности предполагать, что переходные формы возникают только в результате односторонне идущего процесса – эволюционного превращения идиогагатодусовых форм в стрептогагатодусовые, но не наоборот. Переходные формы наблюдаются в среднем и верхнем карбоне неоднократно, на разных стратиграфических уровнях, но только пока существуют идиогагатодусы, т. е. до зоны *vergicus* гжельского яруса. В вышележащих отложениях не встречено ни одной формы, которую можно было бы (даже по меркам американских специалистов) отнести к роду *Idiognathodus*. Подчеркну, что в это время ни разу не отмечено присутствия переходных форм.

Как представляется, решение о систематическом положении и номенклатуре переходных форм конодонтов должно приниматься на основе договоренности, которая предполагает отнесение конкретного экземпляра к тому или иному роду по определенным признакам строения Ра-элемента. Вопрос об истинной принадлежности данной формы к тому или иному (биологическому) виду (роду), определяемой по одному скелетному элементу (Ра-элементу), вообще может не обсуждаться. Следует признать как данность, что установленные по единственному элементу скелета виды конодонтов не могут считаться естественными биологическими видами. Именно поэтому необходимо договориться о тех морфологических признаках, по которым наиболее удобно провести формальное отнесение находимых экземпляров Ра-элементов к тому или другому роду. В свое время было предложено в качестве такого признака, свидетельствующего о принадлежности данного экземпляра к роду *Streptognathodus*, использовать наличие у форм полноразвитого срединного желоба (борозды, трога) [Черных, 2012]. Под “полноразвитым” понимается желоб, начинающийся непосредственно у заднего конца карины и проходящий до заднего края платформы (язычка). Однако и до настоящего времени такой важный в стратиграфическом отношении вид, как *S. simulator* Ellison, отнесенный его автором к роду *Streptognathodus* [Ellison, 1941] и являющийся сейчас индикатором нижней границы гжельского яруса, рассматривается современными американскими специалистами как *Idiognathodus simulator* (Ellison), хотя наличие у этого вида полноразвитой срединной борозды никто не отрицает.

В табл. 1 размещены виды, принадлежащие родам *Idiognathodus* и *Streptognathodus* из отложений верхнего карбона, находящиеся на разной стадии преобразования от типичных идиогагатодусов до

стрептогагатодуса. Далее даны краткие пояснения к этим изображениям.

На фиг. 1, 2 представлены позднекасимовские формы, относящиеся к виду *Idiognathodus magnificus* Stauffer et Plummer и демонстрирующие характерные черты представителей этого рода. В частности, они имеют плоскую оральную поверхность платформы, покрытую непрерывными поперечными ребрами, дополнительные лопасти, расположенные на уровне верхней поверхности платформы и орнаментированные многочисленными бугорками.

Ближние формы из гжельского яруса (зона *virgicus*), выделенные в самостоятельный вид *Idiognathodus trianguliferus* Chernykh (фиг. 3, 4), отличаются от типичных представителей рода наличием прерывистости поперечных ребер. У формы на фиг. 3 прерывистость ребер едва намечена в задней части язычка, у формы на фиг. 4 ребра рассечены отчетливой срединной бороздой. Однако эта борозда не достигает карины и по этой причине оба экземпляра отнесены к роду *Idiognathodus*.

Для сравнения рассмотрим экземпляры из основания гжельского яруса на фиг. 8, 9. У обоих экземпляров четко выражена срединная борозда, пересекающая все ребра и проходящая от заднего края язычка до окончания карины. Несмотря на близость строения платформы к идиогагатодусовому типу, присутствие полноразвитой срединной борозды позволяет, по принятой установке, отнести эти экземпляры к роду *Streptognathodus*. Оба экземпляра определены мною как *Streptognathodus simulator* Ellison.

Чтобы понять, как происходила трансформация идиогагатодусового предка этого вида, полезно рассмотреть строение более древних форм из верхней части касимовского горизонта, изображенных на фиг. 5–7. Эти формы отнесены мною к виду *Streptognathodus praenuntius* Chernykh. Их строение нетипично ни для идиогагатодусов, ни для стрептогагатодусов. Это, собственно, классические “переходные формы”. О принадлежности к идиогагатодусам свидетельствуют плоская верхняя поверхность платформы, переднее продолжение платформы в виде коротких гребнеобразных слабоорнаментированных парапетов. Однако обращают на себя внимание почти не выраженные дополнительные лопасти и присутствие срединной борозды, которая у некоторых экземпляров (фиг. 6) может считаться полноразвитой. Несмотря на то что в той же самой выборке есть экземпляры, у которых срединная борозда не прерывает все поперечные ребра (фиг. 5, 7), я склонен относить все формы к роду *Streptognathodus*. Дополнительным стимулом к такому решению служит предположение, что подобные формы являются предковыми по отношению к *Streptognathodus simulator* Ellison. Не хотелось генетически и морфологически близкие формы отно-

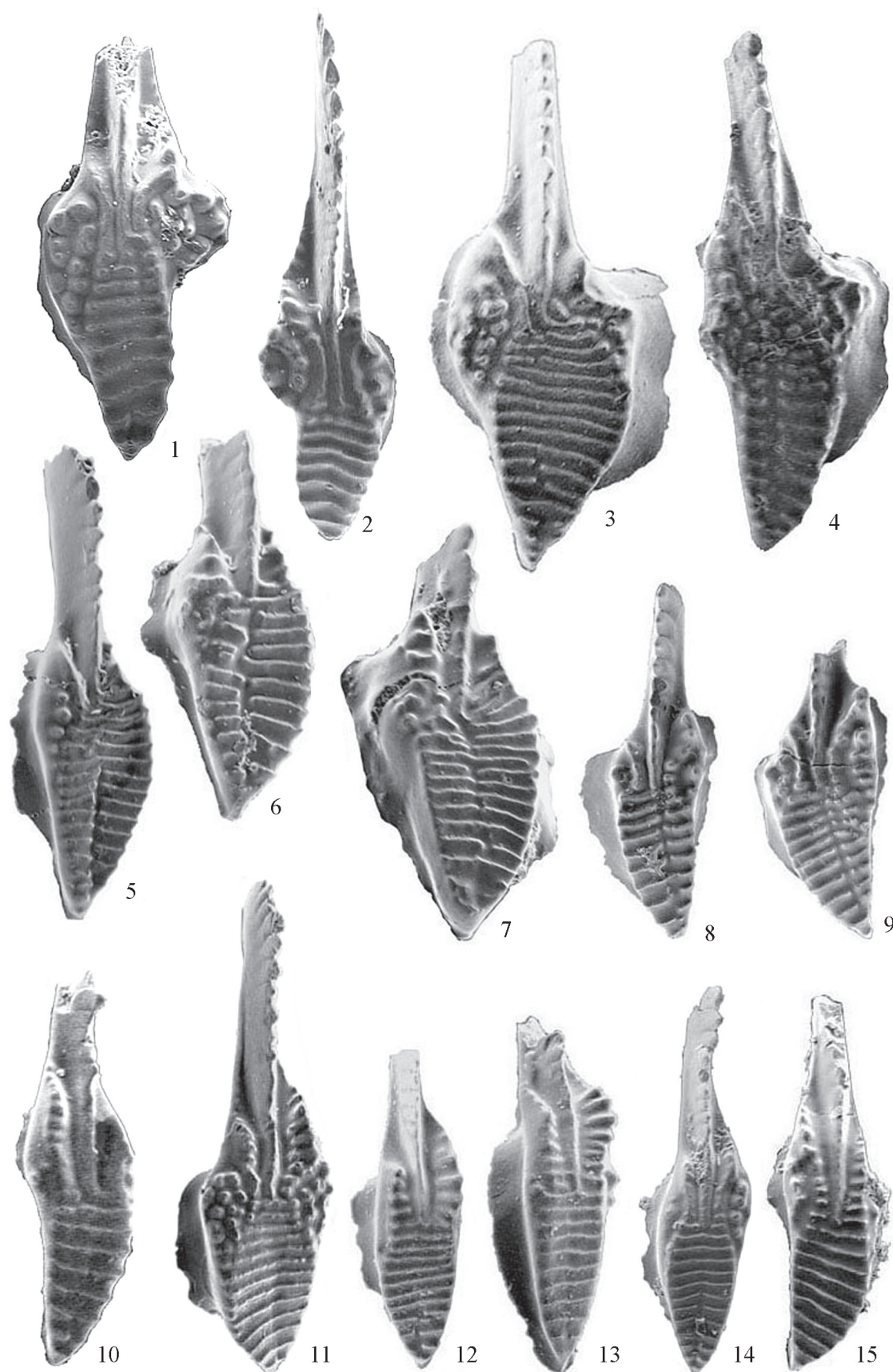


Таблица 1. Виды, принадлежащие родам *Idiognathodus* и *Streptognathodus*.

Фиг. 1, 2. *Idiognathodus magnificus* Stauffer et Plummer ($\times 60$): 1 – экз. № U13-13; 2 – экз. № U13-12; разрез Усолка, слой 4/1; верхний карбон, кровля касимовского яруса, зона *firmus*. Фиг. 3, 4. *Idiognathodus trianguliferus* Chernykh ($\times 60$): 3 – голотип № U1-14, форма с едва намеченной срединной бороздой; разрез Усолка, слой 4/2; верхний карбон, основание гжельского яруса, зона *simulator*; 4 – экз. № DT5-2, срединная борозда не достигает карины; разрез Д. Тюлькас, слой 16 (биогерм); верхний карбон, гжельский ярус, зона *virgilicus*. Фиг. 5–7. *Streptognathodus praenuntius* Chernykh ($\times 50$): 5 – экз. № U13-21, неполноразвитая срединная борозда; 6 – голотип № U13-23; 7 – экз. № U12-19; разрез Усолка, слой 4/1; верхний карбон, кровля касимовского яруса, зона *firmus*. Фиг. 8, 9. *Streptognathodus simulator* Ellison ($\times 50$): 8 – экз. № US-20, левая форма со скошенными поперечными ребрами; 9 – экз. № US-15, левая форма, осевой желоб расположен под углом к линии свободного листа, поперечные ребра перпендикулярны к осевому желобу; разрез Усолка, слой 4/2; верхний карбон, основание гжельского яруса, зона *simulator*. Фиг. 10. *Idiognathodus toretzianus* Kozitskaya: экз. № DT16-28; разрез Д. Тюлькас, слой 16 (биогерм); верхний карбон, гжельский ярус, зона *virgilicus*. Фиг. 11. *Idiognathodus verus* Chernykh ($\times 60$): экз. № N8-2; разрез Никольский, слой 12; верхний карбон, гжельский ярус, зона *vitali*. Фиг. 12, 13. *Idiognathodus celator* Chernykh ($\times 60$): 12 – голотип № N7-9; 13 – экз. № N7-26, морфотип с удлинённой платформой; разрез Никольский, слой 12; верхний карбон, гжельский ярус, зона *vitali*. Фиг. 14. *Idiognathodus comprimerus* Chernykh ($\times 60$): экз. № U45-15; разрез Усолка, слой 13; верхний карбон, гжельский ярус, зона *virgilicus*. Фиг. 15. *Idiognathodus insolitus* Chernykh ($\times 60$): экз. № U45-10; разрез Усолка, слой 13; верхний карбон, гжельский ярус, зона *virgilicus*.

силь к разным родам. Тем не менее главная причина состоит в том, что в одной выборке с переходными формами присутствуют экземпляры, у которых четко выражен основной признак свитогнатусов – наличие полноразвитой срединной борозды.

Следует также отметить, что наличие или отсутствие срединного желоба не единственный признак, который вызывает сомнения при отнесении конкретного экземпляра к тому или другому роду. Формы, представленные в табл. 1 на фиг. 10–15, я рассматриваю в составе группы *Idiognathodus tersus* Ellison. У многих из них можно видеть зачаточный срединный желоб, либо разрывающий некоторое количество поперечных ребер (фиг. 10, 12, 14), либо присутствующий в виде слабовыраженного срединного желоба, подавляющего, но не разрывающего ребра (фиг. 11). Однако практически у всех представителей этой группы, которые встречены главным образом в отложениях зон *vitali* и *virgilicus* гжельского яруса, наблюдаются несвойственные типичным идиогадодусам признаки. Среди них – хорошо развитые в передней части платформы ребристые парапеты (фиг. 12, 13, 15) и нередко отсутствующие или слабовыраженные дополнительные лопасти. Вместе с тем отсутствие главного разделительного признака – полноразвитого срединного желоба – позволяет относить такие формы к роду *Idiognathodus*. В вышележащей зоне *simplex* идиогадодусы и переходные формы полностью исчезают.

Появление у идиогадодид несвойственных им признаков можно рассматривать как своего рода абберации, часто сопровождающие и предвосхищающие вымирание группы организмов.

Работа выполнена в рамках темы № АААА-А18-118052590025-8 государственного задания ИГГ УрО РАН и темы № АААА-А18-118052590031-9 (комплексная программа фундаментальных исследований УрО РАН 18-5-5-11).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Черных В.В. Конодонты гжельского яруса Урала. Екатеринбург: ИО УрО РАН, 2012. 158 с.
- Baeseemann J.F. Missourian (Upper Pennsylvanian) conodonts of northeastern Kansas // J. Paleontol. 1973. V. 47. P. 689–710.
- Barrick J.E., Boardman D.R. Stratigraphic distribution of morphotypes of *Idiognathodus* and *Streptognathodus* in Visserian-Lower Virgilian Strata, North-Central Texas // Middle and Late Pennsylvanian chronostratigraphic boundaries in north-central Texas: glacial-eustatic events, biostratigraphy, and paleontology. Texas Tech University Studies in ecology, 2. 1989. P. 167–188.
- Barrick J.E., Heckel P.H., Boardman D.R. *Idiognathodus simulator* (Ellison, 1941) and *I. eudoraensis* n. sp., members of a chronostratigraphically significant group of Late Pennsylvanian (late Kasimovian-early Gzhelian) conodonts with asymmetrically grooved P_1 elements // Micropaleontology. 2008. V. 54, no. 2. P. 125–137.
- Ellison S. Revision of the Pennsylvanian conodonts // J. Paleontol. 1941. V. 15. P. 107–143.
- Merrill G.K., von Bitter P.H. Revision of conodont biofacies nomenclature and interpretations of environmental controls in Pennsylvanian rocks of eastern and central North America // Royal Ontario Museum Life Science Contribution. 1976. No. 108. 46 p.
- Merrill G.K., von Bitter P.H. Facies and frequencies among Pennsylvanian conodonts: Apparatuses and abundances // Geol. Soc. America Spec. Paper. 1984. No. 196. P. 251–261.
- Perlmutter B. Conodonts from uppermost Wabunsee Group (Pennsylvanian and Admire and Council Grove Groups (Permian) in Kansas) // Geol. Palaeontol. 1975. V. 9. P. 95–115.
- Swade J.W. Conodont distribution, paleoecology, and preliminary of upper Cherokee and Marmaton Groups, upper Desmoinesian, Middle Pennsylvanian, from two cores in south-central Iowa // Iowa Geol. Survey Tech. Inform. Ser. 1985. No. 14. 71 p.