

УДК 56.016(551.735)

DOI: 10.24930/1681-9004-2022-22-3-347-360

Особенности морфологии, изменений в онтогенезе и стратиграфического распространения конодонтов *Siphonodella belkai* Dzik (турнейский ярус, нижний карбон)

А. В. Журавлев

Институт геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 167000, г. Сыктывкар, Первомайская 54, e-mail: micropalaeontology@gmail.com

Поступила в редакцию 01.11.2021 г., принята к печати 01.03.2022 г.

Объект исследования. В статье рассматривается комплексная характеристика вида конодонтов *Siphonodella belkai* Dzik, являющегося видом-индексом в зональной последовательности турнейского яруса нижнего карбона. **Материал и методы.** Фактическим материалом послужили результаты изучения коллекций конодонтов из разрезов северного Приуралья и западного склона Приполярного Урала. Представители *Siphonodella belkai* (89 экземпляров) обнаружены в разрезах бассейна р. Кожим (Приполярный Урал) и на р. Вангыр (поднятие Чернышева). Проведено исследование гистологического строения, морфологии и онтогенетических изменений платформенных элементов данного вида с помощью электронного и светового микроскопа, а также рентгеновского микротомографа. Биометрический анализ осуществлен на 45 полных экземплярах. **Результаты.** *Siphonodella belkai* уверенно диагностируются по гладкой платформе линзовидной формы, несущей развитые роstralные гребни. В платформе и роstralных гребнях присутствуют массивы параламеллярной ткани; распространение альбидной ткани ограничено соседними с главным зубцом зубцами осевого гребня. Правые и левые P1 элементы данного таксона образуют асимметричные пары и отличаются расположением и количеством роstralных гребней (III класс симметрии). Пропорции элементов остаются постоянными в онтогенезе. Формирование роstralных гребней начинается на ранних стадиях онтогенеза, при длине элемента около 0.4–0.5 мм, что обеспечивает надежную таксономическую диагностику. **Выводы.** Вид *Siphonodella belkai* известен из разрезов умеренно глубоководных отложений Центральной и Восточной Европы и Южного Китая. Подошва зоны *S. belkai* при определении по первому появлению вида-индекса совпадает с подошвой зоны Upper duplicata. Выделение зоны *S. belkai* в качестве стандартной нецелесообразно из-за редкой встречаемости, ограниченного ареала и узкого фациального диапазона вида-индекса. Эта зона имеет крайне низкий корреляционный потенциал.

Ключевые слова: конодонты, морфология, онтогенез, нижний карбон, биостратиграфия

Morphological features, ontogenetic changes and stratigraphic range of conodonts *Siphonodella belkai* Dzik (Tournaisian, Mississippian)

Andrey V. Zhuravlev

Institute of Geology FIC Komi SC UrB RAS, 54 Pervomayskaya st., 54167000 Syktyvkar, Russia, e-mail: micropalaeontology@gmail.com

Received 01.11.2021, accepted 01.03.2022

Research subject. Multidisciplinary characteristics of the *Siphonodella belkai* Dzik conodonts, which an index species in the Tournaisian (Mississippian) conodont zonation. **Materials and methods.** Data on conodonts collected from the North Cis-Urals and Subpolar Urals sections was used. In total, 89 specimens of *Siphonodella belkai* were found in the Kozhim Eiver basin sections (Subpolar Urals) and the Vangyr River section (Tchernyshev Uplift). The histology, morphology and ontogeny of platform elements of this species were studied using SEM, optic microscope and X-ray micro-CT. In total, 45 complete specimens were biometrically studied. **Results.** *Siphonodella belkai* can be reliably distinguished by having a smooth lens-like platform and bearing developed rostral ridges. The paralamellar tissue occurs in the platform and rostral ridges; distribution of the albid tissue is restricted by carina denticles in the cusp neighborhood. Sinistral and dextral P1 elements of the species compose asymmetric pairs and differ by the position and number of rostral ridges (Class III of symmetry). The element outline remains constant in ontogeny. Rostral ridges appear at early ontogeny stages, when an element is of 0.4–0.5 mm in length, thus allowing reliable taxonomic diagnostics.

Для цитирования: Журавлев А.В. (2022) Особенности морфологии, изменений в онтогенезе и стратиграфического распространения конодонтов *Siphonodella belkai* Dzik (турнейский ярус, нижний карбон). *Литосфера*, 22(3), 347–360. <https://doi.org/10.24930/1681-9004-2022-22-3-347-360>

For citation: Zhuravlev A.V. (2022) Morphological features, ontogenetic changes and stratigraphic range of conodonts *Siphonodella belkai* Dzik (Tournaisian, Mississippian). *Lithosphere (Russia)*, 22(3), 347–360. (In Russ.) <https://doi.org/10.24930/1681-9004-2022-22-3-347-360>

Conclusions. *Siphonodella belkai* is known from the moderately deep-water deposits of the Central and Eastern Europe and South China. The base of the *S. belkai* zone, marked by the first appearance of the eponimic taxon, coincides with the base of the Upper *duplicata* zone. Distinguishing the *S. belkai* zone as a standard zone seems unreasonable due to the rarity, restricted area and specific ecology of *S. belkai*. This zone is of low correlation potential.

Keywords: *conodonts, morphology, ontogeny, Mississippian, biostratigraphy*

ВВЕДЕНИЕ

Представители конодонтов рода *Siphonodella*, насчитывающего в составе более 30 видов, широко используются в биостратиграфии терминального фамена и нижней части турнейского яруса. На их основе предложен ряд зональных схем, отличающихся как детальностью, так и фаціальным диапазоном (рис. 1) (Sandberg et al., 1978; Ji, 1985; Kaiser et al., 2009; Becker et al., 2016; Zhuravlev, 2017; Högancamp et al., 2019; Zhuravlev et al., 2021; и др.). Наиболее распространенной представляется зональная схема, разработанная Ч. Сэндбергом с соавторами (Sandberg et al., 1978) для глубоководных отложений. Эта схема с рядом уточнений и дополнений дала начало большинству современных зональных последовательностей турнейского яруса. Например, она частично легла в основу зонального стандарта, опубликованного в (Постановления..., 2003, с. 39). В настоящее время этот стандарт фактически является рекомендованным при проведении биостратиграфических работ на территории России (Зональная стратиграфия..., 2006; Состояние изученности..., 2008. Прил. 6). Он практически повторяет зональную схему, предложенную В.Н. Пазухиным в диссертации по Южному Уралу (Пазухин, 1989) и опубликованную позже (Пазухин, 2008). По сравнению с оригиналом (Пазухин, 1989) в зональном стандарте заменено название нового таксона, выделенного, но не опубликованного В.Н. Пазухиным, на валидное название: *Siphonodella kononovae* Pazukhin на *S. belkai* Dzik. Основными отличиями этого зонального стандарта от схемы Ч. Сэндберга с соавторами являются несколько измененные объем и названия зон: иной (и, очевидно, не указанный) объем зоны *Siphonodella isosticha*; зона *Siphonodella quadruplicata* вместо зоны *Lower crenulata*, зона *Siphonodella belkai* вместо зоны *Siphonodella sandbergi* (см. рис. 1). Эквивалентность последних двух зон (*Siphonodella belkai* и *Siphonodella sandbergi*) вызывает сомнение, поскольку вид *Siphonodella belkai* отмечен в зоне *Upper duplicata* (Kaiser et al., 2017). Следует указать, что и в работе В.Н. Пазухина (2008) появление *Si-*

phonodella sandbergi и *Siphonodella belkai* обозначено на разных уровнях: на приведенной им филоморфогенетической схеме *Siphonodella belkai* появляется гораздо раньше *Siphonodella sandbergi* Klapper (Пазухин, 2008, с. 41).

С самым видом-индексом зоны *Siphonodella belkai* также существует ряд проблем. Во-первых, в качестве голотипа выбран неполный экземпляр (обломок) (Dzik, 1997. Pl. 19, Fig. E), что частично компенсируется подробным описанием (Dzik, 1997, р. 153–154) на 70 экземплярах из 3 образцов (Dzik, 1997). Во-вторых, относительно редкая встречаемость вида обусловила недостаток информации о его морфологической изменчивости, в том числе об изменениях в онтогенезе и соотношении правых и левых P1 элементов. Последнее привело к описанию правых и левых элементов в качестве самостоятельных морфотипов (Kaiser et al., 2017). Следует отметить, что вольное обращение с таксономией конодонтов рода *Siphonodella* вызывает неопределенности в выделении зональных подразделений и в итоге некорректные сопоставления (Zhuravlev, Plotitsyn, 2018; Zhuravlev et al., 2021).

Задачи данной работы состоят в характеристике морфологии правых и левых P1 элементов *Siphonodella belkai* и ее изменений в онтогенезе. Их решение позволит повысить надежность таксономической идентификации зонального вида, а анализ его распространения – оценить стратиграфический объем и корреляционный потенциал одноименной зоны.

МАТЕРИАЛ

В основу работы положена авторская коллекция конодонтов *Siphonodella belkai*, насчитывающая 59 экземпляров различной сохранности (46 полных). Все полные экземпляры происходят из 5 образцов карбонатных турбидитов, отобранных из зон *S. quadruplicata* и *S. crenulata* в разрезе на руч. Константинов, бассейн р. Кожим, Приполярный Урал (Журавлев, 2003) (65°40'26.63" с. ш. 59°42'29.98" в. д.) (рис. 2). Единичные экземпляры найдены в зоне *S. crenulata* в разрезах на р. Кожим (Припо-

ОСШ		Зоны по конодонтам						
		(Sandberg et al., 1978)	(Постановления..., 2003)	(Ji, 1985)	(Журавлев, 2007)	(Becker et al., 2016)	(Hogancamp et al., 2019)	(Zhuravlev et al., 2021)
Каменноугольная система Нижний отдел	Турнейский ярус	<i>isosticha</i> - <i>U. crenulata</i>	<i>Siphonodella isosticha</i>	<i>punctatus</i>	<i>Gnathodus delicatus</i>		<i>G. punctatus</i>	
		<i>L. crenulata</i>	<i>Siphonodella quadruplicata</i> ?	<i>isosticha</i>	<i>Siphonodella quadruplicata</i>	<i>S.(S.) crenulata</i>	<i>S. crenulata</i>	<i>S. crenulata</i>
		<i>sandbergi</i>	<i>Siphonodella belkai</i> ?	<i>crenulata</i>		<i>S.(S.) quadruplicata</i>		<i>S. quadruplicata</i>
				<i>quadruplicata</i>		<i>S.(S.) sandbergi</i>	<i>S. sandbergi</i>	<i>S. sandbergi</i>
		<i>U. duplicata</i>	<i>Siphonodella duplicata</i>	<i>sandbergi</i>	<i>Siphonodella wilberti</i>	<i>S.(S.) jii</i>	<i>S. cooperi</i>	<i>S. wilberti</i>
		<i>L. duplicata</i>		<i>hassi</i>			?	
				<i>duplicata</i>	<i>Siphonodella duplicata</i>	<i>S.(S.) duplicata</i>	<i>S. duplicata</i>	<i>S. duplicata</i>
				<i>bransonii</i>		<i>S.(Eo.) bransonii</i>	<i>S. bransonii</i>	<i>S. bransonii</i>
		<i>sulcata</i>	<i>Siphonodella sulcata</i>	<i>sulcata</i>	<i>Siphonodella sulcata</i>	<i>S.(Eo.) sulcata</i> <i>Pr. kuehni</i>	<i>Pr. kockeli</i>	<i>S. sulcata</i>

Рис. 1. Сопоставление зональных схем, основанных на конодонтах рода *Siphonodella*.

Серым прямоугольником отмечен стратиграфический интервал распространения *Siphonodella belkai* Dzik по опубликованным данным (Kaiser et al., 2017).

Fig. 1. Correlation of *Siphonodella*-based conodont zonations.

The grey rectangle marks the range of *Siphonodella belkai* Dzik (Kaiser et al., 2017).

лярный Урал) и зоне *S. quadruplicata* на р. Вангыр (южная часть гряды Чернышева). Кроме авторской коллекции в морфологической характеристике были использованы опубликованные изображения представителей этого вида (Dzik, 1997; Zhuravlev, Plotitsyn, 2017; Kaiser et al., 2017).

МЕТОДЫ

Конодонтовые элементы *Siphonodella belkai* изучались комплексом методов. Из четырех экземпляров были сделаны и исследованы под электронным микроскопом (VEGA Tescan, ЦКП “Гео-наука”, г. Сыктывкар) поперечные шлифовки платформы, иллюстрирующие гистологическое строение и морфологию элементов. Три экземпляра изучены на рентгеновском микротомографе (SkyScan1272, Санкт-Петербургский горный университет, г. Санкт-Петербург) с пространственным разрешением 5 мкм при ускоряющем напряжении 70 КВ, еще из одного изготовлен толстый шлиф. Реконструированные по томограммам, шлифу и шлифовкам объемные модели использовались для детальной морфологической характеристики и создания гистологических моделей. Работа с объемными моделями проводилась в программном комплексе Rhinoceros (v. 7, персональная коммерческая лицензия). Кроме того, особенности морфологии рассматривались с помощью электронного и светового (в отраженном и проходящем свете) микроскопов.

Изучение онтогенетических изменений проводилось как на экземплярах различных стадий роста, так и по линиям роста в одном экземпляре. Благодаря тонкой платформе у *Siphonodella belkai* линии роста, подчеркнутые распределением интерламеллярной ткани на границах ламелл, хорошо видны в проходящем свете (рис. 3). Соотношение линий роста в платформе и ламелл было проконтролировано по электронно-микроскопическим фотографиям области около базальной ямки, где наблюдаются выходы на поверхность элемента всех ламелл (рис. 4). Для 7 экземпляров по линиям роста прорисованы и измерены контуры платформы на разных стадиях онтогенеза.

Биометрическое изучение P1 элементов осуществлялось по изображениям, полученным с помощью электронного и светового микроскопов. 22 полных экземпляра (13 левых и 9 правых) подвергнуты биометрическому анализу. Статистическая обработка измерений проводилась в программном пакете PAST v.4 (Hammer et al., 2001). Схема измерений приведена на рис. 3.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфологическая характеристика

Вид *Siphonodella belkai* известен исключительно по платформенным элементам, строение аппарата достоверно не известно. Поэтому далее рассматриваются только платформенные P1 элементы

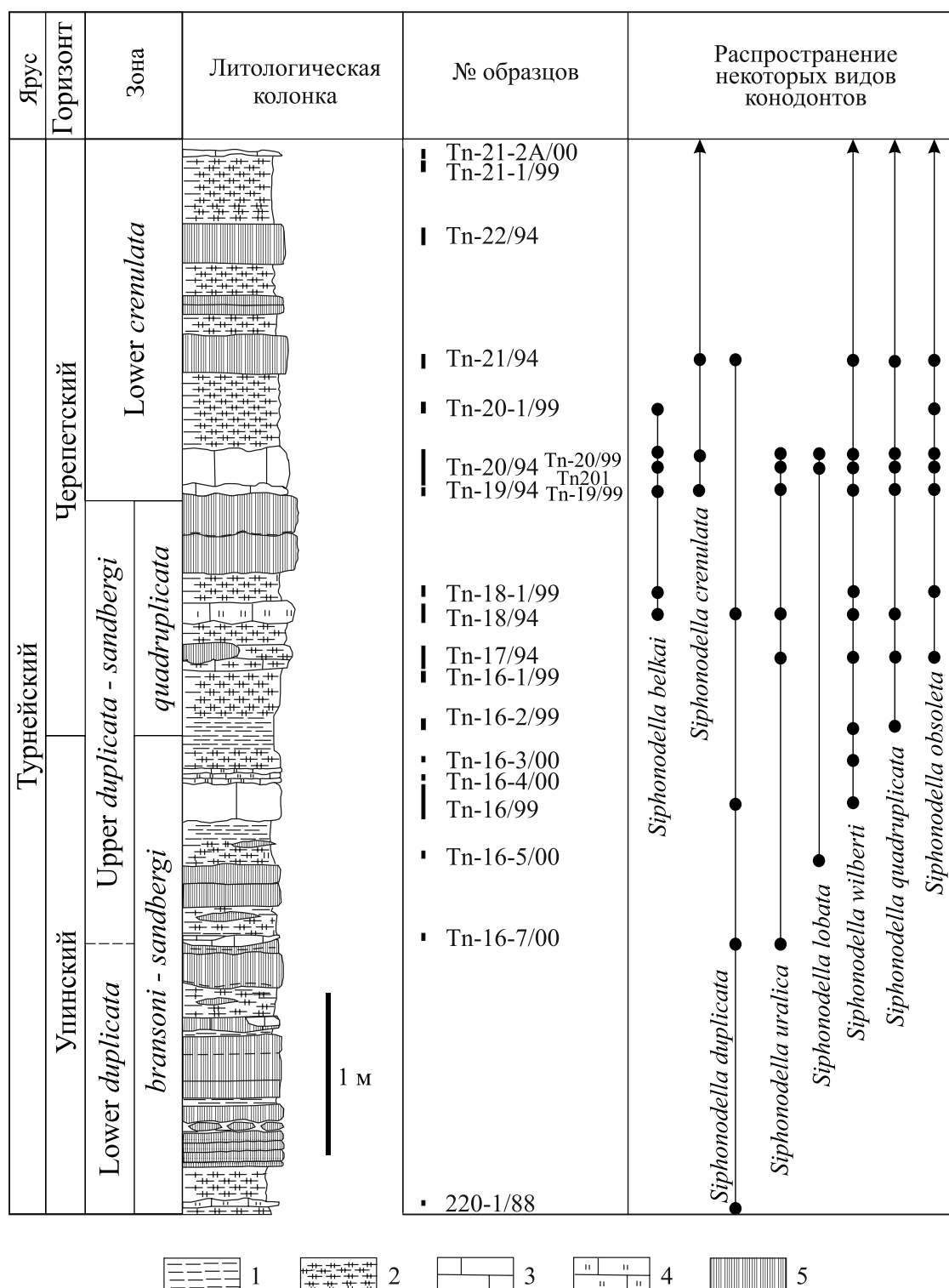


Рис. 2. Стратиграфическая колонка разреза на руч. Константинов (Приполярный Урал, бассейн р. Кожим) с распространением некоторых видов конодонтов.

1 – аргиллит, 2 – аргиллит кремнистый, 3 – известняк, 4 – известняк кремнистый (окремненный), 5 – кремнь.

Fig. 2. Stratigraphic log of the Konstantinov Creek section (Subpolar Urals, the Kozhim River basin) with ranges of some conodont species.

1 – mudstone, 2 – siliceous mudstone, 3 – limestone, 4 – siliceous limestone (silicified), 5 – flint.

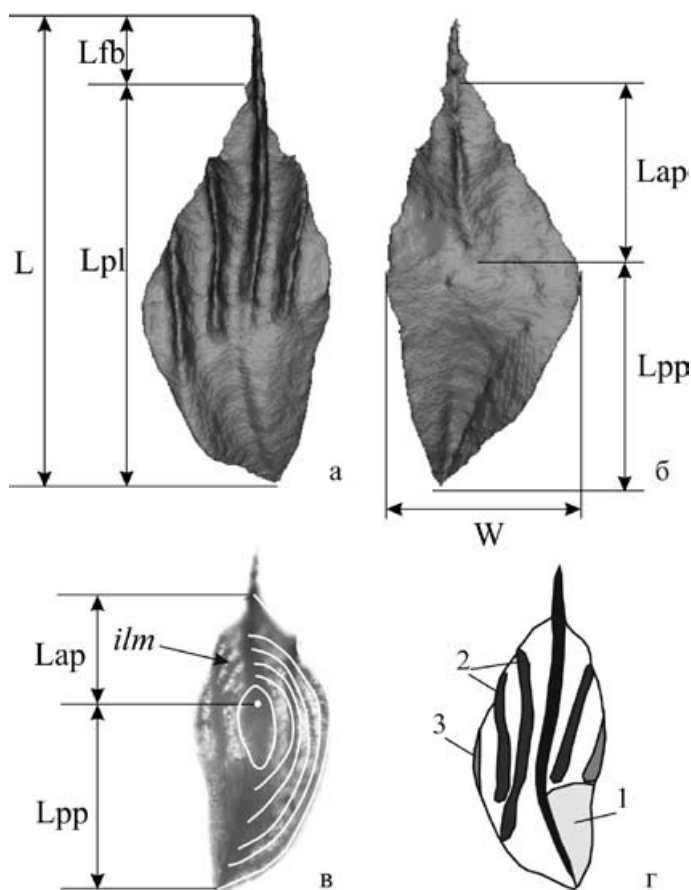


Рис. 3. Принятые в работе обозначения измерений и морфологических особенностей конодонтовых элементов *Siphonodella belkai*.

а, б – СЭМ-изображение: а – вид сверху, б – вид снизу; в – изображение в проходящем свете с прорисованными границами ламелл в платформе; г – схематический рисунок элемента: 1 – поднятие в задней части платформы, 2 – ростральный гребень, 3 – зачаточный ростральный гребень. L – длина элемента, W – ширина платформы, Lfb – длина свободного листа; Lpl – длина платформы, Lap – длина передней части платформы, Lpp – длина заднего отростка (задней части платформы), ilm – интерламеллярная ткань на границах ламелл в платформе.

Fig. 3. The measurements and morphological notations of conodont elements of *Siphonodella belkai* used in this study.

а, б – SEM image: а – oral view, б – aboral view; в – image in the transmitting light with drawing of lamella boundaries in platform; г – sketch drawing of the element: 1 – uplift in the posterior platform, 2 – rostral ridge, 3 – incipient rostral ridge. L – element length, W – platform width, Lfb – free blade length, Lpl – platform length, Lap – length of anterior platform, Lpp – length of posterior process (posterior platform), ilm – interlamellar tissue in the lamella boundaries in platform.

(рис. 5). Наиболее полная синонимика данного вида приведена в работе С. Кайзер с соавторами (Kaiser et al., 2017).

При первом описании вида (Dzik, 1997) в качестве диагностических были указаны следующие признаки: полностью гладкая и выпуклая задняя часть платформы; параллельные ростральные гребни, оканчивающиеся на уровне главного зубца; короткий передний свободный лист. Позднее этот набор был расширен и модифицирован за счет указания маленькой базальной ямки, низкого кия и возможности присутствия длинного внешнего рострального гребня, протягивающегося вдоль края платформы почти до заднего конца элемента (Kaiser et al., 2017). Кроме того, в работе С. Кайзер с соавторами (Kaiser et al., 2017) выделены два морфотипа *S. belkai*, которые различаются расположением ростральных гребней. Для первого характерно, что на внешней стороне элемента внутренний гребень заканчивается в передней части платформы, а второй гребень сливается с краем платформы в задней части. У второго морфотипа все гребни (от одного до трех) на внешней стороне элемента протягиваются назад, смыкаясь с внешним краем платформы, а внутренней стороне элемента свойственны короткие ростральные гребни, не заходящие на задний отросток. Следу-

ет отметить, что первому морфотипу принадлежат исключительно левые элементы, а второму – правые (Kaiser et al., 2017. Figs 6, 7), что и обуславливает разницу в морфологии (см. далее).

Распределение твердых тканей

В строении P1 элементов *Siphonodella belkai* участвуют четыре типа тканей: ламеллярная, интерламеллярная, параламеллярная и альбидная. Распределение тканей реконструировано на основе изучения томограмм, пришлифовок, шлифов и конодонтовых элементов в проходящем свете. На томограммах хорошо выделяются массивы, сложенные параламеллярной тканью, благодаря ее повышенной рентгеновской плотности (рис. 6).

Альбидная ткань имеет ограниченное распространение, она формирует ядра зубцов осевого гребня около базальной ямки (см. рис. 5). Большая часть осевого гребня сформирована только ламеллярной и интерламеллярной тканями. В ростральных гребнях присутствуют ламеллярная и параламеллярная ткани. Платформа состоит из ламеллярной, параламеллярной и интерламеллярной тканей, последняя образует внутренние части ламелл и создает хорошо видимые полосы, параллельные линиям роста (см. рис. 3, 4). Поднятие в задней ча-

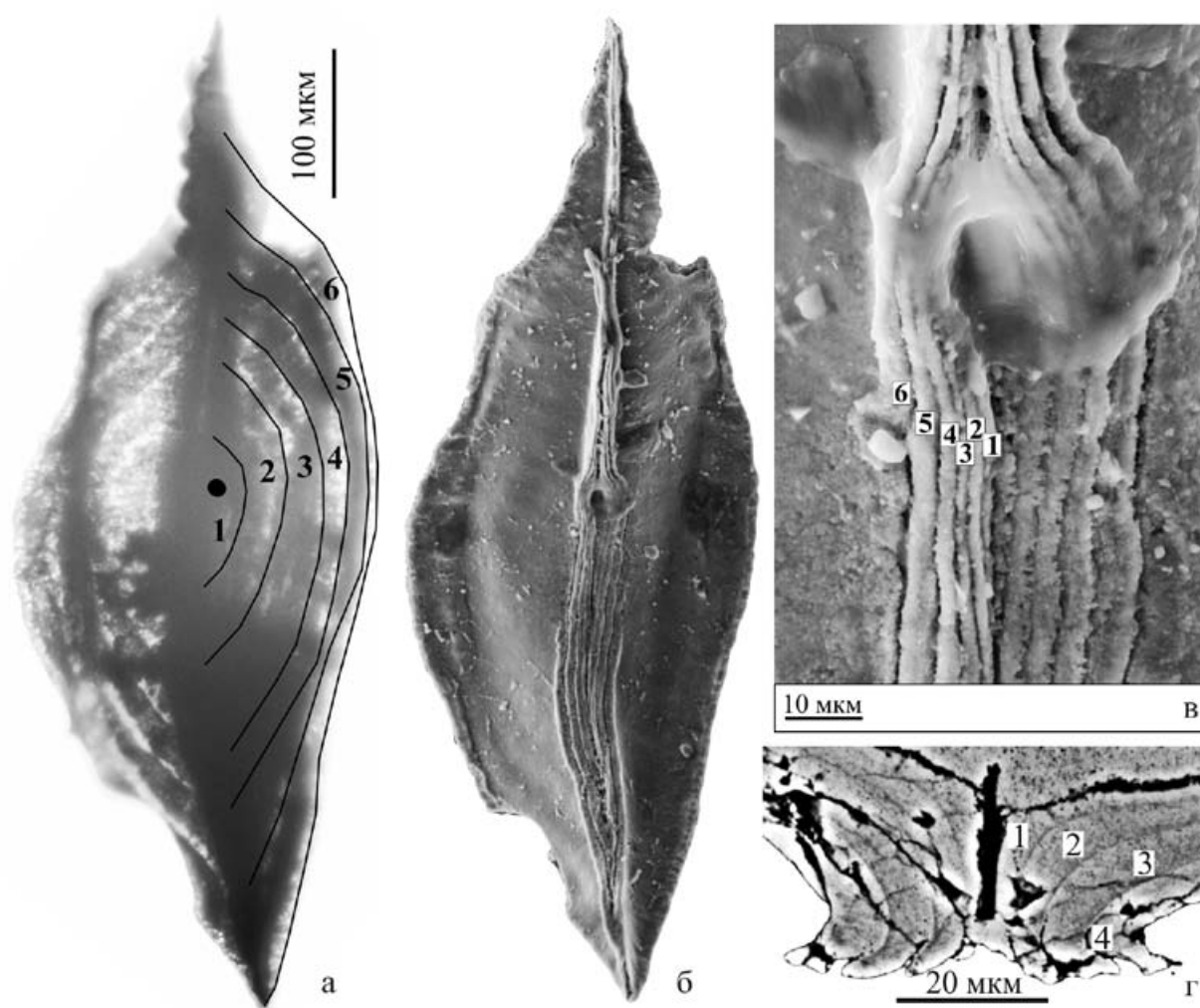


Рис. 4. Ламеллы в платформе P1 элементов *Siphonodella belkai*.

а – правый элемент в проходящем свете (обр. Tn201), точкой обозначена базальная ямка, ламеллы пронумерованы (1–6); б – тот же элемент, СЭМ-изображение, вид снизу; в – тот же элемент, увеличенный фрагмент СЭМ-изображения с базальной ямкой, ламеллы пронумерованы; г – поперечная шлифовка правого элемента в районе базальной ямки (обр. Tn201), ламеллы пронумерованы (1–4).

Fig. 4. Lamella in the platform of P1 elements of *Siphonodella belkai*.

а – dextral element in transmitting light (sample Tn201), dot marks the basal pit, lamella are numbered (1–6); б – SEM image of the same element, aboral view; в – SEM image of the basal pit of the same element, lamella are numbered; г – transverse polished section of dextral element near the basal pit (sample Tn201), lamella are numbered (1–4).

сти платформы образовано преимущественно параламеллярной тканью (см. рис. 6). Доля параламеллярной ткани в строении элемента возрастает в онтогенезе (см. рис. 6).

В целом тканевое строение P1 элементов *Siphonodella belkai* мало отличается от такового остальных сифоноделл с развитыми ростральными гребнями. Хорошо проявленная редукция альбидной ткани сближает *Siphonodella belkai* с группой “быстро эволюционирующих сифоноделл” (Sandberg

et al., 1978), к которой относятся *Siphonodella wilberti* Bardasheva, Bardashev, Weddige et Ziegler, *Siphonodella quadruplicata* (Branson et Mehl), *Siphonodella obsoleta* Hass, *Siphonodella cooperi* Hass и *Siphonodella crenulata* (Cooper). При этом данный признак отличает ранние стадии онтогенеза *Siphonodella belkai* от сходного по очертаниям платформы *Siphonodella bella* Kononova et Migdisova. У последнего вида ядра альбидной ткани присутствуют во всем осевом гребне.

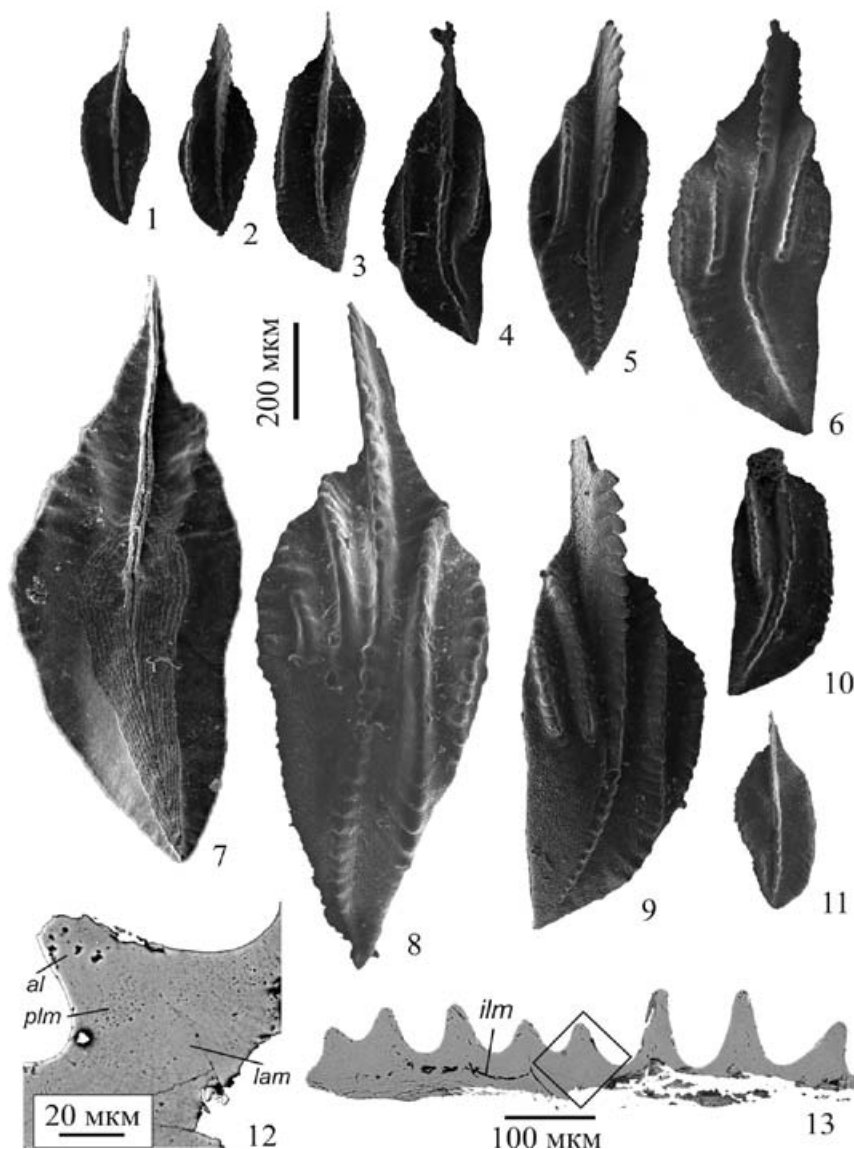


Рис. 5. Электронно-микроскопические изображения *Siphonodella belkai* Dzik.

1 – левый P1 элемент, экз. 715/23, обр. Tn79-1/95, разрез на р. Кожим, зона crenulata; 2 – левый P1 элемент, обр. Tn201D, разрез на руч. Константинов, зона crenulata; 3 – левый P1 элемент, обр. Tn201D, разрез на руч. Константинов, зона crenulata; 4 – левый P1 элемент, обр. Tn201D, разрез на руч. Константинов, зона crenulata; 5 – левый P1 элемент, экз. 715/24, обр. Tn20-3/94, разрез на руч. Константинов, зона crenulata; 6 – левый P1 элемент, экз. 518/10, обр. Tn-20-2/94, разрез на руч. Константинов, зона crenulata; 7 – правый P1 элемент, экз. 512/8-23, обр. Tn-20-2/94, разрез на руч. Константинов, зона crenulata; 8 – правый P1 элемент, экз. 518/9, обр. Tn-20-2/94, разрез на руч. Константинов, зона crenulata; 9 – правый P1 элемент, обр. Tn-20-2/94, разрез на руч. Константинов, зона crenulata; 10 – правый P1 элемент, обр. Tn201D, разрез на руч. Константинов, зона crenulata; 11 – правый P1 элемент, обр. Tn201B, разрез на руч. Константинов, зона crenulata; 12, 13 – шлифовка правого P1 элемента, обр. Tn19e/94, разрез на руч. Константинов, зона crenulata. *al* – альбидная ткань, *plm* – парамеллярная ткань, *lam* – ламеллярная ткань, *ilm* – интерламеллярная ткань.

Fig. 5. SEM images of *Siphonodella belkai* Dzik.

1 – sinistral P1 element, spec. 715/23, sample Tn79-1/95, Kozhim River section, crenulata Zone; 2 – sinistral P1 element, sample Tn201D, Konstantinov Creek section, crenulata Zone; 3 – sinistral P1 element, sample Tn201D, Konstantinov Creek section, crenulata Zone; 4 – sinistral P1 element, sample Tn201D, Konstantinov Creek section, crenulata Zone; 5 – sinistral P1 element, spec. 715/24, sample Tn20-3/94, Konstantinov Creek section, crenulata Zone; 6 – sinistral P1 element, spec. 518/10, sample Tn-20-2/94, Konstantinov Creek section, crenulata Zone; 7 – dextral P1 element, spec. 512/8-23, sample Tn-20-2/94, Konstantinov Creek section, crenulata Zone; 8 – dextral P1 element, spec. 518/9, sample Tn-20-2/94, Konstantinov Creek section, crenulata Zone; 9 – dextral P1 element, sample Tn-20-2/94, Konstantinov Creek section, crenulata Zone; 10 – dextral P1 element, sample Tn201D, Konstantinov Creek section, crenulata Zone; 11 – dextral P1 element, sample Tn201B, Konstantinov Creek section, crenulata Zone; 12, 13 – polished section of dextral P1 element, sample Tn19e/94, Konstantinov Creek section, crenulata Zone. *al* – albid tissue, *plm* – paramellar tissue, *lam* – lamellar tissue, *ilm* – interlamellar tissue.

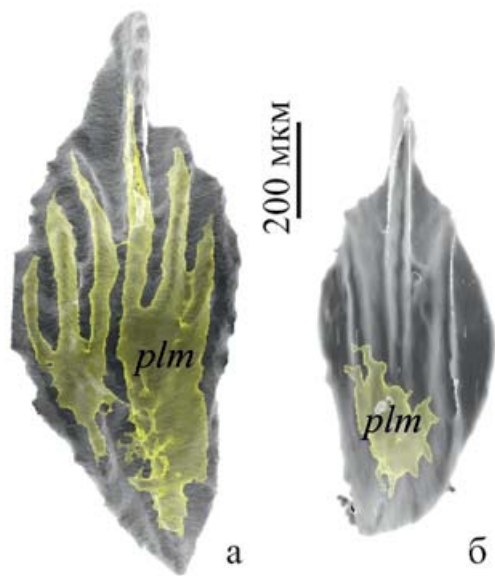


Рис. 6. Распределение параламеллярной ткани (*plm*) в P1 элементах *Siphonodella belkai* на разных стадиях онтогенеза по данным рентгеновской микротомографии.

а – поздняя стадия онтогенеза, б – ранняя.

Fig. 6. The distribution of the paralamellar tissue (*plm*) in P1 elements of *Siphonodella belkai* at different stages of ontogeny based on X-ray micro-CT.

а – late stage of ontogeny, б – early stage.

Онтогенетические изменения

Формирование ростральных гребней начинается на ранних стадиях онтогенеза, при длине элемента около 0.4–0.5 мм (четыре ламеллы в платформе) (рис. 7). У левых элементов первый ростральный гребень формируется на внешней стороне платформы, а у правых – на внутренней. Последующие гребни также сначала появляются на внешней стороне платформы у левых элементов и на внутренней – у правых, что создает асимметрию правых и левых элементов на всех стадиях онтогенеза (Zhuravlev, Plotitsyn, 2017). Два отчетливых гребня образуются при формировании пяти ламелл в платформе, а третий гребень формируется на платформе из восьми ламелл (см. рис. 7). Толщина ламелл в нижней части элемента (около кия и базальной ямки) составляет 1–6 мкм, увеличиваясь до 35–65 мкм на краях платформы. Неравномерность толщины ламелл обуславливает формирование тонкой и широкой платформы. Ее пропорции (соотношение длины и ширины), как и у большинства сифоноделл, остаются постоянными в онтогенезе; ширина платформы составляет в среднем 0.4 от ее длины (см. рис. 7). Также незначительно

меняется соотношение длины передней и задней частей платформы (до базальной ямки и после нее) как у левых, так и у правых элементов (см. рис. 7). Задняя часть на всех стадиях онтогенеза немного длиннее передней. Свободный лист на всех стадиях онтогенеза короткий, в среднем его длина составляет 0.15 от длины элемента.

На самых ранних стадиях онтогенеза формируется поднятие на задней внутренней стороне платформы. Оно не несет орнаментации, по высоте несколько ниже осевого гребня и отделено от него узкой бороздой, постепенно выполаживающейся к заднему концу элемента. На поздних стадиях онтогенеза борозда может почти полностью исчезать, а поднятие – смыкаться с осевым гребнем.

Различия левых и правых элементов

Пропорции левых и правых элементов сильно не различаются (см. рис. 6, 7). Основные морфологические различия наблюдаются в расположении ростральных гребней. Как правило, при одинаковых размерах у левых элементов на внешней стороне больше ростральных гребней, чем на внутренней, а у правых элементов – наоборот. По классификации Г. Лэйна (Lane, 1968), P1 элементы *Siphonodella belkai* относятся к III классу симметрии (зеркально асимметричные правые и левые элементы). Принадлежность к этому классу характерна для всех сифоноделл, имеющих более двух ростральных гребней (Zhuravlev, Plotitsyn, 2017).

По асимметрии зубцов свободного листа в передней части осевого гребня (уплощенная внутренняя сторона на правых элементах и внешняя на левых) предполагается смыкание P1 элементов по схеме “правый впереди левого”, что характерно для большинства озаркодинид (Purnell, Donoghue, 1997). Такая схема смыкания объясняет асимметрию в развитии ростральных гребней – ростральным гребням на одном элементе соответствуют борозды на другом (рис. 8). Вероятно, многочисленные гребни обеспечивали фиксацию взаимного положения правых и левых элементов при функционировании и препятствовали их смещению в “переднезаднем” направлении (в “анатомической” терминологии).

Суммируя все приведенные данные, можно выделить следующие диагностические признаки *Siphonodella belkai* Dzik.

1. Линзовидная, слабоасимметричная, тонкая и гладкая платформа с соотношением ширины и длины около 0.4.
2. Короткий свободный лист, составляющий около 0.15 от длины элемента.
3. Ростр, сформированный параллельными осевому гребню ростральными гребнями. Ростральные гребни короткие на внутренней стороне элемента и длинные и короткие на внешней; их

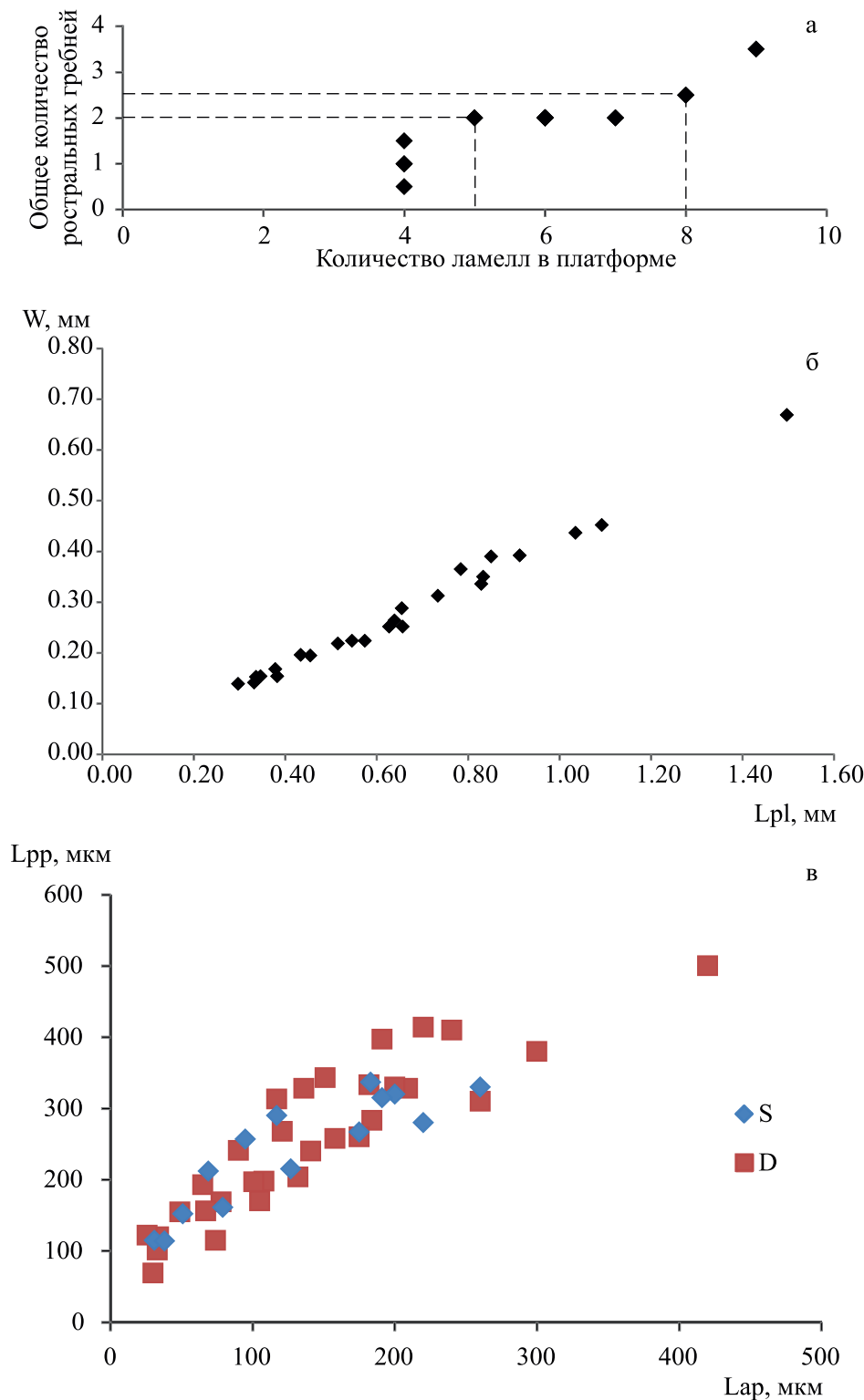


Рис. 7. Биометрические характеристики P1 элементов *Siphonodella belkai*.

а – соотношение количества ламелл в платформе и числа ростральных гребней, б – соотношение длины (Lpl) и ширины (W) платформы, в – соотношение длины передней (Lap) и задней (Lpp) частей платформы у левых (S) и правых (D) элементов.

Fig. 7. Biometry of P1 elements of *Siphonodella belkai*.

а – relation of the number of lamella in platform and the number of rostral ridges, б – length of platform (Lpl) versus platform width (W), в – relation of anterior (Lap) and posterior (Lpp) platform in sinistral (S) and dextral (D) elements.

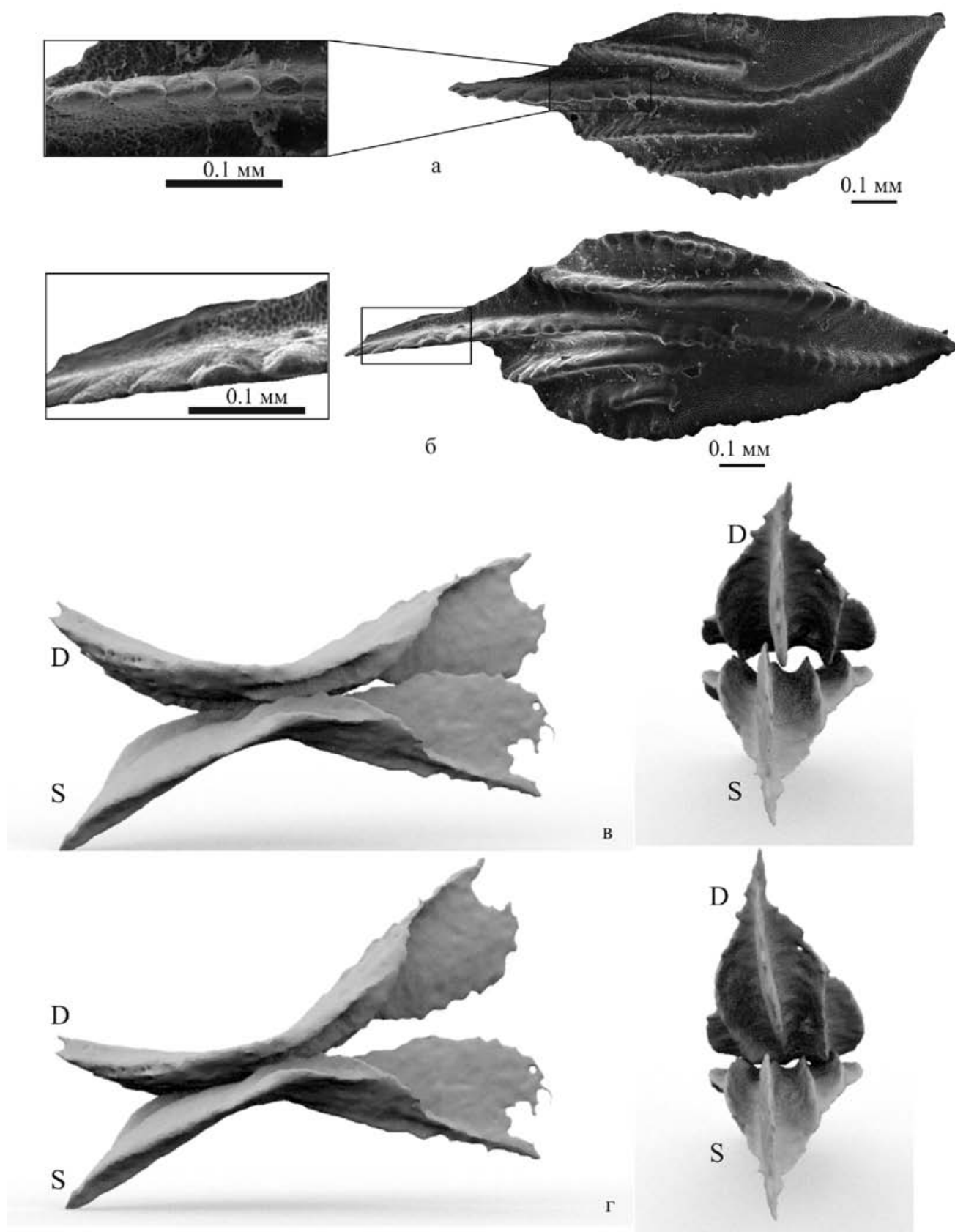


Рис. 8. Модель смыкания правых и левых P1 элементов *Siphonodella belkai* (реконструкция на основе томограмм разрозненных элементов).

а – асимметрия зубцов свободного листа у левого элемента, б – асимметрия зубцов свободного листа у правого элемента, в – взаимное расположение правого (D) и левого (S) элементов в сомкнутом положении, г – взаимное расположение правого (D) и левого (S) элементов в разомкнутом положении.

Fig. 8. Occlusion model of the sinistral and dextral P1 elements of *Siphonodella belkai* (reconstruction is based on tomograms of scattered elements).

а – asymmetry of the denticles cross-sections in free blade of the sinistral element, б – asymmetry of the denticles cross-sections in free blade of the dextral element, в – superposition of dextral (D) and sinistral (S) elements in the closed position, г – superposition of dextral (D) and sinistral (S) elements in the open position.

количество возрастает в онтогенезе. При одинаковом количестве ростральных гребней у левых элементов их больше на внешней стороне, а у правых – на внутренней.

4. Правые и левые элементы образуют зеркально-асимметричные пары, что обусловлено асимметричным развитием ростральных гребней.

5. Уплотненный в задней части псевдокиль на нижней стороне элемента.

6. В платформе и гребнях развиты массивы параламеллярной ткани; распространение альбидной ткани ограничено главным зубцом и соседними с ним зубцами осевого гребня.

Стратиграфическое и палеогеографическое распространение

Представители *Siphonodella belkai* известны из зоны sandbergi Южного Китая (Wang, Yin, 1988), Судетов и Западной Померании (Dzik, 1997); из интервала зон Upper duplicata – sandbergi Свентокшских гор (Malec, 2014); из интервала зон Upper duplicata–Lower crenulata Рейнского и Богемского массивов (Kaiser et al., 2017), Приуралья и Урала (Журавлев, 2003; Пазухин, 2008; Zhuravlev, Plotitsyn, 2017). Общий диапазон распространения вида охватывает интервал зон Upper duplicata – Lower crenulata, что примерно отвечает упинскому и черепетскому горизонтам Восточно-Европейской платформы и Западного склона Урала. Особенности стратиграфического распространения *Siphonodella belkai* относительно зональной схемы Ч. Сэндберга с соавторами (Sandberg et al., 1978) подробно рассмотрены в работе С. Кайзера с коллегами (Kaiser et al., 2017). Этими же авторами была отмечена явная диахронность первых находок данного вида.

Палеогеографически находки *Siphonodella belkai* приурочены к южным и восточным окраинам Лавруссии и восточного Палеотетиса. В бассейнах Панталассы (Северная Америка и Северо-Восточная Азия) и окраинных морях Гондваны данный вид в настоящее время не известен. Следует отметить, что представители *Siphonodella belkai* встречены только в относительно глубоководных отложениях – в фациях внешних частей карбонатных платформ и впадин на шельфе. В отложениях мелководных бассейнов, например в бассейне Мо-

сковской синеклизы и мелководной части бассейна Печорской плиты, они не известны. Также не отмечен этот вид и в батиальных отложениях (Журавлев, 2003).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Благодаря специфическим очертаниям платформы, слабому развитию структур из альбидной ткани и раннему появлению в онтогенезе ростральных гребней, экземпляры *Siphonodella belkai* уверенно диагностируются на всех стадиях онтогенеза. Основными морфологическими признаками выступают линзовидные очертания платформы с острым задним концом, наличие ростральных гребней и структур из альбидной ткани в осевом гребне только в районе базальной ямки (главного зубца). Последние два признака отличают данный вид от близкого по очертаниям платформы *Siphonodella bella*. Возможно, что *S. bella*, появившаяся в крайнем мелководье в терминальном фамене, была предком *S. belkai* (Пазухин, 2008). В этом случае переход от *S. bella* к *S. belkai* был связан не только с морфологическим усложнением P1 элемента (появление ростральных гребней) и деградацией структур из альбидной ткани, но и со сменой места обитания с мелководья на относительно глубоководную область. Значительность отличий *S. bella* и *S. belkai*, особенно в развитии ростра, позволяет предположить существование как минимум одного промежуточного вида в эволюционном переходе между этими таксонами. Вероятно, этот вид обладал линзовидной платформой с двумя короткими параллельными осевому гребню ростральными гребнями. К настоящему времени подобные формы не зафиксированы, что может быть связано с общим недостатком данных о сифоноделлах из относительно мелководных фаций. Другим возможным предком *S. belkai* может быть *S. kalvodai* Kaiser, Kumpan et Cigler, описанная из умеренно глубоководных ранне-среднетурнейских отложений Центральной Европы. При общем сходстве очертаний платформы с *S. belkai*, *S. kalvodai* обладает ростром из многочисленных (более трех) коротких гребней и относительно толстой платформой. Эволюционный переход *S. belkai* – *S. kalvodai* не подразумевает наличия неизвестных “промежуточных” таксонов и мог осуществиться за счет

ОСШ			Зоны по конодонтам		Критерии определения границ
			(Sandberg et al., 1978)	(Постановления..., 2003 с изменениями)	
Каменноугольная система	Нижний отдел	Турнейский ярус	<i>isosticha</i> - <i>U. crenulata</i>	<i>Siphonodella isosticha</i>	▼ FAD <i>Gnathodus delicatus</i>
			<i>L. crenulata</i>		▼ FAD <i>Siphonodella isosticha</i>
			<i>sandbergi</i>	<i>Siphonodella quadruplicata</i>	▼ FAD <i>Siphonodella crenulata</i>
				<i>Siphonodella belkai</i>	▼ FAD <i>Siphonodella quadruplicata</i>
			<i>U. duplicata</i>		▼ FAD <i>Siphonodella sandbergi</i>
			<i>L. duplicata</i>	<i>Siphonodella duplicata</i>	▼ FAD <i>Siphonodella belkai</i> , <i>S. mehli</i> , <i>S. wilberti</i>
			<i>sulcata</i>	<i>Siphonodella sulcata</i>	▼ FAD <i>Siphonodella bransoni</i>
					▼ FAD <i>Siphonodella sulcata</i>

Рис. 9. Предлагаемый вариант сопоставления зональных схем по конодонтам нижней части турнейского яруса нижнего отдела каменноугольной системы.

Fig. 9. Proposed correlation of the conodont zonation of the lower part of the Tournaisian (Mississippian).

удлинения ростральных гребней на внешней стороне платформы.

По сравнению с большинством видов развитых сифоноделл *Siphonodella belkai* характеризуется относительно редкой встречаемостью. Например, на изученном материале даже в тех образцах, в которых встречен данный вид, он составляет в среднем около 5% от общего числа P1 элементов. При этом все опубликованные в настоящее время находки на севере Урала и в Приуралье приурочены к верхнетурнейскому подъярису, не ниже зоны *S. quadruplicata* (черепетский горизонт). Лишь в разрезе на руч. Изъяель (юг гряды Чернышева) единичные экземпляры этого вида присутствуют также в зоне Upper *duplicata* (по устному сообщению А.Н. Плотицына, ИГ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН).

Зона *Siphonodella belkai* с подошвой, определяемой по первому появлению индекс-вида, и кровлей – по появлению *Siphonodella quadruplicata*, отвечает интервалу от зоны Upper *duplicata* до нижней части зоны *sandbergi* в зональной последовательности Ч. Сэндберга с соавторами (Sandberg et al., 1978) (рис. 9). При этом она не является стратиграфическим аналогом зоны *sandbergi*, как предполагается в зональном стандарте (Постановления..., 2003; Зональная стратиграфия..., 2006) (см. рис. 1), а также

явно нарушает филогенетический принцип построения зональной последовательности по сифоноделлам (Ziegler, Sandberg, 1994). Проследивание этой зоны возможно только в разрезах относительно глубоководных отложений на территории Евразии, а относительно редкая встречаемость вида-индекса создает сложности в надежной диагностике границ данного подразделения (см. также Kaiser et al., 2017). Все указанное делает нецелесообразным выделение зоны *Siphonodella belkai* в качестве не только стандартной, но и региональной. Она может быть использована лишь как местная зона в типовом регионе, на Южном Урале (Пазухин, 2008). Стратиграфический уровень, совпадающий с ее подошвой, гораздо лучше диагностируется по первому появлению более широко распространенного географически и менее редкого вида *Siphonodella wilberti* Bardasheva, Bardashev, Weddige et Ziegler, 2004 (= *S. hassi* Ji, 1985) (Ji, 1985; Bardasheva et al., 2004 Kaiser et al., 2017; Zhuravlev et al., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Конодонты вида *Siphonodella belkai* уверенно диагностируются по гладкой платформе линзовидной формы, несущей развитые ростральные

гребни. Правые и левые P1 элементы данного таксона образуют асимметричные пары и отличаются расположением и количеством ростральных гребней (III класс симметрии). Вид известен из разрезов умеренно глубоководных отложений Центральной и Восточной Европы и Южного Китая. Подошва зоны *Siphonodella belkai*, при ее определении по первому появлению вида-индекса, не является стратиграфическим аналогом основания зоны *sandbergi*, а близка к подошве зоны *Upper duplicata*. Выделение зоны *Siphonodella belkai* в качестве стандартной нецелесообразно из-за редкой встречаемости, ограниченного ареала и узкого фациального диапазона вида-индекса. Эта зона имеет низкий корреляционный потенциал.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Журавлев А.В. (2003) Конодонты верхнего девона–нижнего карбона Северо-Востока Европейской России. СПб.: ВСЕГЕИ, 85 с.
- Журавлев А.В. (2007) Зональная схема турнейского яруса по конодонтам. *Верхний палеозой России: стратиграфия и палеогеография*. Мат-лы Всерос. науч. конф. Казань: КФУ, 110-112.
- Зональная стратиграфия фанерозоя России. (2006) (Гл. ред. Т.Н. Корень). СПб.: ВСЕГЕИ, 256 с.
- Пазухин В.Н. (1989) Турнейские конодонты Урала: автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. М.: МГУ, 17 с.
- Пазухин В.Н. (2008) Филогения конодонтов рода *Siphonodella*. *Новости палеонтологии и стратиграфии*. Прилож. к журн. "Геология и геофизика", **10-11**, 41-44.
- Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. (2003) Вып. 34. СПб.: ВСЕГЕИ, 48 с.
- Состояние изученности стратиграфии докембрия и фанерозоя России. Задачи дальнейших исследований. Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. (2008) Вып. 38. СПб.: ВСЕГЕИ, 131 с.
- Bardasheva N.P., Bardashev I.A., Weddige K., Ziegler W. (2004) Stratigraphy and conodonts of the Lower Carboniferous of the Shishkat section (southern Tien Shan, Tajikistan). *Senckenbergiana Lethaea*, **84**(1/2), 225-301.
- Becker R.T., Kaiser S.I., Aretz M. (2016) Review of chrono-, litho- and biostratigraphy across the global Hangenberg Crisis and Devonian–Carboniferous Boundary. *Geol. Soc. London Spec. Publ.*, **423**, 355-386.
- Dzik J. (1997) Emergence and succession of Carboniferous conodont and ammonoid communities in the Polish part of the Variscan sea. *Acta Palaeontol. Polonica*, **42**, 57-170.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.*, **4**(1), 9 p. URL: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Hogancamp N.J., Stolfus B.M., Cramer B.D., Day J.E. (2019) A revised conodont zonation of the Tournaisian (Kinderhookian to lower Osagean) and implications for stratigraphic correlations in North America. *The Devonian–Carboniferous Boundary in the type area of the Mississippian*. Iowa Geological Survey Guidebook (Ed. by B.D. Cramer), **30**, 11-17.
- Ji Q. (1985) Study on the phylogeny, taxonomy, zonation and biofacies of *Siphonodella* (Conodonta). *Bull. Institute Geol. Chinese Acad. Geol. Sci.*, **11**, 51-78.
- Kaiser S.I., Becker R.T., Spalletta C., Steuber T. (2009) High-resolution conodont stratigraphy, biofacies, and extinctions around the Hangenberg event in pelagic successions from Austria, Italy, and France. *Palaeontograph. Amer.*, **63**, 99-143.
- Kaiser S.I., Kumpan T., Cigler V. (2017) New unornamented siphonodellids (Conodonta) of the lower Tournaisian from the Rhenish Massif and Moravian Karst (Germany and Czech Republic). *Neues Jahrbuch Geol. Paläontol., Abhandlungen*, **286**(1), 1-33.
- Lane H.R. (1968) Symmetry in conodont element-pairs. *J. Paleontol.*, **42**, 1258-1263.
- Malec J. (2014) The Devonian/Carboniferous boundary in the Holy Cross Mountains (Poland). *Geol. Quart.*, **58**(2), 217-234. DOI: 10.7306/gq.1142
- Purnell M.A., Donohue P.C.J. (1997) Architecture and functional morphology of the skeletal apparatus of ozarkodinid conodonts. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, **B352**, 1545-1564.
- Sandberg C.A., Ziegler W., Leuteritz K., Brill S.M. (1978) Phylogeny, speciation, and zonation of *Siphonodella* (Conodonta, Upper Devonian and Lower Carboniferous). *Newslett. Stratigr.*, **7**(2), 102-120.
- Wang C.Y., Yin B.A. (1988) Conodonts. *Devonian–Carboniferous boundary in Nanbiancun, Guilin, China. Aspects and records*. (Ed. by C.M. Yu). Beijing: Science Press, 165-195.
- Zhuravlev A.V. (2017) Shallow-water siphonodellids and definition of the Devonian–Carboniferous boundary. *Newslett. Carbonifer. Stratigr.*, **33**, 21-26.
- Zhuravlev A.V., Plotitsyn A.N. (2017) The symmetry of the rostrum as a key to taxonomy of advanced *Siphonodella* (Conodonta, Early Carboniferous). *Stratigraphy*, **14**(1-4), 213-231.
- Zhuravlev A.V., Plotitsyn A.N. (2018) Taxonomical reassignment of some siphonodellids (Conodonts, Early Carboniferous) from W. Hass's collection. *Newslett. Carbonifer. Stratigr.*, **34**, 31-34.
- Zhuravlev A.V., Plotitsyn A.N., Cigler V., Kumpan T. (2021) Taxonomic notes on some advanced Tournaisian (Mississippian) siphonodellids (Conodonta). *Geobios*, **64**, 93-101. DOI: 10.1016/j.geobios.2020.12.001
- Ziegler W., Sandberg C.A. (1994) Conodont phylogenetic-zone concept. *Newslett. Stratigr.*, **30**, 105-123.

REFERENCES

- Bardasheva N.P., Bardashev I.A., Weddige K., Ziegler W. (2004) Stratigraphy and conodonts of the Lower Carboniferous of the Shishkat section (southern Tien Shan, Tajikistan). *Senckenbergiana Lethaea*, **84**(1/2), 225-301.
- Becker R.T., Kaiser S.I., Aretz M. (2016) Review of chrono-, litho- and biostratigraphy across the global Hangenberg Crisis and Devonian–Carboniferous Boundary. *Geol. Soc. London Spec. Publ.*, **423**, 355-386.
- Dzik J. (1997) Emergence and succession of Carboniferous conodont and ammonoid communities in the Polish part of the Variscan sea. *Acta Palaeontol. Polonica*, **42**, 57-170.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and

- data analysis. *Palaeontol. Electron.*, **4**(1), 9p. URL: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Hogancamp N.J., Stolfus B.M., Cramer B.D., Day J.E. (2019) A revised conodont zonation of the Tournaisian (Kinderhookian to lower Osagean) and implications for stratigraphic correlations in North America. *The Devonian-Carboniferous Boundary in the type area of the Mississippian. Iowa Geological Survey Guidebook* (Ed. B.D. Cramer), **30**, 11-17.
- Ji Q. (1985) Study on the phylogeny, taxonomy, zonation and biofacies of *Siphonodella* (Conodonts). *Bull. Instit. Geol. Chinese Acad. Geol. Sci.*, **11**, 51-78.
- Kaiser S.I., Becker R.T., Spalletta C., Steuber T. (2009) High-resolution conodont stratigraphy, biofacies, and extinctions around the Hangenberg event in pelagic successions from Austria, Italy, and France. *Palaeontograph. Amer.*, **63**, 99-143.
- Kaiser S.I., Kumpan T., Cigler V. (2017) New unornamented siphonodellids (Conodonts) of the lower Tournaisian from the Rhenish Massif and Moravian Karst (Germany and Czech Republic). *Neues Jahrbuch Geol. Paläontol., Abhandlungen*, **286**(1), 1-33.
- Lane H.R. (1968) Symmetry in conodont element-pairs. *J. Paleontol.*, **42**, 1258-1263.
- Malec J. (2014) The Devonian/Carboniferous boundary in the Holy Cross Mountains (Poland). *Geol. Quarter.*, **58**(2), 217-234. DOI: 10.7306/gq.1142
- Pazukhin V.N. (1989) Tournaisian conodonts of Urals. Cand. geol. and min. sci. Diss. Moscow, Moscow St. Univ., 17 p. (In Russ.)
- Pazukhin V.N. (2008) Phylogeny of the conodonts of genus *Siphonodella*. *News of Paleontology and Stratigraphy: Application to J. Geol. Geofiz.*, **10-11**, 41-44. (In Russ.)
- Purnell M.A., Donohue P.C.J. (1997) Architecture and functional morphology of the skeletal apparatus of ozarkodinid conodonts. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, **B352**, 1545-1564.
- Resolutions of the interdepartmental stratigraphic committee and its standing commissions. (2003) Iss. 34. St. Petersburg, VSEGEI, 48 p. (In Russ.)
- Sandberg C.A., Ziegler W., Leuteritz K., Brill S.M. (1978) Phylogeny, speciation, and zonation of *Siphonodella* (Conodonts, Upper Devonian and Lower Carboniferous). *Newslett. Stratigr.*, **7**(2), 102-120.
- The state of knowledge of the stratigraphy of the Precambrian and Phanerozoic in Russia. Challenges for further research. Resolutions of the interdepartmental stratigraphic committee and its standing commissions. (2008) V. 38. St. Petersburg, VSEGEI, 131 p. (In Russ.)
- Wang C.Y., Yin B.A. (1988) Conodonts. *Devonian-Carboniferous boundary in Nanbiancun, Guilin, China. Aspects and records*. (Ed. by C.M. Yu). Beijing, Science Press, 165-195.
- Zhuravlev A.V. (2003) Conodonts of the Upper Devonian – Lower Carboniferous of north-east of the European Russia. St. Petersburg, VSEGEI, 85 p. (In Russ.)
- Zhuravlev A.V. (2007) Zonal chart of the Tournaisian based on conodonts. *Upper Paleozoic of Russia: stratigraphy and paleogeography. Vfterials of the All-Russian conference*. Kazan, Kazan Federal Univ. Publ., 110-112. (In Russ.)
- Zhuravlev A.V. (2017) Shallow-water siphonodellids and definition of the Devonian-Carboniferous boundary. *Newslett. Carbonifer. Stratigr.*, **33**, 21-26.
- Zhuravlev A.V., Plotitsyn A.N. (2017) The symmetry of the rostrum as a key to taxonomy of advanced *Siphonodella* (Conodonts, Early Carboniferous). *Stratigraphy*, **14**(1-4), 213-231.
- Zhuravlev A.V., Plotitsyn A.N. (2018) Taxonomical reassignment of some siphonodellids (conodonts, Early Carboniferous) from W. Hass's collection. *Newslett. Carbonifer. Stratigr.*, **34**, 31-34.
- Zhuravlev A.V., Plotitsyn A.N., Cigler V., Kumpan T. (2021) Taxonomic notes on some advanced Tournaisian (Mississippian) siphonodellids (Conodonts). *Geobios*, **64**, 93-101. DOI: 10.1016/j.geobios.2020.12.001
- Ziegler W., Sandberg C.A. (1994) Conodont phylogenetic-zone concept. *Newslett. Stratigr.*, **30**, 105-123.
- Zonal stratigraphy of Phanerozoic of Russia (2006) Ed. T.N. Korn. St. Petersburg, VSEGEI, 256 p. (In Russ.)