

УДК 56.016.3:551.734.5

ВИД *PALMATOLEPIS TATARICA* OVNATANOVA ET GATOVSKY, 2020: ИСТОРИЯ ЕГО ВЫДЕЛЕНИЯ И ИНТЕРПРЕТАЦИИ В МИРОВОЙ ЛИТЕРАТУРЕ ПО КОНОДОНТАМ ПОЗДНЕГО ДЕВОНА

© 2023 г. Н. С. Овнатанова^а, *, Л. И. Кононова^б, **

^аВсероссийский научно-исследовательский геолого-разведочный нефтяной институт, Москва, 105118 Россия

^бМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

*e-mail: ovnatanova@gmail.com

**e-mail: 2216614@list.ru

Поступила в редакцию 10.02.2022 г.

После доработки 25.08.2022 г.

Принята к публикации 25.08.2022 г.

Статья посвящена одному из широко развитых в фаменских отложениях мира представителю конодонтов группы *Palmatolepis subperlobata*, название которого в течение более полувека менялось от *Pa. subperlobata* subsp. *a* Helms, 1963 до *Pa. subperlobata helmsi* Ovnatanova, 1976 и затем *Pa. subperlobata tatarica* Ovnatanova et Gatovsky, 2020. В статье этот подвид рассматривается как самостоятельный вид, обсуждаются сходство и отличия его голотипа и голотипов видов, предложенных в качестве замены преокупированного названия. Предлагается авторская схема филогенетического развития группы *Pa. subperlobata*.

Ключевые слова: конодонты, *Palmatolepis*, биостратиграфия, поздний девон, фамен, филморфогенез

DOI: 10.31857/S0031031X23010105, **EDN:** FJVOMK

ВВЕДЕНИЕ

Более чем полуторавековая история изучения конодонтов, в т.ч. представителей позднедевонского рода *Palmatolepis* Ulrich et Bassler, открыла многие тайны возникновения и происхождения видов этого рода, что нашло отражение в многочисленных публикациях (Müller, 1956; Ziegler, 1962, 1969, 1971 и др.). По недавним подсчетам, в этом роде предложено свыше 200 видовых и подвидовых названий (Becker, Hartenfels, 2016), и их число продолжает увеличиваться. Неоднократные попытки выделения подродов не ссыкали множества сторонников, как и система мультиэлементных родов Е. Дзика (Dzik, 2006); видимо, разукрупнение этого рода еще впереди. Несомненным достижением явилась разработанная Й. Хелмсом во второй половине XX в. филморфогенетическая схема развития видов рода *Palmatolepis* в привязке к аммонитовой шкале (Helms, 1963), а в последующем — и к конодонтовой зональности. В этой схеме уже наметилось выделение ряда ветвей, которые Хелмс считал подродами, но они продолжают рассматриваться как группы близких друг к другу видов.

Последующий прогресс в изучении конодонтов был связан, в первую очередь, с установлением филогенетических связей в развитии рода *Pal-*

matolepis в фаменское время. Подробные результаты этих исследований освещены в монографии К. Цзы и В. Циглера (Ji, Ziegler, 1993) на основании обширной коллекции, полученной из разреза Лали (Lali) в Южном Китае. Этими исследователями впервые рассматривается происхождение и филогения группы *Pa. subperlobata* Branson et Mehl, 1934. Хотя виды этой группы относительно немногочисленны, они имеют существенное стратиграфическое значение, а *Pa. subperlobata* недавно предложено использовать в качестве маркера нижней границы фаменского яруса (Spaletta et al., 2017). Один из таксонов, входящих в состав этой группы, — это подвид *Pa. subperlobata tatarica* Ovnatanova et Gatovsky, 2020. Название и таксономический статус этого подвида вызывают разногласия, в связи с чем мы здесь попытаемся более обстоятельно рассмотреть его характеристику и место в общей филморфогенетической схеме группы *Pa. subperlobata*.

Виды рода *Palmatolepis* различаются на основании особенностей морфологии *Pa*-элементов. В статье при их характеристике используются морфологические термины, объяснение которых дано ранее (Барсков и др., 1987; Ovnatanova, Kononova, 2008). В аппарат входят два симметричных *Pa*-элемента, правый и левый, не отличающиеся по форме и скульптуре друг от друга, что

упрощает анализ морфологии и сравнение таксонов этого рода.

ВИД *PALMATOLEPIS TATARICA*

Первым обратил внимание на формы, похожие на *Pa. subperlobata*, но отличающиеся пережимом внутренней лопасти, Хелмс (Helms, 1963). В его статье название *P. subperlobata* n. subsp. а появляется при описании филоморфогенеза рода *Palmatolepis* (Helms, 1963, с. 458); кратко приведены признаки, отличающие его от *Pa. subperlobata*. Затем название *P. (Pand.) subperlobata* n. subsp. а находим в подписи к филоморфогенетической схеме (Helms, 1963, с. 468) и в объяснениях к фототаблицам к форме *Palmatolepis (Pand.) subperlobata* subsp. а (Helms, 1963, с. 478, 480, 482). Таким образом, Хелмс не дал этому подвиду формального описания, рассматривая такие формы только как уклоняющиеся от основного морфотипа. Аналогичные “подвиды” с буквенными названиями он предложил выделять и у ряда других видов рода *Palmatolepis*, например, *Pa. (Panderolepis) serrata* n. subsp. а, считая их не заслуживающими статуса самостоятельного таксона.

Н.С. Овнатанова (1976), учитывая накопившийся за прошедшие годы материал, пришла к выводу о том, что такие формы заслуживают выделения в качестве самостоятельного подвида, и дала ему название *Pa. subperlobata helmsi* Ovnatanova, 1976, сделав его валидным. Это решение нашло поддержку среди части конодонтологов, и название *Pa. subperlobata helmsi* присутствует в ряде публикаций (Кононова, 1979; Наседкина, Плотникова, 1979; Барсков и др., 1987; Çapkinoğlu, 1997, 2005; Стрельченко, Кручек, 2013). Одновременно автоматически появился номинативный подвид *Pa. subperlobata subperlobata* Branson et Mehl, его упоминание можно найти в целом ряде работ (напр., Деулин, 2000; Плотицын и др., 2015), но многие продолжали считать выделение подвидов у этого вида нецелесообразным, ограничиваясь только видовым названием. Поэтому элементы *Pa. subperlobata helmsi* нередко фигурируют как принадлежащие *Pa. subperlobata* s.l. (Халымбаджа, Чернышева, 1978; Халымбаджа, 1981; Wang, 1989; Кузьмин, Мельникова, 1991; Ji, Ziegler, 1993; Metzger, 1994; Savage, Yudina, 1999).

Позднее, при изучении фаменных отложений Северо-Западного Таиланда, Н. Сэведж (Savage, 2013) выделил подвид *Pa. subperlobata lapensis*, который отличается от номинативного подвида резко заостренной треугольной лопастью и заостренным задним концом; при этом, как и у *Pa. subperlobata subperlobata*, присутствует свободный лист и платформа практически гладкая (тонкошагреневая). Нами он рассматривается как самостоятельный вид.

В начале 2000-х гг. выяснилось, что, в соответствии со статьей 52.1 МКЗН (Международный..., 2000), название *Pa. subperlobata helmsi* должно считаться преокупированным, поскольку В. Циглером на год ранее был назван в честь Хелмса вид *Palmatolepis helmsi* Ziegler, 1962. Г. Клаппер с соавт. (Klapper et al., 2004) посчитали возможным использовать в качестве замещающего названия (повысив ранг подвида до вида) *Pa. lobicornis* Schülke, 1995. Этому предложению последовали, например, Г. Сильверию и др. (Silvério et al., 2021, с. 213), хотя у них в синонимике он фигурирует со старым названием *Pa. (Panderolepis) subperlobata* subsp. а.

В 2006 г. Е. Дзик (Dzik, 2006, с. 138) описал в составе аппаратного рода *Conditolepis* новый вид *C. linguiloba*, рассматриваемый им как синоним *Pa. superlobata helmsi*, но не как формальное замещающее название. В описании этого нового вида отсутствует синонимика, а для желающих ознакомиться с ней приведен перечень некоторых статей (Wolska, 1967; Wang, 1989; Ji, Ziegler, 1993; Metzger, 1994) без указания номеров таблиц и фотографий с изображением вида.

Таким образом, перечисленные выше действия не устранили омонимии названия *Pa. subperlobata helmsi*, поэтому Н.С. Овнатанова и Ю.А. Гатовский (2020) предложили для него новое название *Pa. subperlobata tatarica* Ovnatanova et Gatovsky, nom. nov. с сохранением его голотипа (Овнатанова, 1976, табл. IX, фиг. 7), что удовлетворяет требованиям МКЗН.

Род *Palmatolepis* Ulrich et Bassler, 1926

Palmatolepis tatarica Ovnatanova et Gatovsky, 2020

Palmatolepis (Panderolepis) subperlobata subspecies a: Helms, 1963, с. 458, 468, 478, 480, 482, Taf. 1, fig. 19; Taf. 2, figs. 23, 24; Taf. 3, fig. 10; text-fig. 2.17.

Palmatolepis subperlobata: Spasov, Filipović, 1966, pl. 3, figs. 1, 2; Glenister, Klapper, 1966, pl. 92, fig. 6 (только); Wolska, 1967, pl. 11, fig. 10 (только); Druce, 1976, pl. 63, fig. 3 a, b (только); Халымбаджа, Чернышева, 1978, с. 35, табл. 1, фиг. 21; Наседкина, Плотникова, 1979, табл. 3, фиг. 2; Халымбаджа, 1981, табл. 9, фиг. 11; Кузьмин, Мельникова, 1991, табл. 1, фиг. 19; Metzger, 1994, pl. 17, fig. 9 (только); Savage, Yudina, 1999, pl. 5, figs. 15, 16 (только).

Palmatolepis subperlobata subspecies a: Druce, 1976, с. 170, pl. 58, figs. 2 a—c; 5 a, b.

Palmatolepis subperlobata helmsi: Овнатанова, 1976, с. 113, табл. 9, фиг. 7 а, б; Овнатанова, 1979, pl. 1, figs. 29, 30 (только); Барсков и др., 1987, с. 29, табл. 4, фиг. 26 а, б; 28 и 30; Çapkinoğlu, 1997, pl. 3, fig. 25; Стрельченко, Кручек, 2013, табл. 1, фиг. 13.

Palmatolepis lobicornis: Klapper et al., 2004, fig. 7.30; Çapkinoğlu, 2005, табл. 4, фиг. 14, 17 (только); Бушнев и др., 2017, рис. 3, фиг. 23.

Palmatolepis linguiloba: Фортунатова и др., 2018, рис. 13, фиг. 6.

Palmatolepis subperlobata tatarica: Овнатанова, Гатовский, 2020, с. 111.

Г о л о т и п — ВНИГНИ, № 40/68, левый Ра-элемент; Татарстан, Приказанская площадь,

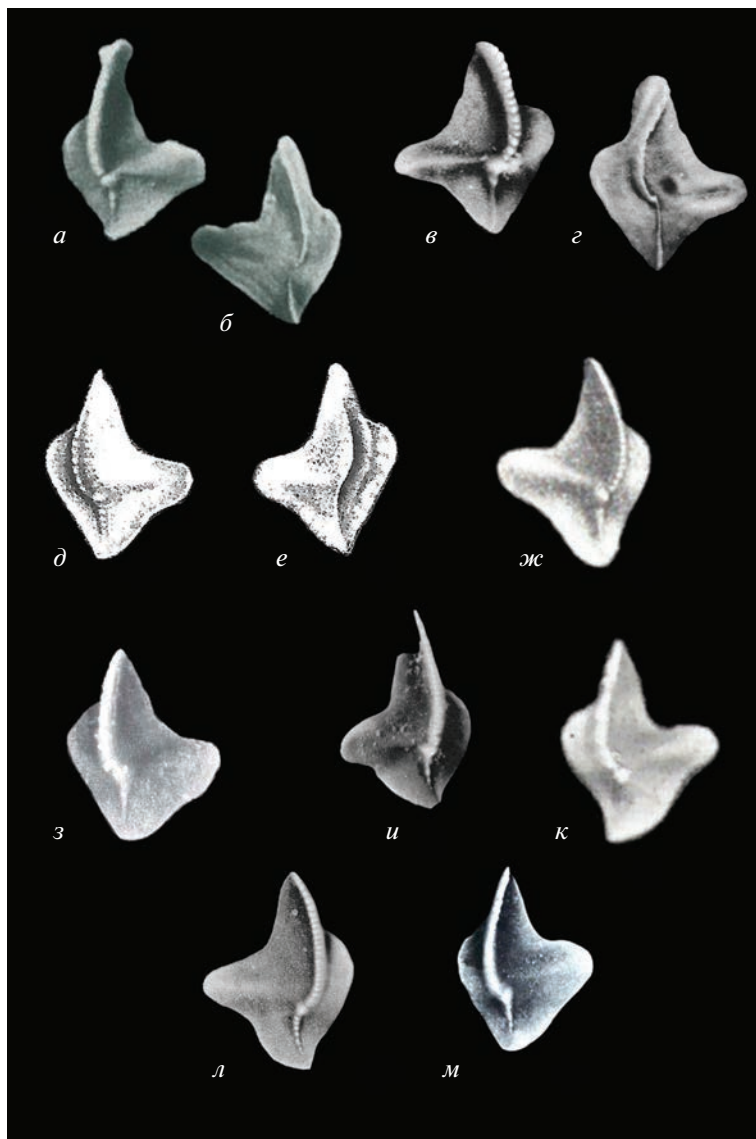


Рис. 1. Объем вида *Palmatolepis tatarica* Ovnatanova et Gatovsky, 2020 в понимании авторов статьи. На рисунке приведены изображения, заимствованные из работ разных авторов с использованными ими названиями: *а–г* — *Pa. subperlobata* subsp. *а* Helms, 1963: *а, б* — Helms, 1963, табл. 1, фиг. 19, табл. 3, фиг. 10: *а* — вид с оральной стороны; *б* — вид с абсоральной стороны; *в, г* — Druce, 1976, табл. 58, фиг. 2б, с: *в* — вид с оральной стороны, *г* — вид с абсоральной стороны; *д–з* — *Pa. subperlobata helmsi* Ovnatanova, 1976: *д, е* — Овнатанова, 1976, табл. 9, фиг. 7а, б (голотип): *д* — вид с оральной стороны, *е* — вид с абсоральной стороны; *ж* — Барсков и др., 1987, табл. 4, фиг. 30, вид с оральной стороны; *з* — Çarkinoğlu, 1997, табл. 3, фиг. 25, вид с оральной стороны; *и–л* — *Pa. subperlobata* Branson et Mehl, 1934: *и* — Glenister, Klapper, 1966, табл. 92, фиг. 6, вид с оральной стороны, *к* — Халымбаджа, 1981, табл. 9, фиг. 11, вид с оральной стороны; *л* — Metzger, 1994, табл. 17, фиг. 9, вид с оральной стороны; *м* — *Pa. lobicornis* Schülke, 1995: Klapper et al., 2004, рис. 7.30, вид с оральной стороны

скв. 116, инт. 1633.6–1630.1 м; фаменский ярус, нижнефаменский подъярус, зона *serpida*; рис. 1, *д, е* (Овнатанова, 1976, табл. 9, фиг. 7а, 7б).

О п и с а н и е (рис. 1, *а–м*; 2, *м*). Ра-элемент с относительно широкой, гладкой (тонкошагреневой) платформой треугольных очертаний. Передний край наружной стороны платформы приподнятый, выпуклый, имеет округлые очертания. Длинная округлая лопасть расположена на уровне

главного бугра и направлена вбок. Задний и передний синусы, оконтуривающие лопасть, неглубокие. Передний синус глубже заднего. Задний синус иногда чрезвычайно слабо выражен (рис. 1, *а, б*). Задний конец платформы заострен и приподнят. Свободный лист отсутствует. Осевого гребня зубчатый, сигмоидально изогнут, позади главного бугра выражен слабо. Края боковых сторон платформы подходят к осевому гребню на разных расстояниях.

Размеры голотипа в мм: $l = 0.7$ мм, $w = 0.5$ мм, где l — длина элемента, w — ширина элемента с учетом лопасти.

Изменчивость. Проявляется в вариациях длины лопасти от умеренной (рис. 1, *з, и, м*) до достаточно длинной (рис. 1, *а–ж, к*), а также в присутствии у некоторых экземпляров небольшого рудимента свободного листа. Меняется в процессе роста и задний конец платформы — от заостренного (рис. 1, *д, к*) до округлого (рис. 1, *ж, з, м*).

Сравнение. Сходен с *Pa. subperlobata* гладкой поверхностью платформы и четко выраженной лопастью, отличается относительно длинной, округлой лопастью и отсутствием свободного листа, тогда как у *Pa. subperlobata* свободный лист составляет $1/5–1/10$ длины платформы.

Распространение. Россия: Волго-Уральский регион, восточный склон Северного Урала, Тимано-Печорская провинция, зоны *serpida* — *Early marginifera*; Белоруссия, петриковский горизонт, зона *Late rhomboidea*; Германия, Босния: фаменские отложения, зона *Cheiloceras*, возможно *Platyclomenia*; Польша, Свентокшиские горы, разрез Яблони, зона *serpida*; Турция, формация Айинебуму, зона *serpida*; США, известняки Вест Рейндж и сланцы Пайлот в Неваде; Канада, формация Лонг Рапидс; Западная Австралия, формация Вирджин Хиллс.

СРАВНЕНИЕ ГОЛОТИПА *PA. TATARICA* С ГОЛОТИПАМИ *PA. LOBICORNIS* SCHÜLKE И *CONDITOLEPIS LINGUILOBA* DZIK

Голотип *Pa. tatarica* сходен с голотипом вида *Pa. lobicornis* Schülke треугольными очертаниями платформы, гладкой ее поверхностью, соединением боковых краев платформы с осевым гребнем на разных расстояниях, а также присутствием длинной лопасти. Различия выражаются в отсутствии свободного листа и рога у *Pa. tatarica*. Очертания лопасти волнистые, но без выпуклости (или рога).

Сходство голотипа *Pa. tatarica* с голотипом *Conditolepis linguiloba* Dzik проявляется в треугольных очертаниях платформы, ее гладкой поверхности, длинной округлой лопасти, отсутствии свободного листа, а также в соединении боковых сторон платформы со срединным гребнем на разных расстояниях. Основное различие проявляется в приподнятом, выпуклом, округлом очертании переднего края наружной стороны платформы у *Pa. tatarica* [этот признак был отмечен еще Хелмсом (Helms, 1963) как его утолщение в виде вздутия или выпуклости]. У голотипа *Co. linguiloba* этот признак (вздутие, выпуклость) не наблюдается; край передней части наружной стороны платформы пологий, плавно приближается к осевому гребню, не образуя выпуклости.

Различия выражаются также в разных соотношениях длины платформы к ее ширине (эта особенность становится очевидной, если мысленно убрать лопасть, искажающую эти параметры): у *Pa. tatarica* платформа относительно широкая (отношение длины платформы к ее ширине равно $2 : 1$), тогда как у *Co. linguiloba* платформа вытянута в длину (отношение длины к ширине составляет $3 : 1$). Положение лопасти у голотипа *Pa. tatarica* фиксируется на уровне главного бугра, тогда как у *Co. linguiloba* лопасть направлена к переднему концу платформы. Различия выражаются и в конфигурации переднего синуса, оконтуривающего лопасть: у *Pa. tatarica* передний синус неглубокий, пологий, тогда как у голотипа *Co. linguiloba* он глубокий. Задний конец платформы у голотипа *Pa. tatarica* слегка заострен и приподнят вверх; угол заостренности его равен 85° , тогда как у *Co. linguiloba* он составляет 60° .

Таким образом, *Pa. tatarica*, несмотря на достаточно заметное сходство с *Pa. lobicornis* и *Co. linguiloba*, является самостоятельной таксономической единицей.

СОСТАВ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ГРУППЫ *PALMATOLEPIS SUBPERLOBATA*

Вопросы филморфогенеза *Pa. subperlobata* и связанных с ним родством других видов, как известно, обсуждаются в литературе, начиная с публикации Циглера (Ziegler, 1962), в которой анализировалась ветвь *Pa. subperlobata*—*Pa. glabra*, а также в первой филморфогенетической схеме всего рода *Palmatolepis* (Helms, 1963), в которой принималось возникновение *Pa. subperlobata* s. str. от *Pa. triangularis* Sannemann, 1955, также показан подвид *Pa. (Pand.) subperlobata* n. subsp. а и его филморфогенетические связи.

Первая филморфогенетическая схема группы *Pa. subperlobata*, а также другие группы фаменских пальматолепид, рассматривались в монографии Цзы и Циглера (Ji, Ziegler, 1993) на основании коллекций, полученных при изучении разреза Лали (Lali) в Южном Китае. Позднее раннефаменские пальматолепиды, в т.ч. и группа *Pa. subperlobata*, анализировались И. Шюлке (Schülke, 1995), которым были выделены новые отнесенные к этой группе виды: *Pa. arcuata* Schülke и *Pa. lobicornis* Schülke.

В предлагаемую нами филморфогенетическую схему группы *Pa. subperlobata* включены: *Pa. subperlobata* Branson et Mehl, 1934 и возникший от него вид *Pa. tatarica* Ovnatanova et GatoVsky, 2020 (= *Pa. subperlobata* helmsi Ovnatanova, 1976), *Pa. arcuata* Schülke, 1995, *Pa. lobicornis* Schülke, 1995, *Pa. wolskiae* Ovnatanova, 1969, *Pa. circularis* Szulczewski, 1971, *Pa. linguiloba* (Dzik, 2006),

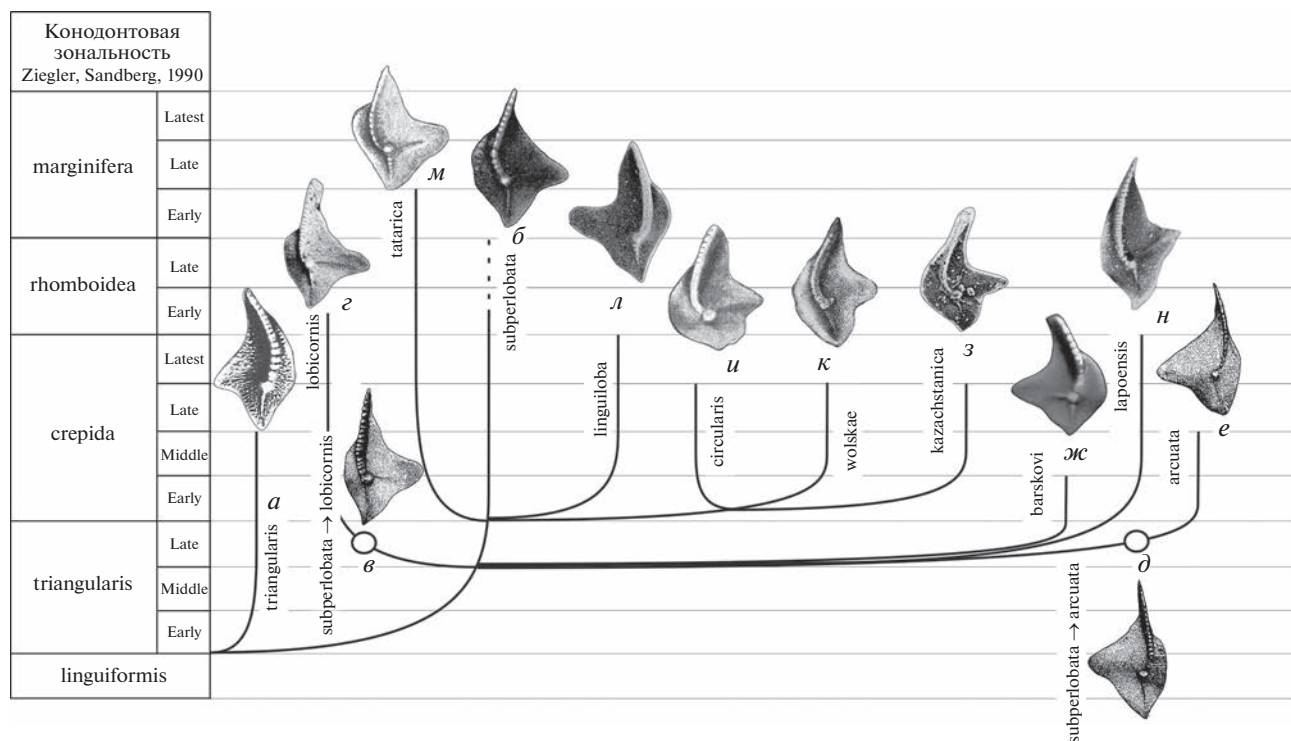


Рис. 2. Филоморфогенез группы *Palmatolepis subperlobata*: *a* — *Pa. triangularis*: Sannemann, 1955, табл. 24, фиг. 3 (голотип); *б* — *Pa. subperlobata*: Branson, Mehl, 1934, табл. 18, фиг. 11 (лектотип) (выбран: Ziegler, 1958, с. 64; изображение из: Over, 1997, табл. 10, фиг. 2); *в* — *Pa. subperlobata* Branson et Mehl, переходная форма к *Pa. lobicornis* Schülke (Schülke, 1995, рис. 26, фиг. 11); *г* — *Pa. lobicornis* Schülke: Schülke, 1995, рис. 26, фиг. 2 (голотип); *д* — *Pa. subperlobata* Branson et Mehl, переходная форма к *Pa. arcuata* Schülke (Schülke, 1995, рис. 26, фиг. 14); *е* — *Pa. arcuata* Schülke: Schülke, 1995, рис. 26, фиг. 5 (голотип); *ж* — *Pa. barskovi* Tagarieva et Artyushkova: Тагариева, Артюшкова, 2020, рис. 4, фиг. 1а (голотип); *з* — *Pa. kazachstanica* Kuzmin: Кузьмин, 1992, табл. 1, фиг. 4 (голотип); *и* — *Pa. circularis* Szulczewski: Szulczewski, 1971, табл. 15, фиг. 6а (голотип); *к* — *Pa. wolskae* Ovnatanova: Овнатанова, 1969, табл. 1, фиг. 6 (голотип); *л* — *Pa. linguiloba* (Dzik): Dzik, 2006, рис. 101 N (голотип); *м* — *Pa. tatarica* Ovnatanova et Gatovsky: Овнатанова, 1976, табл. 9, фиг. 7 (голотип); *н* — *Pa. lapoensis* Savage: Savage, 2013, фиг. 11.8 (голотип).

Pa. barskovi Tagarieva et Artyushkova, 2020, *Pa. kazachstanica* Kuzmin, 1992 (= *Pa. angulata* Johnston et Chatterton, 2001) и *Pa. lapoensis* Savage, 2013 (= *Pa. subperlobata lapoensis* Savage, 2013). Для облегчения восприятия морфологических особенностей нами приведены изображения голотипов всех видов этой группы (рис. 2), филогенетические связи которых рассматриваются в настоящей статье в привязке к конодонтовой зональности шкалы Циглера и Ч. Сандберга (Ziegler, Sandberg, 1990).

Вид *Pa. tenuipunctata* Sannemann, 1955, являющийся предковой формой для группы *Pa. glabra*, возможно, является самым поздним, терминальным членом группы *Pa. subperlobata*, так как у него чрезвычайно слабо выражена лопасть, но при этом сохраняется гладкая поверхность платформы — характерный признак этой группы. Авторы настоящей статьи разделяют мнение о родственной связи видов *Pa. tenuipunctata* и *Pa. glabra*, высказанное Циглером (Ziegler, 1962) и Хелмсом (Helms, 1963).

Родоначальник рассматриваемой группы, вид *Pa. subperlobata* (рис. 2, б), произошел от *Pa. triangularis* Sannemann (рис. 2, а) во время зоны Early triangularis, унаследовав от предка треугольные очертания платформы, хорошо выраженную лопасть и свободный лист. Существенным изменениям подверглась поверхность платформы за счет исчезновения бугорковой скульптуры, в результате чего она стала гладкой. В дальнейшем у большинства видов, произошедших от *Pa. subperlobata*, исчезает свободный лист.

Во время зоны Late triangularis от *Pa. subperlobata* возникает *Pa. arcuata* (рис. 2, е). Он связан с *Pa. subperlobata* предполагаемой переходной формой, изображенной Шюльке (Schülke, 1995, рис. 26, фиг. 14), она приведена здесь на рис. 2, д. У этой формы есть сходство с предком, выраженное в треугольных очертаниях платформы, гладкой поверхности, четко выраженной лопасти и наличии свободного листа. В процессе эволюционного перехода у *Pa. arcuata* происходило выпрямление переднего синуса и удлинение лопасти. Вид этот возник во время зоны Late triangu-

laris и завершил развитие в конце зоны Middle crepida (Schülke, 1995).

Во время зоны *triangularis* (возможно, *Late triangularis*, когда одновременно от *Pa. subperlobata* появляются *Pa. lobicornis*, *Pa. arcuata* и *Pa. barskovi*) возникает вид *Pa. lapoensis* (рис. 2, *н*), унаследовавший от предка треугольные очертания платформы, свободный лист и почти гладкую поверхность платформы. У него произошло углубление переднего синуса и выпрямление заднего синуса, а также изменились очертания лопасти — она стала заостренно-треугольной. Край передней части наружной стороны платформы становится близким к прямому, в отличие от предка, у которого эта часть платформы округлая. *Pa. lapoensis* распространен в зонах *triangularis* и *crepida* и до сих пор обнаружен только в Таиланде (Savage, 2013).

Вид *Pa. lobicornis* (рис. 2, *г*) произошел от *Pa. subperlobata* во время зоны *Late triangularis* и связан с предком переходной формой, которая сходна с *Pa. subperlobata* треугольными очертаниями платформы, гладкой поверхностью и хорошо выраженной лопастью, а также присутствием свободного листа и сигмоидально изогнутого осевого гребня, заканчивающегося вблизи заднего конца платформы. По-видимому, именно такая переходная форма приведена Шюльке на рисунке филогенетической схемы развития группы *Pa. subperlobata* (Schülke, 1995, рис. 26, фиг. 4). Она приведена нами здесь на рис. 2, *в*. У этой формы наблюдается небольшая извилистость края внутренней стороны платформы. В процессе развития вида *Pa. lobicornis* на переднем крае лопасти образуется утолщение в виде небольшого “рога” (рис. 2, *г*). Стратиграфическое распространение *Pa. lobicornis* охватывает зону *Late triangularis*—начало зоны *rhomboidea*.

От *Pa. subperlobata* во время зоны *Late triangularis* происходит *Pa. barskovi* (рис. 2, *ж*). От предка он унаследовал треугольные очертания платформы и ее гладкую поверхность, но исчез свободный лист. Отличительная особенность вида проявляется в высокой передней части осевого гребня, состоящей из узких заостренных зубцов, постепенно понижающихся и резко заканчивающихся до достижения ими главного бугра. Отличительная особенность *Pa. barskovi*, а именно — прерывистость осевого гребня, не была отмечена нами ранее у франских пальматолепид (Ovnatanova, Kononova, 2008), не зафиксирована она также и у фаменских видов. Это позволяет условно считать ветвь *Pa. barskovi* тупиковой. Подобная прерывистость осевого гребня изредка проявляется у некоторых других конодонтов, например, у *Polygnathus corpulentus* Gagiev et Kononova, у которого осевой гребень в средней части прерывается, становится едва заметным и в виде цепочки мелких

бугорков прослеживается вновь ближе к заднему концу платформы (Гагиев и др., 1987). Распространение *Palmatolepis barskovi* охватывает зоны *Late triangularis*—*Early crepida*.

В начале времени зоны *Early crepida* от *Pa. subperlobata* возникают *Pa. tatarica*, *Pa. wolskae* и, возможно, *Pa. linguiloba*. Вид *Pa. tatarica* (рис. 2, *м*) сохранил от предка гладкую поверхность платформы, ее треугольные очертания и сигмоидальный осевой гребень, но исчез свободный лист, углубился передний синус, и удлинилась лопасть. Передний край наружной стороны платформы стал приподнятым, выпуклым и округлым. Этот вид существовал в диапазоне зон *Early crepida*—*Early marginifera* включительно.

Вид *Pa. linguiloba* (рис. 2, *л*) унаследовал от *Pa. subperlobata* треугольные очертания платформы и ее гладкую поверхность, однако произошло сокращение длины свободного листа, вплоть до его полного исчезновения, удлинение лопасти и углубление переднего синуса (угол, образованный краями синуса, становится равным 90°). Нельзя исключить происхождение *Pa. linguiloba* и от *Pa. tatarica* за счет удлинения платформы, приведшего к исчезновению выпуклости и приподнятости переднего края наружной стороны платформы. Диапазон распространения вида охватывает зону *crepida*.

Вид *Pa. wolskae* (рис. 2, *к*) ответвился от *Pa. subperlobata* и сохранил гладкую поверхность платформы и небольшую лопасть, но абрис платформы стал неправильно-овальным, исчез свободный лист, передний и задний синусы стали более глубокими. Задний конец платформы приобрел языковидные очертания. Распространен в зонах *Early crepida*—*Late? crepida*.

Во время зоны *Early crepida* от *Pa. wolskae* возникает *Pa. circularis* (рис. 2, *и*), также с гладкой поверхностью платформы, небольшой лопастью и без свободного листа. Но у него платформа приобретает округлые очертания, сокращаются размеры лопасти, заостряется ее окончание. Лопасть очерчена относительно глубокими передним и задним синусами. Позади заднего синуса увеличивается степень выпуклости края платформы. Осевого гребень заканчивается, достигнув главного бугра, а задний гребень исчезает. Распространен в зонах *Early*—*Late*—*Latest? crepida*.

Во время зоны *Early crepida* от *Pa. wolskae* возникает и вид *Pa. kazakhstanica* (рис. 2, *з*). От предка он унаследовал гладкую поверхность платформы, языковидный контур заднего конца, отсутствие свободного листа. Однако произошло удлинение лопасти, углубление переднего и заднего синусов; края переднего синуса сходятся под углом 90°. Этот вид встречается в интервале зон *Early crepida*—*Late crepida*. К *Pa. kazakhstanica* можно отнести экземпляры, определенные под

различными названиями: *Pa. aff. circularis* (Sandberg, Ziegler, 1973, табл. 1, фиг. 1–12), *Pa. wolskae* [Klapper, Lane, 1985, рис. 15.1, 15.2?, 15.4, 15.5; Johnston, Chatterton, 1991, табл. 1, фиг. 22; Metzger, 1994, рис. 7.8, 7.9, 7.13 (только)]. Позднее Д. Джонстон и Б. Чаттертон описали аналогичные формы под новым названием *Palmatolepis angulata* из разрезов Канады (Johnston, Chatterton, 2001, с. 22, 23; табл. 5, фиг. 15–19; табл. 6, фиг. 4, 5), так как статья А.В. Кузьмина (1992) им была неизвестна. Авторы этого вида предполагали его возникновение от *Pa. wolskae* или форм близких к нему за счет удлинения лопасти. Вид *Pa. kazakhstanica* описан из фаменских отложений (зона *crepida*) Атасуйского рудного района в Центральном Казахстане (Кузьмин, 1992). В Канаде вид *Pa. angulata* известен из пачки Морро формации Пализер (Paliser), охватывающей верхнюю часть зоны Lower *crepida* и нижнюю часть зоны Upper *crepida* (Johnston, Chatterton, 2001, с. 23). В США *Pa. angulata* обнаружен в штате Невада в известняках Вест Рэндж в Бактрийских горах под названием *Pa. wolskae* (Metzger, 1994). Мы считаем, что все эти экземпляры должны быть отнесены к *Pa. kazakhstanica*, как опубликованному раньше, чем *Pa. angulata*, и, поэтому, имеющему приоритет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение характеристик голотипов видов *Pa. tatarica* Ovnatanova et Gatovsky, 2020, *Pa. lobicornis* Schülke, 1995 и *Pa. linguiloba* (Dzik, 2006) позволило доказать, что вид *Pa. tatarica* является самостоятельной систематической единицей. Намечены филогенетические связи между видами группы *Pa. subperlobata*, куда входит и вид *Pa. tatarica* (рис. 2).

Состав группы *Pa. subperlobata* расширен: наряду с подвидом *Pa. subperlobata* subsp. а Helms, 1963 (= *Pa. tatarica*) и видами *Pa. wolskae* и *Pa. circularis*, ранее рассматриваемыми в составе этой группы (Ji, Ziegler, 1993), в группу *Pa. subperlobata* включены также виды *Pa. linguiloba*, *Pa. kazakhstanica* (= *Pa. angulata*), *Pa. arcuata*, *Pa. lobicornis*, *Pa. lapoensis*, наряду с *Pa. barskovi* Tagarieva et Artushkova, 2020, установленным недавно в фаменских отложениях Южного Урала (Тагариева, Артюшкова, 2020).

Авторы искренне благодарны А.С. Алексееву за конструктивную критику, ценные замечания и моральную поддержку. Неоценимую техническую помощь при подготовке настоящей рукописи к печати авторам оказали М.В. Васильева и А.К. Бернада.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барсков И.С., Алексеев А.С., Кононова Л.И., Мигдисова А.В. Определитель конодонтов верхнего девона и карбона. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. 144 с.
- Бушнев Д.А., Плотицын А.Н., Груздев Д.А., Бурдельная Н.С. Органическое вещество фаменских отложений южной части гряды Чернышева (разрез на р. Изьяель) // Нефтегазовая геология. Теория и практика. 2017. Т. 12. № 3. С. 1–17.
- Гагиев М.Х., Кононова Л.И., Пазухин В.Н. Конодонты // Фауна и биостратиграфия пограничных отложений девона и карбона Берчогур (Мугоджары). М.: Наука, 1987. С. 91–97.
- Деулин Ю.В. Конодонты верхнедевонских отложений севера Тимано-Печорской провинции и их стратиграфическое значение. Автореф. дисс. ... канд. геол.-мин. наук. Казань, 2000. 22 с.
- Кононова Л.И. Значение конодонтов для стратиграфии фаменских и турнейских отложений Урала // Конодонты Урала и их стратиграфическое значение. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 72–93.
- Кузьмин А.В. Использование конодонтов для расчленения фаменских отложений Атасуйского рудного района (Центральный Казахстан) // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1992. № 8. С. 30–40.
- Кузьмин А.В., Мельникова Л.И. Расчленение по конодонтам франских и нижнефаменских отложений южной части Хорейверской впадины (Тимано-Печорская провинция) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1991. Т. 66. № 3. С. 62–72.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4-е. СПб.: ЗИН РАН, 2000. 221 с.
- Наседкина В.А., Плотникова Н.П. О верхнедевонских конодонтах на восточном склоне Северного Урала // Конодонты Урала и их стратиграфическое значение. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 52–68.
- Овнатанова Н.С. Новые верхнедевонские конодонты центральных районов Русской платформы и Тимана // Тр. ВНИГНИ. 1969. Вып. 93. С. 139–141.
- Овнатанова Н.С. Новые позднедевонские конодонты Русской платформы // Палеонтол. журн. 1976. № 2. С. 106–115.
- Овнатанова Н.С., Гатовский Ю.А. *Palmatolepis subperlobata tatarica* nov. sp. — новое подвидовое название для фаменского (верхний девон) подвида *Palmatolepis subperlobata helmsi* Ovnatanova, 1976 (Conodonta) // Палеонтол. журн. 2020. № 3. С. 111.
- Плотицын А.Н., Мизенс А.Г., Безносова Т.М. К стратиграфии пограничных фран-фаменских отложений р. Шарью (гряда Чернышева) // Вестн. Ин-та геол. Коми НЦ УрО РАН. 2015. № 11. С. 13–18.
- Стрельченко Т.В., Кручек С.А. Стратиграфия нижнефаменских отложений Припятского прогиба (Белоруссия) по конодонтам // Стратигр. Геол. корреляция. 2013. Т. 21. № 2. С. 22–42.
- Тагариева Р.Ч., Артюшкова О.В. Конодонтовая зональность нижнефаменских отложений карбонатных разрезов западного склона Южного Урала // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2020. Т. 95. № 2. С. 26–41.
- Фортулатова Н.К., Зайцева Е.Л., Кононова Л.И. и др. Литолого-фациальная и биостратиграфическая характеристика верхнедевонских отложений опорной скважины 1 Мелекесская (Мелекесская впадина, Волго-

- Уральская область) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2018. Т. 93. № 5–6. С. 3–49.
- Халымбаджа В.Г. Конодонты верхнего девона востока Русской платформы, Южного Тимана, Полярного Урала и их стратиграфическое значение. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1981. 216 с.
- Халымбаджа В.Г., Чернышева Н.Г. Конодонты верхне-девонских отложений центральной части Волго-Уральской области и их стратиграфическое значение // Стратиграфия и палеонтология палеозоя востока Русской платформы. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1978. С. 3–42.
- Becker R.T., Hartenfels S. Species list of *Palmatolepis* // Subcommittee on Devonian Stratigraphy. Newsletter. 2016. № 31. P. 35–44.
- Branson E.B., Mehl M.G. Conodonts from the Grassy Creek Shale of Missouri // Missouri Univ. Studies. 1934. V. 8. № 3. P. 171–259.
- Çapkinoglu Ş. Conodont fauna and biostratigraphy of the Famennian of Büyükkada, İstanbul, Northwestern Turkey // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 1997. V. 35. № 2. P. 165–185.
- Çapkinoglu Ş. Upper Devonian (Upper Frasnian – Lower Famennian) conodont biostratigraphy of the Ayineburnu Formation (İstanbul Zone, NW Turkey) // Geol. Carpathica. 2005. V. 56. № 3. P. 223–236.
- Druce E.C. Conodont Biostratigraphy of the Upper Devonian reef complexes of the Canning Basin, western Australia // Bull. Austral. Bur. Miner. Res. Geol. Geophys. 1976. № 158. 303 p.
- Dzik J. The Famennian “Golgen age” of conodonts and ammonoids in the Polish part of the Variscan sea // Palaeontol. Pol. 2006. № 63. 359 p.
- Glenister B.F., Klapper G. Upper Devonian conodonts from the Canning Basin, western Australia // J. Paleontol. 1966. V. 40. № 4. P. 777–842.
- Helms J. Zur “Phylogenese” und Taxionomie von *Palmatolepis* (Conodontida, Oberdevon) // Geologie. 1963. Bd 12. № 4. S. 449–485.
- Ji Q., Ziegler W. The Lali section: An excellent reference section for Upper Devonian in South China // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 1993. № 157. 183 p.
- Johnston D.I., Chatterton B.D.E. Famennian conodont biostratigraphy of the Palliser Formation, Rocky Mountains, Alberta and British Columbia // Bull. Geol. Surv. Canada. 1991. № 417. P. 163–183.
- Johnston D.I., Chatterton B.D.E. Upper Devonian (Famennian) conodonts from the Palliser Formation and Wabamun Group, Alberta and British Columbia, Canada // Paleontogr. Canad. 2001. № 19. 154 p.
- Klapper G., Lane H.R. Upper Devonian (Frasnian) conodonts of the *Polygnathus* biofacies, N.W.T., Canada // J. Paleontol. 1985. V. 59. № 4. P. 904–951.
- Klapper G., Uyeno T.T., Armstrong D.K., Telford P.G. Conodonts of the Williams Island and Long Rapids Formations (Upper Devonian, Frasnian-Famennian) of the Onakawana B drillhole, Moose River Basin, Northern Ontario, with a revision of Lower Famennian species // J. Paleontol. 2004. V. 78. № 2. P. 371–387.
- Metzger R.A. Multielement reconstructions of *Palmatolepis* and *Polygnathus* (Upper Devonian, Famennian) from the Canning Basin, Australia, and Bactrian Mountain, Nevada // J. Paleontol. 1994. V. 68. № 3. P. 617–647.
- Müller K.J. Zur Kenntnis der Conodonten-Fauna des europäischen Devons, 1. Die Gattung *Palmatolepis* // Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges. 1956. № 494. 70 s.
- Over D.J. Conodont biostratigraphy of the Java Formation (Upper Devonian) and the Frasnian-Famennian boundary in western N.Y. State // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1997. № 321. P. 161–177.
- Ovnatanova N.S. Frasnian–Famennian conodonts of the Volgo-Ural Region // Serv. Geol. Belg. Prof. Pap. 1979. № 161. P. 62–70.
- Ovnatanova N.S., Kononova L.I. Frasnian conodonts from Eastern Russian Platform // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 10. P. 997–1166.
- Sandberg C.A., Ziegler W. Refinement of standard Upper Devonian conodont zonation, based on sections in Nevada and West Germany // Geol. Palaeontol. 1973. V. 7. P. 97–122.
- Sannemann D. Beitrag zur Untergliederung des Oberdevons nach Conodonten // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1955. Bd 100. № 8. S. 324–331.
- Savage N.M. Late Devonian conodonts from Northwestern Thailand. Eugene: Trinity Press, 2013. 48 p.
- Savage N.M., Yudina A.B. Late Devonian Syv'yu River Section, Timan Pechora basin, Northwestern Russia // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 1999. V. 37. № 2–3. P. 361–373.
- Schülke I. Evolutive Prozesse bei *Palmatolepis* in der frühen Famenne-Stufe (Conodonta, Ober-Devon) // Göttingen Arb. Geol. Paläontol. 1995. № 67. 108 s.
- Silvério G.G., Valenzuelo-Ríos J.I., Liao J. Upper Frasnian and lower Famennian (Upper Devonian) conodonts of the Compte section (Spanish Central Pyrenees) // Spanish J. Palaeontol. 2021. V. 36. № 2. P. 205–220.
- Spaletta C., Perri M.C., Over D.J., Corradini C. Famennian (Upper Devonian) conodont zonation: revised global standard // Bull. Geosci. 2017. V. 92. № 1. P. 31–57.
- Spasov H., Filipović I. The conodont fauna of the older and younger Palaeozoic in southeastern and northwestern Bosnia // Geol. Glasn. 1966. V. 11. P. 33–54 (In Bulgarian).
- Szulczewski M. Upper Devonian conodonts, stratigraphy and facial development in the Holy Cross Mts. // Acta Geol. Pol. 1971. V. 21. № 1. 129 p.
- Wang C.Y. Devonian conodonts of Guangxi // Mem. Nanjing Inst. Geol. Paleontol. 1989. V. 11. P. 51–96 (in Chinese).
- Wolska Z. Upper Devonian conodonts from the southwest region of the Holy Cross Mountains, Poland // Acta Palaeontol. Pol. 1967. V. 12. № 4. P. 363–456.
- Ziegler W. Conodontenfeinstratigraphische Untersuchungen an der Grenze Middledevon/Oberdevon und in der Adorfstufe // Hess. L.-Amt. Bodenforsch. Notizbl. 1958. № 87. S. 7–77.
- Ziegler W. Taxionomie und Phylogenie Oberdevonischer Conodonten und ihre stratigraphische Bedeutung // Hess. L.-Amt. Bodenforsch. Abh. 1962. № 38. 166 S.
- Ziegler W. Eine neue Conodonten-Fauna aus dem höchsten Oberdevon // Forstsch. Geol. Rheinland Westfalen. 1969. № 17. S. 343–360.
- Ziegler W. Conodont Stratigraphy of the European Devonian // Mem. Geol. Soc. Amer. 1971. № 127. P. 227–284.
- Ziegler W., Sandberg C.A. The Late Devonian standard conodont zonation // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 1990. № 121. 115 p.

**The Species *Palmatolepis tatarica* Ovnatanova et Gatovsky, 2020:
History of Its Separation and Interpretation in the World Literature
on Conodonts of the Late Devonian**

N. S. Ovnatanova¹, L. I. Kononova²

¹*Research Geological Oil Institute, Moscow, 105118 Russia*

²*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

The article is devoted to a subspecies of *Pa. subperlobata*, the name of which changed for more than half a century from *Pa. subperlobata* subsp. a of Helms to the name *Pa. subperlobata helmsi* Ovnatanova, 1976 and subsequent renames associated, as it turned out later, with the preoccupation of the name *helmsi*. In the article, this subspecies is considered as an independent species and the similarities and differences of the holotype species *Pa. tatarica* Ovnatanova et Gatovsky, 2020 (= *Pa. subperlobata helmsi* Ovnatanova) with the holotypes of species recommended as replacement of the preoccupied name are discussed. The author's scheme of phylogenetic development of the *Pa. subperlobata* group is proposed.

Keywords: microfossils (conodonts), biostratigraphy, Late Devonian, Famennian, phylomorphogenesis