

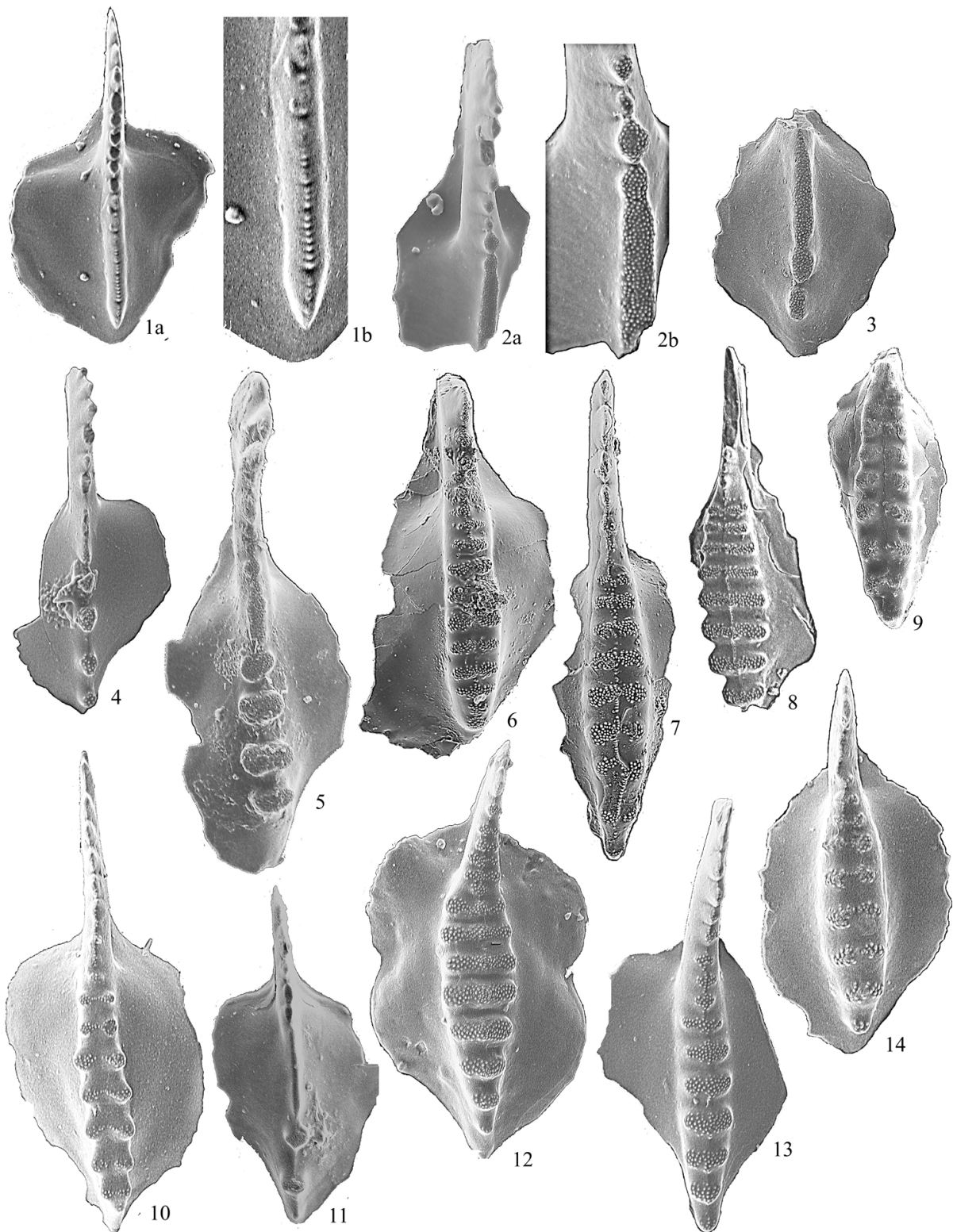
**РАЗВИТИЕ РОДА *SWEETOGNATHUS* (КОНОДОНТЫ)
В РАННЕЙ ПЕРМИ НА УРАЛЕ**

В.В. Черных

Конодонты рода *Sweetognathus* широко используются в биостратиграфии пермских отложений. Наибольшую известность получил космополитный вид *Sweetognathus whitei* (Rhodes), найденный в морских нижнеартинских отложениях во многих регионах мира (Северная и Южная Америка, Китай, Средняя Азия, Урал и Новая Земля). Длительное время, кроме этого вида, другие представители рода *Sweetognathus* были неизвестны на Урале. Ос-

тавались неясными и детали эволюционного развития свитогнатид.

К настоящему времени на Урале установлено присутствие следующих видов, относящихся к роду *Sweetognathus*: *Sweetognathus expansus* (Perlmutter), *Sw. merrilli* Kozur, *Sw. binodosus* Chernykh, *Sw. anceps* Chernykh, *Sw. whitei* (Rhodes), *Sw. primus* Chernykh, *Sw. gravis* Chernykh, *Sw. obliquidentatus* (Chernykh), *Sw. clarki* (Kozur), *Sw. naviformis* Chernykh, *Sw.*



Фототаблица I. Нижнепермские представители рода *Sweetognathus*. Увеличение, кроме специально указанного, x100.

Фиг. 1. *Diplognathodus stevensi* Clark et Carr: 1a – экз. № К36-18 ; 1b – вдвое увеличенный фрагмент карины формы 1a, видна грубая бугорчатая скульптура на верхней поверхности карины; разрез Кондуровка, слой 18; нижняя пермь, сакмарский ярус, тастубский горизонт.

Фиг. 2, 3. Формы, переходные от диплогнатодуса к *Sweetognathus merrilli* Kozur: 2a – экз. № К36-15, 2b – вдвое увеличенный фрагмент карины формы 1a, развитие бугорков в передней части карины; 3 – экз.

elegans Chernykh, *Sw. aff. behnkeni* Kozur, *Sw. rhomboids* Chernykh, *Sw. modulatus* Chernykh. Общий стратиграфический диапазон, в который попадают указанные виды – от сакмарского яруса до кунгурского яруса включительно.

Как можно понять из приведенного списка, к роду *Sweetognathus* мы относим, кроме свитогнатид в традиционном понимании, вид *Sw. expansus* (Perlmutter), ранее относимый к роду *Diplognathodus*, и ряд форм рода *Neostreptognathodus*, у которых срединный желоб прерывает только часть парных элементов карины. Такая расширенная концепция рода *Sweetognathus* была впервые предложена группой авторов [Mei et al., 2002]. Этой концепции мы в значительной мере и следуем. Сохраняющаяся слитность парных элементов часто устанавливается только при использовании электронного микроскопа, позволяющего проследить непрерывность пустулезной орнаментации между парными элементами каринальных зубцов.

Начало развитию свитогнатид дали различные формы ассельских представителей рода *Diplognathodus*. Формы этого рода, предваряющие появление свитогнатусов, имеют так

или иначе орнаментированную карину (фото-табл. I, фиг. 1b). В дальнейшем орнаментация приобретает свитогнатусовый облик, и параллельно с этим первоначально сплошная карина дифференцируется на обособленные нодули. Процесс дифференциации карины может начинаться у разных диплогнатодусов либо с передней, либо с задней части карины (см. фото-табл. I, фиг. 2, 3), но не с той и другой стороны у одного и того же экземпляра.

Рассмотрим известных на Урале свитогнатид в хронологическом порядке. Древнейший представитель этой группы конодонтов *Sweetognathus expansus* (Perlmutter) появляется на Урале в позднем асселе. У этого морфотипа сохраняется узкая карина, характерная для диплогнатодусов, но имеющая пустулярную свитогнатусовую орнаментацию, появление которой почти сразу же сопровождается частичной дифференциацией карины на изолированные нодули. Вместе с этим происходит изменение очертаний базальной полости, угловатых у диплогнатодусов и становящихся овальными у свитогнатусов.

Развитие отмеченных тенденций приводит к появлению в низах тастубского горизон-

№ К36-14, развитие бугорков в задней части карины; разрез Кондуровка, слой 16; нижняя пермь, сакмарский ярус, тастубский горизонт.

Фиг. 4. *Sweetognathus merrilli* Kozur, экз. № К/18-2; разрез Кондуровка, слой 18; нижняя пермь, сакмарский ярус, тастубский горизонт.

Фиг. 5. *Sweetognathus binodosus* Chernykh, экз. № U32A-5; разрез Усолка, слой 26/3; нижняя пермь, сакмарский ярус, тастубский горизонт.

Фиг. 6. *Sweetognathus anceps* Chernykh, экз. № DT-18a, видны зачатки срединного ребра; разрез Дальний Тюлькас, слой 4; нижняя пермь, артинский ярус, основание бурцевского горизонта.

Фиг. 7. *Sweetognathus whitei* (Rhodes), экз. № DT 18б, полно развитое срединное ребро соединяет все каринальные зубцы; разрез Дальний Тюлькас, слой 4; нижняя пермь, артинский ярус, основание бурцевского горизонта.

Фиг. 8. *Sweetognathus whitei* (Rhodes), экз. № DT40-29 (x90), частичная редукция срединного ребра, располагающегося поверх каринальных зубцов; разрез Дальний Тюлькас, слой 10; нижняя пермь, артинский ярус, иргинский горизонт.

Фиг. 9. *Sweetognathus clarki* (Kozur), экз. № DT40-32 (x90), разобщение зубцов в средней части карины; разрез Дальний Тюлькас, слой 13; нижняя пермь, артинский ярус, иргинский горизонт.

Фиг. 10. *Sweetognathus elegans* Chernykh, голотип № А41-11, глубокий срединный желоб подавляет каринальные парные зубцы, не прерывая слитности элементов пары; разрез Актасты, слой 4; нижняя Пермь артинский ярус, иргинский горизонт.

Фиг. 11. *Sweetognathus n. sp.* 1, экз. № М40-33, гребнеобразная тонкая карина с реликтами зубцов; разрез Мечетлино, слой 2; нижняя Пермь, артинский ярус, саргинский горизонт.

Фиг. 12. *Sweetognathus rhomboids* Chernykh, голотип № ZH41-30; разрез Жидь-Тау по р. Жаксы-Каргала; александровская свита, слой 2; нижняя пермь, кунгурский ярус, саранинский горизонт.

Фиг. 13. *Sweetognathus modulatus* Chernykh, голотип № ZH41-38; разрез Жидь-Тау по р. Жаксы-Каргала; александровская свита, слой 2; нижняя пермь, кунгурский ярус, саранинский горизонт.

Фиг. 14. *Sweetognathus naviformis* Chernykh, экз. № ZH41-39; разрез Жидь-Тау по р. Жаксы-Каргала; александровская свита, слой 3; нижняя пермь, кунгурский ярус, саранинский горизонт.

та сакмарского яруса морфотипа *Sweetognathus merrilli* Kozug, главным признаком которого является наличие карины, состоящей из линейно расположенных простых бугорков, поверхность которых покрыта ямчатой орнаментацией. Подобная же орнаментация затрагивает и ближайшие к карине зубцы свободного листа, что является характерной особенностью сакмарских свитогнатусов.

По поводу происхождения *Sw. merrilli* Kozug были высказаны различные точки зрения, хотя все специалисты сходятся во мнении о диплогнатодусовом предке этого морфотипа. В зависимости от того, какие именно диплогнатодусы предворяют появление *Sw. merrilli* Kozug в конкретных разрезах, выявляются те или иные предпочтения в выборе определенной предковой формы. Так, автор морфотипа Х. Козур рассматривал его как связующее звено в эволюционной линии *Diplognathodus ellipticus* (Perlmutter) – *Sweetognathus whitei* (Rhodes). Другие исследователи были склонны остановить свой выбор на *Diplognathodus expansus* Perlmutter, как возможном предке *Sw. merrilli* Kozug. Мы можем из тех же посылок добавить в число возможных предков – *Diplognathodus stevensi* Clark et Carr, так как в разрезе Кондуровка именно этот диплогнатодус предшествует появлению *Sw. merrilli* Kozug. Вместе с тем можно согласиться и с версией о *Diplognathodus expansus* Perlmutter, так как именно этот вид встречается непосредственно стратиграфически ниже *Sw. merrilli* Kozug в разрезе Усолка.

Таким образом, факты недвусмысленно говорят о том, что не один вид, а, по крайней мере, несколько видов диплогнатодусов трансформируются в *Sw. merrilli* Kozug. В зависимости от того, какой именно диплогнатодус дал развитие *Sw. merrilli* Kozug, относимые к последнему виду формы различаются по некоторым особенностям строения. Так, может варьировать количество каринальных бугорков, их форма, очертания базальной полости, строение свободного листа и т. п. Выделять каждый из этих вариантов в самостоятельный вид едва ли целесообразно, тем более что в разных участках уральского бассейна этот переход от диплогнатодусов к *Sw. merrilli* Kozug происходит на близком стратиграфическом уровне – практически одновременно с появлением коротко живущего характерного морфотипа *Mesogondolella uralensis* Chern.

Следующий за *Sw. merrilli* Kozug и, по видимому, являющийся его эволюционным приемником позднегастубский вид *Sw. binodosus* Chern. приобретает карину, состоящую из одного ряда низких поперечно-овальных или гантелеобразных пустулезных узелков (см. фототабл. I, фиг. 5). В зоне сочленения со свободным листом карина представлена короткой пустулезной полоской или продольно вытянутыми пустулезными узелками. Сравнение этих видов обнаруживает отчетливую тенденцию в развитии свитогнатид к расширению и обособлению карины, более регулярному размещению каринальных бугорков; очертания базальной полости становятся удлинненно-овальными. Заметим, что ранние представители вида *Sw. binodosus* Chern. демонстрируют высокую изменчивость таких признаков как количество и форма каринальных зубцов, расстояние от последнего зубца до внешнего края базальной полости, строение области сочленения карины со свободным листом.

Отмеченные признаки в еще большей степени проявлены у следующего члена эволюционного ряда – стерлитамакского *Sw. anceps* Chern. Широкая вытянутая карина с параллельными краями у этого морфотипа состоит из низких вытянутых гантелеобразных зубцов. По сравнению с *S. binodosus* Chern. гантелеобразное строение зубцов выражено более явно вплоть до возникновения латерально вытянутых парных элементов, разделенных между собой резким пережимом в пограничной области. Количество зубцов возрастает за счет вовлечения в карину ближайших зубцов свободного листа, которые расширяются и орнаментируются так же, как и каринальные бугорки, пустулезной орнаментацией. Вместе с тем в области сочленения карины со свободным листом появляется тонкое пустулезное ребро, которое у редких экземпляров соединяет также и первые каринальные зубцы между собой (см. фототабл. I, фиг. 6).

Морфотип *Sw. whitei* (Rhodes), появившийся в начале артинского века, наследует все перечисленные для *Sw. anceps* Chern. признаки и может обоснованно считаться эволюционным преемником последнего. Об этом в первую очередь свидетельствует обилие переходных форм в одних и тех же выборках. Однако между этими морфотипами есть и определенные отличия. Так, пустулезное ребро, которое в зачаточном состоянии присутствовало толь-

ко в редких случаях у *Sw. anceps* Chern., у *Sw. whitei* (Rhodes) получает полное развитие и протягивается через всю карину. Изменяется и габитус карины: она приобретает вытянуто-овальные очертания и имеет максимальную ширину в средней части (см. фототабл. I, фиг. 7, 8).

Несколько в стороне от магистральной линии эволюции свитогнатид стоит верхнестерлитамакский *Sw. primus* Chern., который отличается от *Sw. whitei* (Rhodes) строением области сочленения карины со свободным листом: у *Sw. whitei* (Rhodes) там размещаются пустулезные бугорки, у *Sw. primus* Chern. – лишенный орнамента гребень. Сами каринальные зубцы у *Sw. primus* Chern. – узкие и невысокие. В остальном эти морфотипы очень близки. Пока остается неясным, какое место в эволюционном ряду свитогнатусов занимает этот морфотип, но, судя по стратиграфическому положению и некоторым морфологическим особенностям, он должен помещаться между *Sw. anceps* Chern. и *Sw. whitei* (Rhodes). Однако до сих пор *Sw. primus* Chern. не найден в одном разрезе с этими формами, и поэтому решение вопроса об его отношениях с близкими видами свитогнатусов следует отложить.

В бурцевское время артинского века продолжают существовать *Sw. anceps* Chern. и *Sw. whitei* (Rhodes). По-видимому, от последнего вида берет начало целый ряд морфотипов, которые теряют срединное ребро, и на его месте возникает более или менее выраженная борозда, разделяющая часть парных каринальных зубцов. Несколько передних и (или) задних зубцов остаются слитыми и имеют гантелеобразную форму. Область перехода между свободным листом и кариной гребнеобразная, покрытая пустулезной орнаментацией; здесь же могут находиться непарные маленькие бугорки (на самом гребне или смещенные в сторону) с аналогичной орнаментацией. Морфотипы со смешанными признаками свитогнатид и неострептогнатодид, ранее относившиеся к роду *Neostreptognathodus*, мы рассматриваем в составе рода *Sweetognathus*. Среди них можно назвать *Sw. obliquidentatus* Chern., *Sw. gravis* Chern.

В иргинское время их замещает широко распространенный вид *Sw. clarki* (Kozur), сделавший еще один шаг в направлении неострептогнатодусового устройства. У этого морфотипа в области сочленения карины со свободным листом исчезают все структуры, имеющие пустулезную орнаментацию, а отчетливый сре-

динный желоб пересекает почти все парные зубцы, кроме первой и последней пары.

Иргинских представителей вида *Sw. whitei* (Rhodes) отличает максимально развитая карина, которая у некоторых форм может занимать больше половины максимальной ширины экземпляра. Каринальные зубцы латерально вытянутые и сильно суженные, срединное пустулезное с поверхности ребро часто прерывается и представлено фрагментарно.

Вид *Sw. naviformis* Chern., возникший в это время, представляет собой вариант развития морфотипа *Sw. whitei* в направлении редукции срединного ребра и удлинения каринальных зубцов. Подобные формы имеют также линзообразные очертания карины.

В иргинское время продолжает существовать *Sw. binodosus* Chern., который появился в тастубское время сакмарского века. Иргинские представители этого вида отличаются от сакмарских укороченным свободным листом, более полно развитой кариной, которая приобретает удлиненно-овальные очертания в плане, и меньшей внутривидовой изменчивостью.

Примечательна морфология еще одного иргинского свитогнатуса – вида *Sw. elegans* Chern., встреченного пока только в районе Актюбинского Приуралья. Этот морфотип имеет почти законченный «неострептогнатодусовый облик». У него присутствует высокая карина, состоящая из парных каплевидных зубцов, наклоненных в стороны от продольной оси конодонта, и срединный желоб, который подавляет все каринальные зубцы, сохраняя только тонкую пустулезную полоску, которая соединяет между собой парные элементы зубца. Все эти особенности строения морфотипа свидетельствуют о близости *Sw. elegans* Chern. к бурцевскому морфотипу *Sw. obliquidentatus* Chern., имеющего каплевидное строение зубцов.

В саргинское время продолжающий существовать морфотип *Sw. whitei* (Rhodes) претерпевает значительные изменения, заключающиеся в значительном сужении карины, измельчении каринальных зубцов и порою значительной их редукции вплоть до единичных бугорков (см. фототабл. I, фиг. 11). В целом количество и разнообразие свитогнатид на Урале в это время значительно снижается.

Однако в раннем кунгуре (саранинский горизонт) в наиболее южных районах Урала (Актюбинском Приуралье), где явно ощущается близость и влияние тетической биоты, по-

является два новых вида свитогнатусов – *Sw. rhomboides* Chern. и *Sw. modulatus* Chern.

Первый из названных видов обладает мощной удлинено-ромбоидальной кариной, несущей латерально вытянутые зубцы почти прямоугольных очертаний с едва заметным сужением в середине. Зона сочленения карины с коротким отогнутым в сторону свободным листом занята относительно небольшими, тесно сближенными бугорками, орнаментированными ямчатой скульптурой. У некоторых экземпляров слабо намечаются реликты тонкого срединного ребра – признака, свидетельствующего о возможных родственные отношениях данного вида с *Sw. whitei* (Rhodes).

Морфологические особенности второго нижнекунгурского вида *Sw. modulatus* Chern. обнаруживают более значительное сходство с *Sw. whitei* (Rhodes) по основным диагностическим признакам (см. фототабл. I, фиг. 13). Различия касаются только деталей строения. В частности карина у *Sw. modulatus* Chern. относительно узкая и почти равной ширины на всем протяжении, слабо суженная к заднему концу, тогда как у *Sw. whitei* (Rhodes) она заметно шире и имеет удлинено-линзовидные очертания. Срединное ребро у *Sw. modulatus* Chern. всегда присутствует, но изредка прерывается между третьим и четвертым зубцами. Однако все названные признаки, характеризующие вид *Sw. modulatus* Chern., отличает значительная устойчивость, что позволяет считать вполне оправданным выделение данного морфотипа в самостоятельный вид.

В филипповском горизонте нижнего кунгура встречен единственный представитель рода *Sweetognathus*, определенный нами в открытой номенклатуре как *Sw. aff. elegans* Chern. Эти формы, действительно, похожи на указанный вид приподнятыми и отклоняющимися в стороны каринальными зубцами, но отличаются от него более широкой кариной, значительно менее развитым срединным желобом и более коротким, скошенным, спереди свободным листом.

Выводы

1. В процессе развития нижнепермские представители рода *Sweetognathus* образуют ряд дискретных морфотипов, принадлежность которых к одному эволюционному ряду выявляется по наличию общих признаков и присут-

ствию переходных форм. К настоящему времени достаточно уверенно можно указать следующий эволюционный тренд свитогнатид (в скобках указано время появления соответствующего члена тренда): *Sweetognathus expansus* (верхний ассель) – *Sw. merrilli* (тастубский горизонт сакмарского яруса) – *Sw. binodosus* (тастубский горизонт сакмарского яруса) – *Sw. anceps* (стерлитамакский горизонт сакмарского яруса) – *Sw. whitei* (бурцевский горизонт артинского яруса) – *Sw. clarki* (иргинский горизонт артинского яруса). Эволюционная последовательность представителей рода *Sweetognathus* использована как базис зональной биохронологической шкалы, предложенной нами для ассельско-артинского интервала [Черных, 2005]. Большинство из указанных выше видов свитогнатусов являются космополитами и известны не только на Урале, но и на Мидконтиненте (США), Британской Колумбии (Канада), Канадском Арктическом архипелаге, Китае. Это позволяет использовать уральскую зонацию по свитогнатусам для корректного определения нижних границ сакмарского и артинского ярусов нижней перми как подразделений Международной стратиграфической шкалы.

2. Анализ морфологической эволюции сакмарско-артинских свитогнатид выявляет общую особенность в развитии этой группы, которая определила появление форм, имеющих смешанные признаки свитогнатуса и неострептогнатодуса (*Sw. gravis* Chern., *Sw. obliquidentatus* Chern., *Sw. clarki* (Kozur), *Sw. elegans* Chern.). Подобная тенденция, в конечном счете, привела к возникновению в саргинское время первого неострептогнатодуса – *Neostreptognathodus pequiopensis* Behnken, которого мы считаем прямым потомком *Sw. clarki* (Kozur). Таким образом, появляется возможность надстроить указанный выше свитогнатусовый ряд формами из неострептогнатодусовой эволюционной последовательности и получить непрерывную зональную шкалу до кунгурского яруса включительно (см. статью В.В. Черных в настоящем сборнике).

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

Список литературы

Черных В.В. Зональный метод в биостратиграфии. Зональная шкала нижней перми

СТРАТИГРАФИЯ, ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Урала по конодонтам. Екатеринбург: ИГГ УрО
РАН, 2005. 217 с.

Mei Sh., Henderson Ch.M., Wardlaw B.R.
Evolution and distribution of the conodonts

*Sweetognathus and Iranognathus and related
genera the Permian, and their implications for
climate change // Palaeogeography, Palaeo-
oclimatology, Palaeoecology. 2002. 180. P. 57-91.*