

УДК 551.7+56.016.3

DOI: 10.24930/1681-9004-2020-20-4-471-485

Общие закономерности в развитии гжельско-ассельских конодонтов

В. В. Черных

Институт геологии и геохимии УрО РАН, 620016, г. Екатеринбург, ул. Акад. Вонсовского, 15, e-mail: chernykh@igg.uran.ru

Поступила в редакцию 30.01.2019 г., принята к печати 08.04.2019 г.

Предмет исследования. Рассматриваются особенности эволюционного изменения гжельско-ассельских конодонтов. **Материалы.** Используются данные по уральским и североамериканским конодонтам. **Результаты.** Установлен циклический характер изменения морфологии Pa-элемента в процессе эволюционного развития представителей рода *Streptognathodus*. Морфологические эволюционные тренды постепенного развития чередуются с периодами быстрого появления группы форм оригинального строения. Виды этой группы характеризуются широким распространением и коротким временем существования. Такие виды используются в качестве маркеров границ стратиграфических подразделений. Нижняя граница гжельского яруса определяется по появлению видов группы *simulator*; виды группы *isolatus* маркируют нижнюю границу ассельского яруса. Модель ансамблевой эволюции родственных видов используется для объяснения направленного изменения морфологии конодонтов. Сальтационное появление определенного признака объясняется феноменом эволюционных осцилляций. **Выводы.** На основании установленного чередования периодов медленной и быстрой морфологической эволюции конодонтов делается вывод о половом размножении этой группы организмов.

Ключевые слова: гжельские конодонты, ассельские конодонты, цикличность развития, группы конодонтов, ансамблевая эволюция, эволюционные осцилляции, пунктуализм

Источник финансирования

Работа выполнена в рамках НИР государственного задания ИГГ УрО РАН (№ АААА-А18-118052590025-8)

General regularities in the development Gzhelian-Asselian conodonts

Valery V. Chernykh

Zavaritsky Institute of Geology and Geochemistry, Ural Branch of RAS, 15 Akad. Vonsovsky st., Ekaterinburg 620016, Russia, e-mail: chernykh@igg.uran.ru

Received 30.01.2019, accepted 08.04.2019

Subject of study. The features of the evolutionary changing of Gzhelian-Asselian conodonts are examined. **Materials.** The data on Ural and North American conodonts are used. **Results.** The cyclic type of change of the Pa-element morphology in the process of the evolutionary development of the representatives of the genus *Streptognathodus* is established. Morphological evolutionary trends of gradual development alternate with the periods of the rapid appearance of a group of the forms of original constitution. The species of this group are characterized by wide distribution and short lifetime. Such species are used as the markers of the boundaries of stratigraphic subdivisions. Lower boundary of Gzhelian is determined by the appearance of species of the group *simulator*; the species of group *isolatus* mark lower boundary of Asselian. Model of the ensemble evolution of the related species is used for explaining the directed change in the morphology of conodonts. The saltational appearance of the determined indication is explained by the phenomenon of evolutionary oscillations. **Conclusion.** We can make conclusion about the sexual multiplication of this group of the organisms according to the established alternation of the periods of the slow and rapid morphological evolution of conodonts.

Keywords: Gzhelian conodonts, Asselian conodonts, cyclic recurrence of development, groups of conodonts, ensemble evolution, evolutionary oscillations, punctualism

Funding information

This work was carried out as part of the research of the state assignment of the IGG UB RAS (No. АААА-А18-118052590025-8)

Для цитирования: Черных В.В. (2020) Общие закономерности в развитии гжельско-ассельских конодонтов. *Литосфера*, **20**(4), 471–485. DOI: 10.24930/1681-9004-2020-20-4-471-485

For citation: Chernykh V.V. (2020) General regularities in the development Gzhelian-Asselian conodonts. *Litosfera*, **20**(4), 471–485. DOI: 10.24930/1681-9004-2020-20-4-471-485

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Конодонты давно и успешно используются для решения основных вопросов стратиграфии верхнего палеозоя. К настоящему времени по результатам изучения конодонтов построены детальные биохронологические шкалы для отложений девонского, каменноугольного и пермского возраста, которые позволяют выполнить зональное расчленение и провести широкие (межрегиональные) корреляции выделенных подразделений.

В настоящей работе приводятся данные об особенностях эволюционного развития гжельско-ассельских конодонтов и обсуждаются возможности их использования для детальной стратиграфии. Основным фактическим материалом явились сведения о распределении конодонтов в уральских разрезах западного склона Южного Урала, таких как разрезы Усолка (и дублирующий его разрез Дальний Тюлькас), Никольский, описанные ранее (Черных, 2005, 2006, 2012а). Кроме этого, при определении биозон всех встреченных конодонтов учтены также данные по разрезу Айдаралаш (Chernykh, Ritter, 1997) и разрезам Мидконтинента (Ritter, 1995; Boardman, 1999; Barrick et al., 2004; Boardman, Wardlaw, Nestell, 2009). Биозоны видов конодонтов, наиболее важных для стратиграфии гжельских и ассельских отложений, приведены в недавних публикациях (Черных, 2016, 2017) и используются в настоящей работе (табл. 1, 2).

Сохраняющиеся в ископаемом состоянии скелетные образования конодонтофорид встречаются в подавляющем большинстве случаев в виде разрозненных элементов. Эти микроскопические дискретные элементы подразделяются на несколько морфологических разновидностей. Одна из них, называемая *пектиниформным*, или Ра-элементом, отличается от прочих не только морфологией, но и значительно большей скоростью изменения в процессе эволюции группы. Прочие, так называемые *рамыформные*, элементы характеризуются значительной консервативностью. Рамиформные элементы практически не принимаются в расчет при видовой систематике конодонтов и редко используются для решения стратиграфических задач.

При систематической обработке коллекционного материала по конодонтам и, в частности, при установлении и определении видовых таксонов приходится опираться главным образом на морфологические особенности Ра-элемента. Применяемая традиционная биномиальная номенклатура не должна вводить в заблуждение относительно действительного таксономического значения используемого при этом признака – строения Ра-элемента. Виды конодонтов, установленные по особенностям морфологии единственного элемента скелета, едва ли можно отождествить с “нормальными” биологическими видами. Не исключено, что выделенный

подобным образом как “вид” данный Ра-элемент может присутствовать у некоторого количества реальных видов конодонтофорид. Не исключено и то, что несколько различающиеся по строению Ра-элементы могут присутствовать у одного и того же вида. По-видимому, более приемлемым названием для отдельных состояний Ра-элементов, изменяющихся в процессе эволюции группы, является “форма”. В настоящей работе я не стану отказываться от традиционного “видового” обозначения Ра-элементов и буду использовать оба названия – и “вид”, и “форма”. Однако, как бы ни были названы члены, например, конодонтовой хроноклины – виды или формы, должно быть ясно, что речь идет о последовательности определенных состояний изменяющегося Ра-элемента в процессе эволюции данной группы конодонтов.

Отмечу также, что с большой долей вероятности можно предположить, что Ра-элемент эволюционирует в течение длительного времени как целостная структура и является гомологичным для большой группы конодонтофорид. Об этом свидетельствует не только общность в их строении у разных родов (критерий специального качества), но и возможность создания из них филетического ряда, отражающего трансформацию одних Ра-элементов в другие, более поздние по времени существования (критерий непрерывности, или критерий переходных форм).

ЗОНАЛЬНАЯ ШКАЛА ГЖЕЛЬСКО-
АССЕЛЬСКОГО ИНТЕРВАЛА
ПО КОНОДОНТАМ

Построенные на основе эволюционной последовательности Ра-элементов биохронологические шкалы я называю *мерономическими* (Черных, 2016), в отличие от традиционных в стратиграфии *таксономических* шкал, построенных на основе последовательности видов ископаемых.

В качестве базиса при построении зональных шкал там, где это оказалось возможным, использовались морфологические тренды, установленные при изучении особенностей эволюционного развития Ра-элемента представителей рода *Streptognathodus*. Разработанная к настоящему времени зональная шкала (Черных, 2005, 2006, 2012а) для гжельского и ассельского ярусов приведена на рис. 1. Эта шкала хорошо зарекомендовала себя при корреляции отдаленных разрезов и использовалась для определения биозон гжельских и ассельских видов конодонтов (см. табл. 1, 2).

Гжельские конодонты относятся к родам *Idiognathodus*, *Streptognathodus*, *Gondolella*, *Gondolelloides* и к эндемичному роду *Solkognathus*. Представители рода *Idiognathodus* прекращают свое существование в первой половине гжельского века (зона *virgilicus*). Формы, отнесенные к родам *Gondolella*,

Таблица 1. Биозоны видов гжельских конодонтов

Table 1. Biozones of the species of the Gzhelian conodonts

Касимов- ский	Гжельский						Ассель- ский	Ярус
<i>firmus</i>	<i>simulator</i>	<i>vitali</i>	<i>virgilicus</i>	<i>simplex</i>	<i>bellus</i>	<i>wabaunsensis</i>	<i>isolatus</i>	Зона Конодонты
								<i>S. crassus</i>
								<i>S. dolioliformis</i>
								<i>S. firmus</i>
								<i>S. gracilis</i>
								<i>S. pawhuskaensis</i>
								<i>S. pictus</i>
								<i>S. praenuntius</i>
		aff.						<i>S. zethus</i>
								<i>I. excedus</i>
								<i>I. magnificus</i>
								<i>I. toretzianus</i>
								<i>I. undatus</i>
	?							<i>G. magna</i>
								<i>S. auritus</i>
								<i>S. elegantulus</i>
								<i>S. gravis</i>
		aff.						<i>S. luganicus</i>
								<i>S. simulator</i>
								<i>S. sinistrum</i>
								<i>I. lobulatus</i>
								<i>S. stigmatis</i>
								<i>S. oppletus</i>
								<i>S. vitali</i>
								<i>I. tersus</i>
			?					<i>S. elongatus</i>
								<i>I. comprimerus</i>
								<i>I. insolitus</i>
								<i>I. suspectus</i>
								<i>I. celator</i>
			?					<i>Go. canadensis</i>
								<i>Go. sp. A</i>
								<i>S. postsimulator</i>
								<i>S. virgilicus</i>
								<i>S. ineptus</i>
								<i>S. triangularis</i>
			aff.					<i>S. simplex</i>
				aff.				<i>S. bellus</i>
								<i>S. tenuialveus</i>
				aff.				<i>S. longilatus</i>
							aff.	<i>S. bonus</i>
								<i>S. costaeiflabellus</i>
								<i>S. brownvillensis</i>
								<i>S. fissus</i>
								<i>S. variabilis</i>
								<i>S. limulus</i>
								<i>So. velivolus</i>
								<i>S. acuminatus</i>
								<i>S. wabaunsensis</i>
								<i>S. longus</i>
								<i>S. nodulinaris</i>
								<i>S. isolatus</i>

Примечание. S. – Streptognathodus, I. – Idiognathodus, G. – Gondolella, Go – Gondolelloides, So. – Solkognathus; темные линии – биозоны видов конодонтов.

Note. S. – Streptognathodus, I. – Idiognathodus, G. – Gondolella, Go – Gondolelloides, So. – Solkognathus; the dark lines – biozones of the species of conodonts.

Таблица 2. Биозоны видов ассельских конодонтов

Table 2. The biozones of the species of the Asselian conodonts

Гжел- ский	Ассельский							Сакмар- ский	Ярус
<i>wabaun- sensis</i>	<i>isolatus</i>	<i>glenisteri</i>	<i>cristellaris</i>	<i>constrictus</i>	<i>fusus</i>	<i>postfusus</i>	<i>monstra</i>		Зона Конодонты
									<i>S. acuminatus</i>
									<i>S. bellus</i>
									<i>S. bonus</i>
									<i>S. wabaunsensis</i>
									<i>S. glenisteri</i>
									<i>S. nodularis</i>
									<i>S. rectangularis</i>
									<i>S. bipartitus</i>
									<i>S. distortum</i>
									<i>S. russoflangulatus</i>
									<i>S. invaginatus</i>
									<i>S. isolatus</i>
									<i>S. semiglomus</i>
									<i>S. deflexus</i>
									<i>S. grandis</i>
									<i>S. paraisolatus</i>
									<i>S. profundus</i>
									<i>S. recreatus</i>
									<i>S. tumeous</i>
									<i>S. plenus</i>
									<i>S. costalis</i>
									<i>S. latus</i>
									<i>S. cristellaris</i>
									<i>S. sigmoidalis</i>
									<i>M. adentata</i>
									<i>M. belladontae</i>
									<i>S. constrictus</i>
									<i>S. longissimus</i>
									<i>S. mizensi</i>
									<i>S. postsigmoidalis</i>
									<i>S. adversus</i>
									<i>S. fusus</i>
									<i>S. verus</i>
									<i>S. anaequalis</i>
								aff.	<i>S. lanceatus</i>
									<i>S. postfusus</i>
									<i>Sw. expansus</i>
									<i>M. striata</i>
									<i>M. simulata</i>
									<i>S. barskovi</i>
									<i>S. postconstrictus</i>
									<i>A. paralautus</i>
									<i>M. pseudostriata</i>
									<i>M. arcuata</i>
									<i>M. uralensis</i>
									<i>Sw. merrilli</i>
									<i>M. dentiseparata</i>
									<i>M. monstra</i>

Примечание. S. – Streptognathodus, M. – Mesogondolella, Sw. – Sweetognathus; темные линии – биозоны видов конодонтов.

Note. S. – Streptognathodus, M. – Mesogondolella, Sw. – Sweetognathus; the dark lines – biozones of the species of conodonts.

Пермская система	Нижний отдел	Сакмарский ярус	
		Ассельский ярус	<i>M. monstra</i> <i>S. postfusus</i> <i>S. fusus</i> <i>S. constrictus</i> <i>S. cristellaris</i> <i>S. glenisteri</i> <i>S. isolatus</i>
Каменноугольная система	Верхний отдел	Гжельский ярус	<i>S. wabaunsensis</i> <i>S. bellus</i> <i>S. simplex</i> <i>S. virgilicus</i> <i>S. vitali</i> <i>S. simulator</i>
		Касимовский ярус	<i>S. firmus</i>

Рис. 1. Зональная шкала гжельско-ассельского интервала по конодонтам.

S. – *Streptognathodus*, M. – *Mesogondolella*.

Fig. 1. The conodont zonal scale of the Gzhelian-Asselian interval.

S. – *Streptognathodus*, M. – *Mesogondolella*.

Gondolelloides, *Solkognathus*, редки. Основную часть конодонтов составляют виды рода *Streptognathodus*. Они известны начиная со среднего карбона, продолжают существовать в позднем карбоне и являются самыми многочисленными в гжельское и ассельское время.

При построении зональной биохронологической шкалы гжельского яруса использована хроноклина, установленная на основе эволюционной последовательности представителей рода *Streptognathodus* (рис. 2). Инициальный член этой последовательности – вид *S. firmus* Kozitskaya – обладает массивной узкой V-образной в поперечном сечении платформой и длинной сплошной или в задней части бугорчатой кариной, достигающей или почти достигающей заднего конца платформы. У после-





























Гжельский ярус			Ассельский ярус
Зоны по конодонтам			
simplex	bellus	wabaunsensis	isolatus
       	       	       	      
firmus	simulator	vitali	virgilicus
Касимовский ярус	Гжельский ярус		

Рис. 2. Последовательность видов-индексов зональных подразделений гжельского яруса.

1 – *S. firmus* Kozitskaya, 2 – *S. simulator* Ellison, 3 – *S. vitali* Chernykh, 4 – *S. virgilicus* Ritter, 5 – *S. simplex* Gunnell, 6 – *S. bellus* Chernykh, 7 – *S. wabaunsensis* Gunnell, 8 – *S. isolatus* Chernykh, Ritter et Wardlaw. Пояснения см. в тексте.

Fig. 2. Sequence of the species-indices of the zonal subdivisions of Gzhelian stage.

1 – *S. firmus* Kozitskaya, 2 – *S. simulator* Ellison, 3 – *S. vitali* Chernykh, 4 – *S. virgilicus* Ritter, 5 – *S. simplex* Gunnell, 6 – *S. bellus* Chernykh, 7 – *S. wabaunsensis* Gunnell, 8 – *S. isolatus* Chernykh, Ritter et Wardlaw. Explanation see in the text.

дующих членов хроноклины происходит постепенное раскрытие платформы и сокращение размеров карины, сплошной в передней части и дифференцированной на отдельные бугорки в задней части у видов *S. vitali* Chernykh и *S. virgilicus* Ritter. Последующее развитие такого морфотипа по описан-

ному тренду приводит к появлению вида *S. bellus* Chernykh, обладающего удлинёнными передними ветвями парапетов, уплощённой передней частью платформы со срединной бороздой, подавляющей или прерывающей поперечные ребра, и сплошной укороченной кариной.

В дальнейшем на внутренней боковой поверхности платформы на уровне окончания карины появляются нодулярные образования, тесно сближенные с ребристым внутренним парапетом (*S. wabaunsensis* Gunnell). На этой основе уже в ассельское время формируются морфотипы группы *S. isolatus* Chernykh, Ritter et Wardlaw с дополнительной внутренней нодулярной лопастью, отделенной от внутреннего парапета подковообразной бороздой.

К сожалению, этот ряд не образует достаточной основы для построения непрерывной зональной шкалы и в него пришлось ввести виды, не имеющие отношения к описанной хроноклине, – *S. simulator* Ellison в качестве индикатора нижней границы гжельского яруса и *S. simplex* Gunnell для заполнения пробела между зонами *virgicus* и *bellus* (см. рис. 2).

Таким образом, к настоящему времени зональная шкала гжельского яруса включает в себя шесть зональных подразделений (*simulator*, *vitali*, *virgicus*, *simplex*, *bellus*, *wabaunsensis*), использование которых позволяет выполнить межрегиональные и глобальные корреляции (Черных, 2012б).

Родовой состав конодонтов ассельского яруса столь же беден, сколь и гжельский. Здесь также доминируют представители рода *Streptognathodus*, с середины ассельского века к ним присоединяются мезогондолеллы и в конце – конодонты рода *Sweetognathus*.

За основу зональной шкалы ассельского яруса взята стрептогнатодусовая хроноклина *S. isolatus* – *S. glenisteri* – *S. cristellaris* – *S. sigmoidalis* – *S. postsigmoidalis* – *S. constrictus* – *S. fusus* – *S. postfusius* (рис. 3).

Инициальный вид этой хроноклины *S. isolatus* характеризуется развитием дополнительной боковой лопасти с размещенными на ней нодулями. В дальнейшем наблюдаются постепенное сокращение количества нодулярных образований (*S. glenisteri*), их слияние в короткие ребра (*S. cristellaris*), исчезновение дополнительной лопасти, на месте которой образуется глубокий синус (*S. sigmoidalis*, *S. postsigmoidalis*, *S. constrictus*), постепенно становящийся все менее (*S. fusus*) и менее (*S. postfusius*) выраженным. Хроноклина устанавливается по многочисленным переходным формам, занимающим последовательное стратиграфическое положение в разрезе.

Зональная шкала ассельского яруса позволяет выполнить корреляцию уральских разрезов с одновозрастными разрезами Северной Америки (Мид-

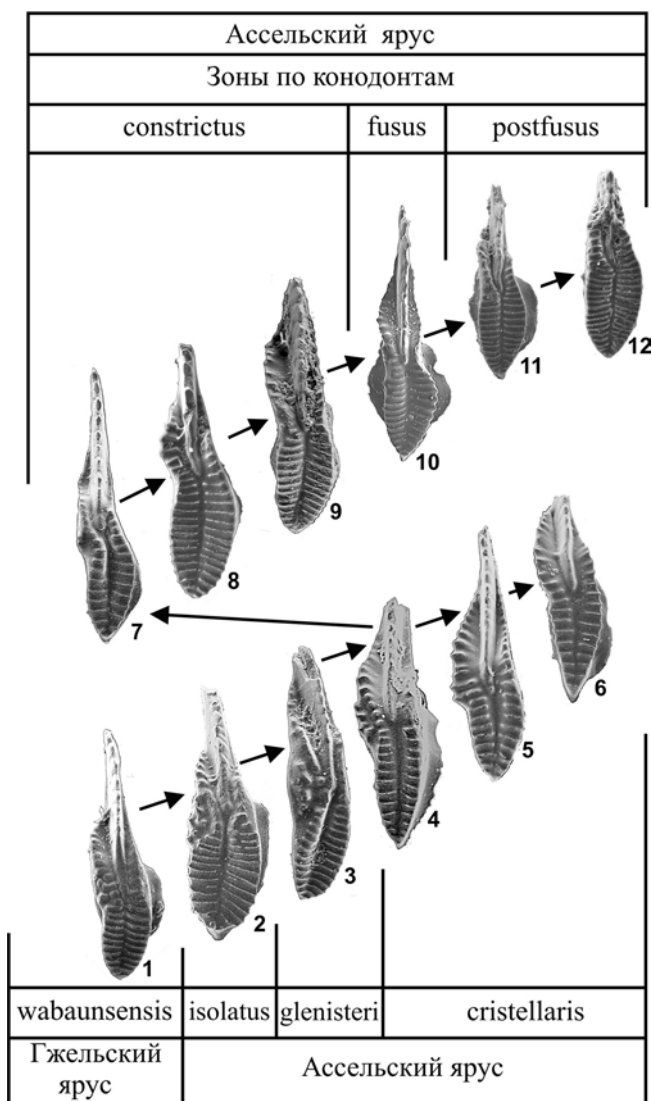


Рис. 3. Последовательность видов-индексов зональных подразделений ассельского яруса.

1 – *S. wabaunsensis* Gunnell; 2 – *S. isolatus* Chernykh, Ritter et Wardlaw; 3 – *S. glenisteri* Chernykh et Ritter; 4 – *S. cristellaris* Chernykh et Reshetkova; 5 – *S. recreates* Chernykh; 6 – *S. plenus* Chernykh; 7 – *S. sigmoidalis* Chernykh et Ritter; 8 – *S. postsigmoidalis* Chernykh; 9 – *S. constrictus* Reshetkova et Chernykh; 10 – *S. fuscus* Chernykh et Reshetkova; 11 – переходная форма от *S. fuscus* Chernykh et Reshetkova к *S. postfuscus* Chernykh et Reshetkova; 12 – *S. postfuscus* Chernykh et Reshetkova. Пояснения см. в тексте.

Fig. 3. Sequence of the species-indices of the zonal subdivisions of Asselian stage.

1 – *S. wabaunsensis* Gunnell; 2 – *S. isolatus* Chernykh, Ritter et Wardlaw; 3 – *S. glenisteri* Chernykh et Ritter; 4 – *S. cristellaris* Chernykh et Reshetkova; 5 – *S. recreates* Chernykh; 6 – *S. plenus* Chernykh; 7 – *S. sigmoidalis* Chernykh et Ritter; 8 – *S. postsigmoidalis* Chernykh; 9 – *S. constrictus* Reshetkova et Chernykh; 10 – *S. fuscus* Chernykh et Reshetkova; 11 – transitional form from *S. fuscus* Chernykh et Reshetkova to *S. postfuscus* Chernykh et Reshetkova; 12 – *S. postfuscus* Chernykh et Reshetkova. See text for explanation.

континент) и Южного Китая (Черных, 2012б). Следует заметить, что детальность этой зональной шкалы может быть усилена путем подразделения зоны *cristellaris* на три зоны (собственно *cristellaris*, *recreatus* и *plenus*) и зоны *constrictus* – также на три зоны (*sigmoidalis*, *postsigmoidalis* и собственно *constrictus*) (см. рис. 3). Необходимые для указанной детализации новые зональные виды-индексы известны пока только на территории Урала. Впредь, до обнаружения этих видов за пределами уральского региона, такая детальная шкала ассельского яруса в составе 12 зональных подразделений может быть использована только для корреляции уральских разрезов. В связи с тем, что для определения биозон учитывались данные не только по Уралу, но и по другим регионам (Мидконтинент, Казахстан), где эти виды и, в частности, вид *S. sigmoidalis* не были найдены, использован усеченный вариант шкалы. Биозоны видов определялись по этой усеченной шкале, и поэтому подразделение на три зоны зоны *constrictus* отсутствует. Точно такая же ситуация и по той же причине с подразделением зоны *cristellaris* на зоны собственно *cristellaris*, *recreatus* и *plenus*.

Однако, как показывает опыт изучения верхнепалеозойских конодонтов, эволюционная последовательность морфотипов, установленная в одном регионе, рано или поздно обнаруживается при тщательном изучении разновозрастных отложений и в других регионах.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ГЖЕЛЬСКИХ И АССЕЛЬСКИХ КОНОДОНТОВ

По особенностям строения среди конодонтов, встреченных в гжельских и ассельских отложениях,

можно выделить группы, члены которых объединяет определенная особенность строения Ра-элемента, присущая всем членам данной группы. Среди выделенных групп можно указать два типа. Одна группа включает виды, которые появляются совместно и имеют сравнительно короткое время существования (как правило, в границах одной зоны). Другая группа характеризуется более длительным существованием входящих в нее видов. Члены этой группы обычно образуют хроноклину, смежные члены которой имеют перекрывающиеся интервалы распространения и многочисленные переходные формы.

А. Гжельские группы конодонтов

Группа *S. simulator* Ellison

Раннегжельский этап развития стрептогнато-донтид характеризуется появлением своеобразных морфотипов, у которых закладывается срединная борозда, заметно сдвинутая к внутреннему краю платформы. Один из видов этой группы конодонтов – *Streptognathodus simulator* Ellison – предложен в качестве индикатора нижней границы гжельского яруса (Черных, 2005, 2012а; Villa and Task group, 2005; Heckel et al., 2007, 2008). Наряду с этим видом в гжельском веке возникает еще ряд близких форм, таких как *S. sinistrum* Chernykh, *S. auritus* Chernykh, *S. luganicus* Kozitskaya, *S. gravis* Chernykh. Все они характеризуются наличием асимметрично расположенной срединной борозды и коротких неравновеликих слабо орнаментированных передних ветвей парапетов. Такие формы относятся к одной группе, которая названа по ее наиболее характерному представителю, – “группа *simulator*” (рис. 4).

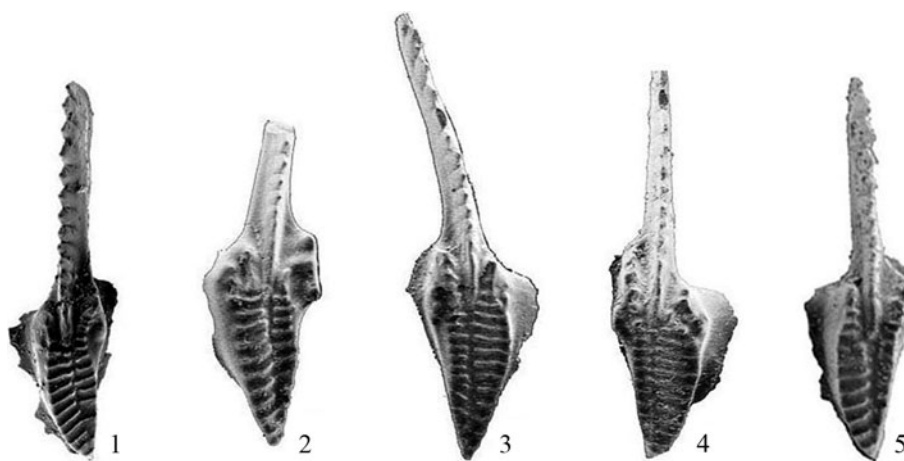


Рис. 4. Конодонты группы *simulator*.

1 – *S. simulator* Ellison, 2 – *S. sinistrum* Chernykh, 3 – *S. auritus* Chernykh, 4 – *S. gravis* Chernykh, 5 – *S. luganicus* Kozitskaya.

Fig. 4. Conodonts of *simulator* group.

1 – *S. simulator* Ellison, 2 – *S. sinistrum* Chernykh, 3 – *S. auritus* Chernykh, 4 – *S. gravis* Chernykh, 5 – *S. luganicus* Kozitskaya.

Все названные виды появляются и существуют в коротком стратиграфическом интервале (зона *simulator*), и находка любого из них позволяет датировать вмещающие отложения с точностью до названной зоны. Между этими морфотипами отсутствуют (не найдены) переходные формы.

Группа *S. vitali* Chernykh

В состав группы входят следующие виды: *S. pawhuskaensis* (Harris et Hollingsworth), *S. firmus* Kozitskaya, *S. amputatus* Chernykh., *S. stigmatis* Chernykh., *S. vitali* Chern., *S. virgolicus* Ritter, *S. triangularis* Chernykh, *S. ineptus* Chernykh (рис. 5). Наиболее характерными и устойчивыми признаками для всех названных видов являются глубокий V-образный срединный желоб, карина, часто пролонгированная линейным рядом бугорков, у более

древних форм – укороченные передние ветви парапетов.

Первый вид *S. firmus* встречается с касимова до раннего гжеля (зона *simulator*) и, вероятно, происходит от вида *S. pawhuskaensis* (Harris et Hollingsworth). Виды *S. amputatus* Chernykh, *S. stigmatis* Chernykh, *S. vitali* Chernykh не выходят за пределы зоны *vitali*, виды *S. virgolicus* Ritter и *S. triangularis* Chernykh – за пределы зон *virgolicus*, *simplex*. Вид *S. ineptus* Chernykh найден пока только в одном разрезе и только в пределах зоны *virgolicus*.

Часть видов данной группы конодонтов входит в состав хроноклины *S. firmus* – *S. vitali* – *S. virgolicus* – *S. bellus* – *S. wabaunsensis*, в которой каждый предыдущий морфотип является инициальным для последующего, а сам процесс изменения во времени отчетливо направленный и сопровождается постепенным уменьшением длины карины (см. рис. 2). Между видами этой хроноклины характерны многочисленные переходные формы, а сама хроноклина занимает достаточно протяженный стратиграфический интервал.

Группа *Idiognathodus tersus* Ellison

Группа *tersus* включает виды, несущие в своем строении признаки идиогнатодид и стрептогнатодид. Конодонтами этой группы, включающей такие виды, как *I. tersus* Ellison, *I. insolitus* Chernykh, *I. celator* Chernykh, *I. comprimerus* Chernykh, *I. suspectus* Chernykh, завершается существование рода *Idiognathodus* (рис. 6). Все названные виды появляются в зоне *vitali* и не выходят за пределы следующей зоны *virgolicus* (см. табл. 1).

Б. Ассельские группы конодонтов

Группа *S. isolatus* Chernykh, Ritter et Wardlaw

Все виды группы *isolatus* появляются в пределах одной зоны и представлены многочисленными нодулярными формами. К ним, кроме номинального вида, относятся такие виды, как *Streptognathodus glenisteri* Chernykh et Ritter, *S. semiglomus* Chernykh, *S. bipartitus* Chernykh, *S. russoflangulus* Chernykh и *S. invaginated* Reshetkova et Chernykh. Члены этой группы имеют нодулярные образования на боковой дополнительной лопасти, резко обособленной от ребристого парапета. Наиболее примечательно то, что в довольно обширной коллекции, собранной в узком стратиграфическом интервале (зона *isolatus*), между этими морфотипами не встречены переходные формы (рис. 7).

Группа *S. cristellaris* Chernykh et Reshetkova

К данной группе могут быть отнесены, кроме номинального вида, такие виды, как *S. recreatus* Chernykh и *S. plenus* Chernykh. Между этими вида-

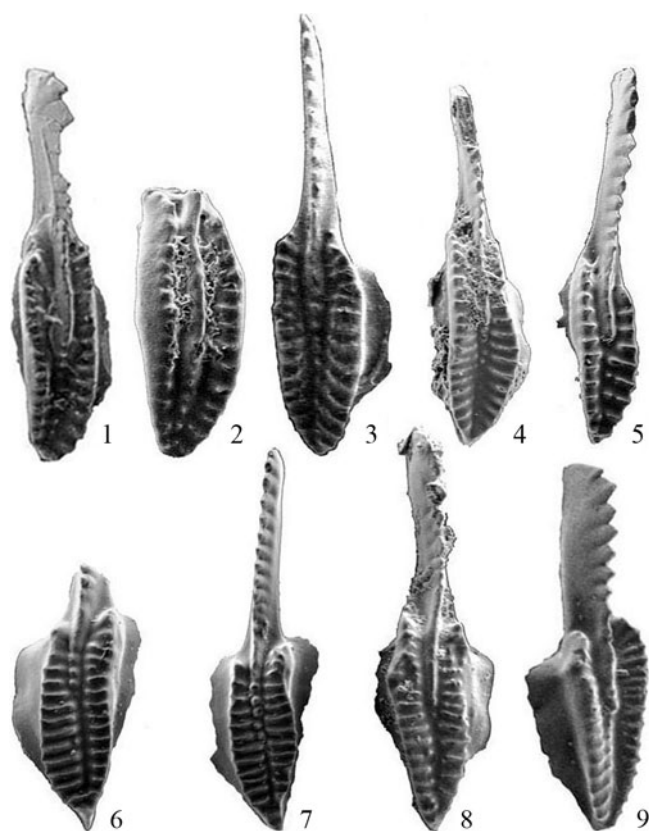


Рис. 5. Конодонты группы *vitali*.

1 – *S. pawhuskaensis* (Harris et Hollingsworth); 2 – *S. firmus* Kozitskaya; 3 – *S. vitali* Chernykh; 4, 5 – *S. virgolicus* Ritter; 6, 7 – *S. triangularis* Chernykh; 8 – *S. ineptus* Chernykh; 9 – *S. amputatus* Chernykh.

Fig. 5. Conodonts of *vitali* group.

1 – *S. pawhuskaensis* (Harris et Hollingsworth); 2 – *S. firmus* Kozitskaya; 3 – *S. vitali* Chernykh; 4, 5 – *S. virgolicus* Ritter; 6, 7 – *S. triangularis* Chernykh; 8 – *S. ineptus* Chernykh; 9 – *S. amputatus* Chernykh.

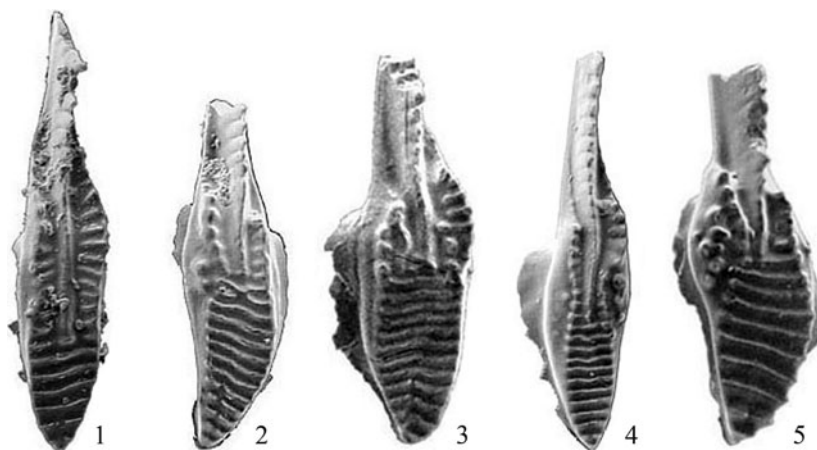


Рис. 6. Конодонты группы *tersus*.

1 – *Idiognathodus tersus* Ellison, 2 – *I. insolitus* Chernykh, 3 – *I. celator* Chernykh, 4 – *I. comprimerus* Chernykh, 5 – *I. suspectus* Chernykh.

Fig. 6. Conodonts of *tersus* group.

1 – *Idiognathodus tersus* Ellison, 2 – *I. insolitus* Chernykh, 3 – *I. celator* Chernykh, 4 – *I. comprimerus* Chernykh, 5 – *I. suspectus* Chernykh.

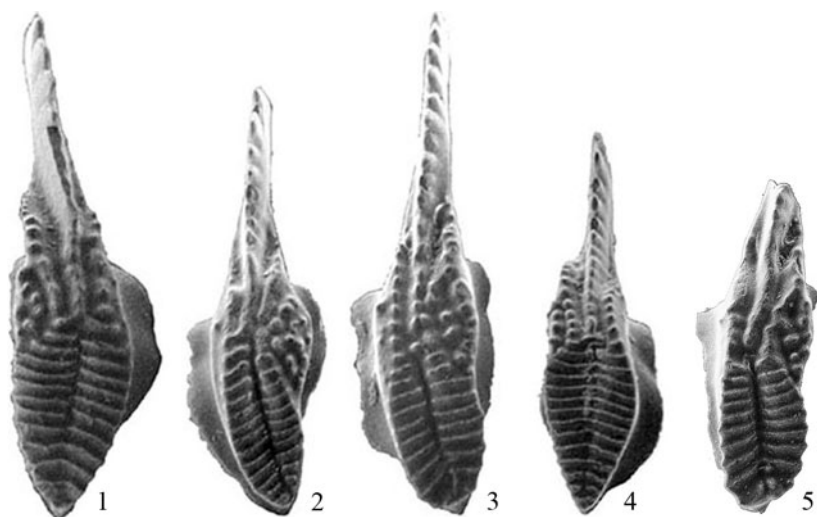


Рис. 7. Конодонты группы *isolatus*.

1 – *Streptognathodus isolatus* Chern., Ritter, Wardlaw, 2 – *S. semiglomus* Chern., 3 – *S. russoflangulatus* Chern., 4 – *S. bipartitus* Chern., 5 – *S. invaginatus* Reshetkova et Chern.

Fig. 7. Conodonts of group *isolatus*.

1 – *Streptognathodus isolatus* Chern., Ritter, Wardlaw, 2 – *S. semiglomus* Chern., 3 – *S. russoflangulatus* Chern., 4 – *S. bipartitus* Chern., 5 – *S. invaginatus* Reshetkova et Chern.

ми наблюдаются переходные формы, и, вероятнее всего, они образуют хроноклину, инициальным видом для которой является *S. cristellaris* (см. рис. 2).

Группа *S. constrictus* Reshetkova et Chernykh

В состав данной группы входят *S. sigmoidalis* Chernykh, *S. postsigmoidalis* Chernykh, *S. adver-*

sus Chernykh, *S. constrictus* Reshetkova et Chernykh, *S. mizensi* Chernykh, *S. fusus* Chernykh, *S. barskovi* Kozur, *S. postfusius* Chernykh (рис. 8). Члены данной группы образуют хроноклину с большим количеством переходных форм (см. рис. 3).

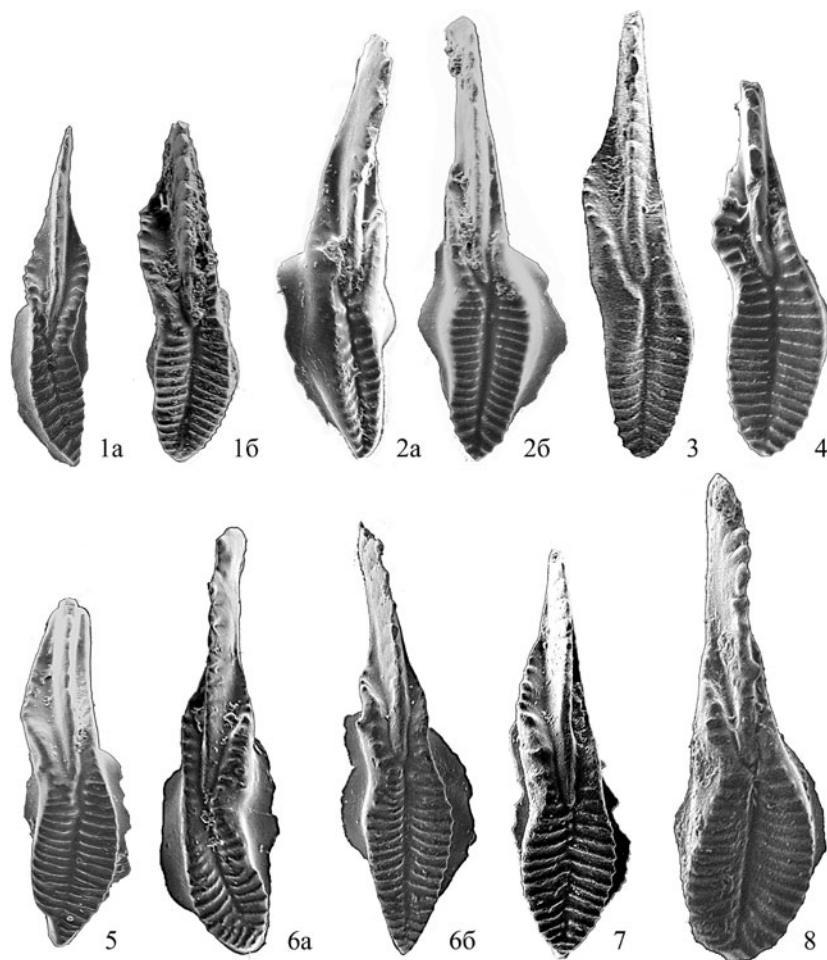


Рис. 8. Конодонты группы *constrictus*.

1 – *S. constrictus* Reshetkova et Chernykh, 2 – *S. mizensi* Chernykh, 3 – *S. sigmoidalis* Chernykh, 4 – *S. postsigmoidalis* Chernykh, 5 – *S. adversus* Chernykh, 6 – *S. fusus* Chernykh, 7 – *S. barskovi* Kozur, 8 – *S. postfusius* Chernykh; а – левая форма, б – правая форма.

Fig. 8. Conodonts of group *constrictus*.

1 – *S. constrictus* Reshetkova et Chernykh, 2 – *S. mizensi* Chernykh, 3 – *S. sigmoidalis* Chernykh, 4 – *S. postsigmoidalis* Chernykh, 5 – *S. adversus* Chernykh, 6 – *S. fusus* Chernykh, 7 – *S. barskovi* Kozur, 8 – *S. postfusius* Chernykh; а – left form, б – the right form.

ЗОНАЛЬНЫЕ КОМПЛЕКСЫ

Приведу краткую характеристику зональных конодонтовых комплексов для гжельского и ас-сельского интервалов разрезов.

Некоторые из видов рода *Streptognathodus*, известные в касимове, переходят в гжельский ярус, но большая часть таких видов заканчивает свое существование в раннем гжеле (зона *simulator*), и только единичные формы продолжают встречаться в отложениях зоны *vitali* (см. табл. 1). Наиболее характерными для отложений базальной части гжельского яруса зоны *simulator* являются конодонты одноименной группы. В группу *S. simulator* входят морфотипы с удлинённо-треугольной платформой, рассеченной асимметрично расположен-

ной бороздой, с более или менее развитыми дополнительными нодулярными образованиями. Почти все эти морфотипы не выходят за пределы зоны *simulator* и могут служить ее индикаторами. В их числе, кроме вида-индекса зоны, такие формы, как *S. sinistrum* Chernykh, *S. auritus* Chernykh, *S. luganicus* Kozitskaya, *S. gravis* Chernykh. Единственный и последний по времени существования вид из этой группы *S. postsimulator* Chernykh встречается в зоне *virgilicus*. В целом конодонты зоны *simulator* насчитывают почти два десятка видов – больше, чем комплекс конодонтов любой другой зоны яруса.

Комплекс конодонтов зоны *vitali*, кроме вида-индекса, включает группу морфотипов, названную по характерному ее члену – *Idiognathodus tersus* Ellison. Как отмечено выше, в группу *tersus* входят

виды, несущие в своем строении признаки идио-
гнатодонтид и стрептогнатодонтид. Конодонты этой
группы, включающей такие виды, как *I. tersus* Elli-
son, *I. insolitus* Chernykh, *I. comprimerus* Chernykh,
I. suspectus Chernykh, являются последними пред-
ставителями рода *Idiognathodus* (см. рис. 6). Боль-
шинство из них не выходит за пределы смежных
зон *vitali* и *virgilicus*, и их присутствие в разрезе по-
зволяет уверенно опознать эти зоны. Для собствен-
но зоны *virgilicus* характерно присутствие таких ви-
дов, как *S. virgilicus* Ritter, *S. triangularis* Chernykh,
S. ineptus Chernykh. Совместное присутствие этих
морфотипов отмечается только в зоне *virgilicus*.

Зона *simplex* определяется по совместному при-
сутствию номинального вида и таких морфотипов,
как *S. costaeiflabelis* Chernykh et Ritter, *S. tenuialve-*
us Chernykh et Ritter, *S. palmulus* Chernykh, *S. virgi-*
licus Ritter.

Довольно разнообразный комплекс конодон-
тов зоны *bellus* включает в себя короткоживущие
виды – *S. brownvillensis* Ritter, *S. fissus* Chernykh,
S. variabilis Chernykh, *S. limulus* Chernykh, *S. venus-*
tulus Chernykh, *S. ultimus* Chernykh, распростра-
нение которых не выходит за границы зоны. Находка
любого из этих видов может служить для иденти-
фикации зоны *bellus*.

В терминальной зоне гжельского яруса, кроме
вида-индекса *S. wabaunsensis* Ellison, присутствуют
конодонты *S. bonus* Chernykh, *S. acuminiatus* Gun-
nell, *S. longus* Chernykh.

Большинство конодонтовых зон гжельского
яруса, установленных на Урале, хорошо распозна-
ется в разновозрастных отложениях на территории
Восточно-Европейской платформы, Мидконтинен-
та и Южного Китая (Черных, 2012б).

Комплекс конодонтов базального подразделе-
ния ассельского яруса зоны *isolatus* включает в себя
широко распространенные виды, совместное при-
сутствие которых позволяет распознать эту зону не
только на Урале, но и на территории Мидконтинен-
та, Казахстана, в Южном Китае и ряде других реги-
онов. В состав комплекса этой зоны входят “дожи-
вающие” гжельские формы *S. bellus* Chernykh, *S. bo-*
nus Chernykh, *S. noduliferus* Reshetkova et Chernykh
и ассельские виды, такие как *S. isolatus* Chernykh,
Ritter et Wardlaw, *S. bipartitus* Chernykh, *S. distort-*
um Chernykh, *S. invaginatus* Chernykh, *S. russoflan-*
gulatus Chernykh. Вид *S. invaginatus* не распростра-
няется за пределы зоны *isolatus*. Совместное при-
сутствие любого из названных ассельских видов
с гжельскими видами позволяет достоверно опо-
знать зону *isolatus* (см. табл. 2).

В зоне *glenisteri* продолжают встречаться гжель-
ские виды *S. acuminiatus* Gunnell, *S. rectangularis*
Chernykh et Ritter и *S. wabaunsensis* Gunnell; вме-
сте с ними найдены такие ассельские формы, как
S. deflexus Chernykh, *S. grandis* Chernykh, распро-
странение которых не выходит за границы зоны

glenisteri. Совместное нахождение любого из ви-
дов *S. wabaunsensis* Gunnell, *S. bipartitus* Chernykh,
S. distortum Chernykh или *S. russoflangulatus* Cher-
nykh с видом-индексом дает возможность опознать
данную зону.

В пределах следующей зоны *cristellaris* установ-
лены такие виды, как *S. recreatus* Chernykh, *S. plenus*
Chernykh, *S. costalis* Chernykh, *S. tumeous* Chernykh.
Каждый из названных видов является индикатор-
ным для зоны *cristellaris* и позволяет опознать ее
при отсутствии вида-индекса. По значительному
систематическому разнообразию зонального ком-
плекса, достигающему почти полутора десятков
видов, эта зона является одной из самых легко опо-
знаваемых.

В вышележащей зоне *constrictus*, помимо вида-
индекса, присутствуют такие морфологически вы-
разительные виды, как *S. longissimus* Chernykh et
Reshetkova, *S. mizensi* Chernykh, *S. barskovi* Ko-
zur, *S. adversus* Chernykh, *S. sigmoidalis* Chernykh
et Ritter, *S. postsigmoidalis* Chernykh. Кроме этого,
здесь появляются первые короткоживущие мезо-
гондолеллы *M. adentata* (Chernykh et Reshetkova) и
M. belladontae (Chernykh), распространение кото-
рых ограничено зоной *constrictus*.

Зона *fusus* хорошо опознается по совместному
присутствию таких видов, как *S. fusus* Chernykh et
Reshetkova, *S. verus* Chernykh, вместе с которыми
продолжают встречаться *S. constrictus* Reshetkova
et Chernykh и *S. barskovi* Kozur.

И последняя, терминальная, зона ассельского
яруса *postfusus* характеризуется на Урале присут-
ствием последних представителей стрептогнато-
дид, среди которых виды *S. anaequalis* Chernykh,
S. postfusus Chernykh et Reshetkova позволяют
вместе и порознь идентифицировать зону. Целая
группа мезогондолелл, таких как *M. dentiseparata*
(Reshetkova et Chernykh), *M. striata* (Chernykh),
M. simulata (Chernykh et Reshetkova), также встреча-
ется преимущественно только в этой зоне. Примеча-
тельно также появление здесь ранее не встречен-
ных *Adetognathus paralautus* Orchard, *Sweetognathus*
expansus (Perlmutter).

НАПРАВЛЕННОСТЬ И ЦИКЛИЧНОСТЬ В РАЗВИТИИ КОНОДОНТОВ

Проанализировав стратиграфическое распре-
деления гжельских и ассельских видов конодон-
тов (см. табл. 1, 2) по выделенным группам, можно
указать в развитии гжельских и ассельских стреп-
тогнатодусов некоторую общую тенденцию. Одни
из выделенных групп конодонтов образуются в те-
чение относительно длительного времени: отдель-
ные члены таких групп последовательно сменяют
друг друга в процессе дивергентной эволюции, об-
разуя морфологические тренды с многочисленны-
ми переходными формами между основными вида-

ми. Другие группы возникают за относительно короткое время (как правило, в пределах одной зоны), и между основными членами группы не встречается переходных форм. Общий процесс эволюции характеризуется цикличностью, приводящей к чередованию в истории развития конодонтов групп указанных типов. Я поясню высказанное положение на примере развития конодонтов в гжельско-ассельское время. У меня нет достаточно полных данных в отношении развития тех конодонтов в касимовском веке, которые можно было бы считать предковыми по отношению к видам группы *simulator*. Однако один вид *S. praenuntius* Chernykh, который можно рассматривать как непосредственного предшественника *S. simulator* Ellison, найден в позднем касимове (см. табл. 1). Несомненная морфологическая близость этого вида идиогагатодусовому морфотипу предполагает наличие ряда предковых форм среди представителей рода *Idiogathodus*. Среди касимовских форм *S. praenuntius* Chernykh присутствуют экземпляры, переходные от идиогагатодусовых морфотипов к стрептогагатодусовым. Плоская ребристая платформа, короткие слабо ребристые или почти не ребристые передние ветви парапетов и неполно развитая срединная борозда – все эти признаки свидетельствуют о генетической близости этих форм к идиогагатодусам. Вместе с тем у части форм наблюдается полно развитая срединная борозда, которая протягивается от окончания карины до заднего конца платформы, что позволяет отнести все эти морфотипы к роду *Streptognathodus* и считать предковыми по отношению к конодонтам группы *simulator*.

Как было выше отмечено, в состав этой группы входят морфотипы *S. simulator*, *S. sinistrum*, *S. auritus*, *S. luganicus*, *S. gravis*, объединенные наличием полно развитой асимметричной борозды на верхней поверхности платформы (см. рис. 4). Виды этой группы возникли в зоне *simulator* в очень узком стратиграфическом интервале и практически одновременно. Обращает на себя внимание морфологическая обособленность каждого из названных видов и отсутствие между ними переходных форм.

Картину взрывоподобного появления пяти чрезвычайно близких по типу строения и в то же время морфологически отчетливо обособленных видов можно было бы списать на особенности палеонтологической летописи, которая, как известно, сохраняет только малую часть следов некогда происходящих событий, и переходные формы могли просто не сохраниться. Однако такую же картину можно наблюдать и в развитии раннеассельских конодонтов группы *isolatus*.

В отличие от рассмотренных гжельских конодонтов история развития предшественников этой группы хорошо документирована начиная с касимовского времени (см. рис. 8). Инициальный член этой последовательности касимовский вид *S. firmus*

Kozitskaya обладает массивной узкой V-образной в поперечном сечении платформой и длинной сплошной или в задней части бугорчатой кариной, достигающей или почти достигающей заднего конца платформы. Вероятнее всего, такой морфотип образовался в результате дивергентной эволюции видов из группы *pawhuskaensis*. В дальнейшем происходит постепенное раскрытие платформы и сокращение размеров карины, сплошной в передней части и дифференцированной на отдельные бугорки в задней части у видов *S. vitali* Chernykh и *S. virgicus* Ritter. Последующее развитие такого морфотипа по описанному тренду приводит к появлению вида *S. bellus* Chernykh, обладающего удлинненными передними ветвями парапетов, уплощенной передней частью платформы со срединной бороздой и сплошной укороченной кариной. В дальнейшем на внутренней боковой поверхности платформы на уровне окончания карины появляются нодулярные образования, тесно сближенные с ребристым внутренним парапетом (*S. wabaunsensis* Gunnell). Между всеми названными стратиграфически смежными видами отмечаются многочисленные переходные формы.

В самом начале ассельского времени наблюдается появление многочисленных нодулярных форм группы *isolatus*. Члены этой группы, в отличие от предшествующего вида *S. wabaunsensis*, имеют нодулярные образования на боковой дополнительной лопасти, резко обособленной от ребристого парапета дугообразной бороздой (см. рис. 8). Примечательно, что в довольно обширной коллекции, собранной в узком стратиграфическом интервале (зона *isolatus*), между этими морфотипами не встречаются переходные формы. Вероятно, что этот факт, как и рассмотренный выше случай с конодонтами группы *simulator*, следует связывать с повышенной скоростью эволюционных преобразований, приведших к сокращению количества реально существовавших переходных форм, не получивших в этой связи отражения в палеонтологической летописи.

Дальнейшее эволюционное развитие ассельских стрептогагатодид, берущих начало от нодулярных морфотипов группы *isolatus*, вновь характеризуется постепенным изменением в направлении редукции нодулярных структур и восстановления обычного облика стрептогагатодусового Ра-элемента. Между основными членами (6 видов) этой филогении наблюдается большое количество переходных форм, сам процесс перехода занимает значительно большее время, чем становление группы *isolatus*, включающей также 6 видов.

Можно привести еще один пример, когда определенная черта строения, возникшая в некоторый момент времени, охватывает сразу целую группу конодонтов. И среди такой группы неизменно оказываются космополитные широко распространен-

ные виды конодонтов. Я имею в виду своеобразных гжельских идиогагатодусов, которых условно можно отнести к группе *Idiognathodus tersus* Ellison (далее группа *tersus*). Эта группа включает в себя морфотипы, по своему строению переходные от идиогагатодусов к стрептогагатодусам (см. рис. 6). У этих форм присутствует карина, более удлиненная, чем у типичных идиогагатодусов. Передняя (прикаринальная) часть платформы в виде ребристых парапетов подобна передним ветвям парапетов у стрептогагатодонтид. Боковые дополнительные лопасти либо отсутствуют, либо редуцированы до единичных бугорков, размещенных как у стрептогагатодусов на боковой поверхности платформы. Для видов этой группы также можно отметить узкое стратегическое и весьма широкое территориальное распространение.

Подытоживая рассмотрение развития гжельско-ассельских конодонтов, можно отметить как характерную черту неравномерный ход эволюции: постепенное и, как правило, направленное изменение определенных особенностей строения Ра-элементов периодически сменяется быстрым становлением морфотипов с общей для всех морфологической особенностью, ранее отсутствующей или редко встречающейся у предковых форм. Для группы *simulator* это – наличие срединной обычно асимметрично расположенной борозды, для группы *isolatus* – возникновение и нодуляризация боковой дополнительной лопасти, для группы *tersus* – развитие передних ветвей парапетов, не свойственных для ранее существующих представителей рода *Idiognathodus*. Примечательно, что такие группы практически всегда содержат некоторое количество космополитных форм. По этой причине обнаружение подобных групп чрезвычайно полезно для выбора космополитного вида-индекса зонального подразделения, которое прослеживается на значительной территории.

В настоящей работе я не останавливаюсь подробно на рассмотрении причин, вызывающих отмеченную цикличность в развитии конодонтов, характеризующуюся массовым и быстрым появлением определенных морфотипов, сменяющимся постепенным направленным развитием с образованием хроноклины. Этому вопросу были посвящены опубликованные работы (Черных, 2005, 2011). Однако самые общие комментарии сделать будет уместно.

В упомянутых публикациях было отмечено сходство феномена резкого увеличения частоты определенного признака у конодонтов с явлением, обнаруженным группой новосибирских исследователей при изучении современных популяций плодовых мух (Голубовский и др., 1974). Они установили, что в определенные годы в пространственно разобщенных (и изолированных) популяциях одного вида, а также в популяциях родственных видов

генофонды меняются одновременно и сходным образом (там же, с. 82). Аналогичные данные были получены для популяций плодовых мух *D. pseudoobscura* Т. Добржанским, который дал этому феномену название “эволюционные осцилляции”.

Подобную же картину можно наблюдать в морфологическом преобразовании конодонтов, примеры которых приведены выше. Я связываю описанное одноактное появление определенного признака в строении Ра-элемента у близкородственных конодонтов с эволюционными осцилляциями. Точно так же, как и у изученных дрозофил, этот процесс резкого повышения частот определенных признаков отмечается на огромной территории. Конодонты групп *simulator*, *isolatus* и *tersus* встречаются в разновозрастных отложениях в разрезах Северной и Южной Америки и Евразии.

Некоторые пояснения уместно дать и по поводу направленного развития, наблюдающегося в группах конодонтов второго типа. Эту особенность можно рассматривать как следствие ансамблевого дивергентного развития группы родственных видов (Черных, 1986, 2011).

Морфологическая дивергенция, возникающая при конкуренции родственных видов, сопровождается усилением изменчивости дифференцирующих признаков и снижением “морфологической и экологической изменчивости одного или обоих видов в зоне перекрывания ареалов” (Майр, 1968, с. 81).

Дивергенция в этом случае затрагивает при прочих равных условиях признаки, которые отличаются относительно большей изменчивостью. В результате этого процесс дивергенции способствует сохранению высокой изменчивости определенных признаков Ра-элементов и сохраняет их в качестве дифференцирующих при всех последующих взаимоотношениях в группах родственных видов. Прочие признаки (раμφормные элементы) стабилизируются. Именно это и наблюдается при рассмотрении эволюции конодонтов, что свидетельствует о правомерности использования выбранной модели ансамблевого развития для оценки особенностей эволюции конодонтов.

Учитывая отмеченные особенности эволюции скелетных элементов конодонтов, можно отметить их хорошее соответствие дивергентному характеру этого процесса. Еще более убеждает в правильности выбранной модели направленный характер изменения Ра-элемента у конодонтов, который непосредственно следует из принятой модели. У близкородственных видов дифференцирующими являются обычно немногие гомологичные признаки, и смещение затрагивает их изменение у одного или обоих конкурентов. Величины изменений при этом взаимно уравновешенны, и дифференцирующий признак изменяется у них в противоположные стороны. Преимущество такого характера дивергенции состоит в том, что при взаимном изменении од-

ноименных (гомологичных) структур с противоположным знаком достигается скорейшее ослабление или устранение конкуренции. Как правило, такой процесс имеет определенное ограничение, например, предел возможного увеличения (или уменьшения) количественной характеристики признака у одного конкурента достигается раньше, чем у другого конкурента. Это приводит к постепенному смещению характеристики данного дифференцирующего признака в эволюционной последовательности форм в определенном направлении. Например, длина карины не может превысить размер платформы или исчезнуть совсем у представителей рода *Streptognathodus*. По этой причине конкурентные отношения представителей группы *firmus* и группы *pawhuskaensis* приводят к последовательному появлению крайних форм, обладающих максимально длинной карины у *S. firmus* и минимальной – у *S. pawhuskaensis*. В дальнейшем при конкурентных отношениях таких форм возникает рессивный процесс, приводящий к формированию все более и более короткой карины (*S. vitali*, *S. virgili-cus*, *S. bellus*).

Что касается циклического развития конодонтов, включающего в себя чередование медленно идущих процессов преобразования Ра-элементов, сменяющихся быстрым (сальтационным) процессом их изменения, то здесь нельзя не вспомнить о гипотезе видообразования, известной под названием *модели прерывистого равновесия*, или *пунктуализм* (Eldridge, Gould, 1972). Гипотеза была выдвинута для объяснения чередований периодов стазиса и сальтаций в эволюции организмов, размножающихся половым путем, что позволяет в случае с конодонтами предполагать половое размножение конодонтофорид и поставить под сомнение их отношение к типу *Chaetognatha*, представители которого являются гермафродитами.

ВЫВОДЫ

1. Высокая представительность конодонтов в пограничных отложениях позднего карбона и ранней перми позволяет детально проследить и установить особенности развития данной группы ортофауны, знание которых дает возможность оптимального использования этой группы для целей стратиграфии.

2. Постепенное и направленное изменение Ра-элементов в процессе эволюции конодонтофорид хорошо согласуется с моделью дивергентной эволюции ансамбля конкурирующих родственных видов (Черных, 1986).

3. Чередование в развитии конодонтофорид периодов быстрого образования новых видов с периодами эволюционного стазиса, сопровождающегося сосуществованием родственных видов, формирующих хроноклину, корректно описывается моде-

лью прерывистого равновесия, предложенной для объяснения прерывистой эволюции организмов, размножающихся половым путем (Eldredge, Gould, 1972).

4. Появление у родственных видов конодонтов Ра-элементов с определенным и ранее отсутствующим признаком предлагается рассматривать как феномен эволюционных осцилляций. Исходя из такого представления, можно понять появление идентичных морфотипов конодонтов за относительно короткое время (определенной зоны) на значительной территории. Если это предположение подтвердится на более представительном фактическом материале, можно считать отдаленную корреляцию на основе таких Ра-элементов близкой к синхронизации в физическом смысле.

5. Знание особенностей циклического развития конодонтов позволяет предвидеть наличие среди них групп стратиграфически важных видов, которые могут быть использованы для установления границ зональных подразделений региональных и межрегиональных биохронологических шкал.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голубовский М.Д., Иванов Ю.Н., Захаров И.К., Берг Р.Л. (1974) Исследование синхронных и параллельных изменений генофонда в природных популяциях плодовых мух *Drosophila melanogaster*. *Генетика*, **10**(4), 72-78.
- Майр Э. (1968) Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 597 с.
- Черных В.В. (1986) Проблема целостности высших таксонов. М.: Наука, 143 с.
- Черных В.В. (2005) Зональный метод в биостратиграфии. Зональная шкала нижней перми Урала по конодонтам. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 217 с.
- Черных В.В. (2006) Нижнепермские конодонты Урала. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 130 с.
- Черных В.В. (2011) Конодонты и ортостратиграфия. *Литосфера*, (2), 3-12.
- Черных В.В. (2012а) Конодонты гжельского яруса Урала. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 158 с.
- Черных В.В. (2012б) Корреляция гжельских и нижнепермских отложений Урала. *Литосфера*, (4), 30-52.
- Черных В.В. (2016) Комплексная характеристика зональных подразделений гжельского яруса по конодонтам. *Ежегодник-2015*. Тр. ИГГ УрО РАН. Вып. 163, 43-45.
- Черных В.В. (2017) Комплексная характеристика зональных подразделений ассельского яруса по конодонтам. *Ежегодник-2016*. Тр. ИГГ УрО РАН. Вып. 164, 44-48.
- Barrick J.E., Lambert L.L., Heckel P.H., Boardman D.R. (2004) Pennsylvanian conodont zonation for Midcontinent North America. *Revista Espanola de Micropaleontologia*, **36**, 231-250.
- Boardman D.R. (1999) Virgilian and lowermost Permian sea-level curve and cyclothem. (Ed. P.H. Heckel), *Guidebook, Fieldtrip No 8, XIV International Congress*

- on the Carboniferous-Permian. *Kans. Geol. Surv. Open File Rep.*, 99-27, 103-118.
- Boardman D.R., Wardlaw B.R., Nestell M.K. (2009) Stratigraphy and Conodont Biostratigraphy of Uppermost Carboniferous and Lower Permian from North American Midcontinent. *Kans. Geol. Surv., Bull.*, **255**, 42 p.
- Chernykh V.V., Ritter S.M. (1997) Streptognathodus (Conodonta) succession at the proposed Carboniferous-Permian boundary stratotype section, Aidaralash Creek, Northern Kazakhstan. *J. Paleontol.*, **71**(3), 459-474.
- Eldredge N., Gould S. (1972) Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. *Models in Paleobiology*. Ed. T.J. Schopf. San Francisco: Freeman, Cooper a. Co, 82-115.
- Heckel P.H., Alekseev A.S., Barrick J.E., Boardman D.R., Goreva N.V., Nemyrovska T.I., Ueno K., Villa E., Work D.M. (2007) Cyclothems ("digital") correlation and biostratigraphy across the global Moscovian-Kasimovian-Gzhelian stage boundary interval (Middle-Upper Pennsylvanian) in North America and eastern Europe. *Geology*, **35**, 607-610.
- Heckel P.H., Alekseev A.S., Barrick J.E., Boardman D.R., Goreva N.V., Isakova T.N., Nemyrovska T.I., Ueno K., Villa E., Work D.M. (2008) Choice of conodont *Idiognathodus simulator* (*sensu stricto*) as the event marker for the base of the global Gzhelian Stage (Upper Pennsylvanian Series, Carboniferous System). *Episodes*, **31**(3), 319-325.
- Ritter S.M. (1995) Upper Missourian-Lower Wolfcampian (Upper Kasimovian-Lower Asselian) conodont biostratigraphy of the Midcontinent, U.S.A. *J. Paleontol.*, **69**(6), 1139-1154.
- Villa E. and Task Group (2005) Report of the Task Group to establish GSSPs at the Moscovian-Kasimovian and Kasimovian-Gzhelian boundaries: *Newslett. Carbonifer. Stratigr.*, **23**, 9-10.
- Permian by the conodonts]. Ekaterinburg, IGG UB RAS, 217 p. (In Russian)
- Chernykh V.V. (2006) *Nizhnepermские конодонты Урала* [Lower Permian conodonts of the Urals]. Ekaterinburg, IGG UB RAS 130 p. (In Russian)
- Chernykh V.V. (2011) Conodonts and orthostratigraphy. *Litosfera*, (2), 3-12. (In Russian)
- Chernykh V.V. (2012a) *Konodonty Gzhel'skogo yarusа Uralа* [Conodonts of Gzhelian stage of the Urals]. Ekaterinburg, IGG UB RAS, 158 p. (In Russian)
- Chernykh V.V. (2012b) Correlation Gzhelian and Lower Permian deposits of Urals. *Litosfera*, (4), 30-52. (In Russian)
- Chernykh V.V. (2016) Complex characteristic of the zonal subdivisions of the Gzhelian stage on conodonts. *Ezhegodnik-2015*. Tr. IGG UrO RAN. Vyp. 163, 43-45. (In Russian)
- Chernykh V.V. (2017) Complex characteristic of the zonal subdivisions of the Asselian stage on conodonts. *Ezhegodnik-2016*. Tr. IGG UrO RAN. Vyp. 164, 44-48. (In Russian)
- Chernykh V.V., Ritter S.M. (1997) Streptognathodus (Conodonta) succession at the proposed Carboniferous-Permian boundary stratotype section, Aidaralash Creek, Northern Kazakhstan. *J. Paleontol.*, **71**(3), 459-474.
- Eldredge N., Gould S. (1972) Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. *Models in Paleobiology*. Ed. T.J. Schopf. San Francisco: Freeman, Cooper a. Co, 82-115.
- Golubovskii M.D., Ivanov Yu.N., Zakharov I.K., Berg R.L. (1974) Study synchronous and parallel changes of the gene pool in the natural populations of fruit-fly *Drosophila melanogaster*. *Genetika*, **10**(4), 72-78. (In Russian)
- Heckel P.H., Alekseev A.S., Barrick J.E., Boardman D.R., Goreva N.V., Nemyrovska T.I., Ueno K., Villa E., Work D.M. (2007) Cyclothems ("digital") correlation and biostratigraphy across the global Moscovian-Kasimovian-Gzhelian stage boundary interval (Middle-Upper Pennsylvanian) in North America and eastern Europe. *Geology*, **35**, 607-610.
- Heckel P.H., Alekseev A.S., Barrick J.E., Boardman D.R., Goreva N.V., Isakova T.N., Nemyrovska T.I., Ueno K., Villa E., Work D.M. (2008) Choice of conodont *Idiognathodus simulator* (*sensu stricto*) as the event marker for the base of the global Gzhelian Stage (Upper Pennsylvanian Series, Carboniferous System). *Episodes*, **31**(3), 319-325.
- Mair E. (1968) *Zoologicheskii vid i evolutsiya* [Animal species and evolution]. Moscow, Mir Publ., 597 p. (In Russian)
- Ritter S.M. (1995) Upper Missourian-Lower Wolfcampian (Upper Kasimovian-Lower Asselian) conodont biostratigraphy of the Midcontinent, U.S.A. *J. Paleontol.*, **69**(6), 1139-1154.
- Villa E. and Task Group (2005) Report of the Task Group to establish GSSPs at the Moscovian-Kasimovian and Kasimovian-Gzhelian boundaries: *Newslett. Carbonifer. Stratigr.*, **23**, 9-10.

REFERENCES