

КОНОДОНТЫ И ОРТОСТРАТИГРАФИЯ

© 2011 г. В. В. Черных

*Институт геологии и геохимии УрО РАН
620075, г. Екатеринбург, Почтовый пер., 7
E-mail: Chernykh@igg.uran.ru*

Поступила в редакцию 01.09.2009 г.

Анализируются практика видовой диагностики конодонтов и особенности развития Ра элементов на примере позднекаменноугольных и пермских видов. Сделан вывод о вероятной полиспецифической природе видов-космополитов конодонтов. Для объяснения глобального распространения космополитов привлекается явление эволюционных осцилляций, происходящих одновременно на обширной территории и приводящее к синхронному параллельному и однотипному изменению гомологичных структур у родственных видов. Сделан вывод о возможности синхронизации удаленных разрезов по событиям резкого изменения частот определенных признаков Ра элементов.

Ключевые слова: *конодонты, Ра элемент, ортостратиграфия, гомотаксис признаков, эволюционные осцилляции, синхронный параллелизм.*

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Со времени открытия Х. Пандером конодонтов прошло более 150 лет. Первые биостратиграфические работы, в которых использованы конодонты, появились в 30-х годах прошлого века. В настоящее время без привлечения этой группы ископаемых не обходится установление ни одной из границ подразделений Международной стратиграфической шкалы, начиная от ордовика и кончая триасом. Количество опубликованных к настоящему времени работ, посвященных конодонтам, исчисляется тысячами. Пришло время приостановиться и внимательно всмотреться в то, что означает конодонтовая биостратиграфия и каковы основания для возможности глобальной (межконтинентальной) корреляции по конодонтам. Вопросов в этой связи возникает довольно много, во всяком случае, значительно больше, чем ответов на них. Наиболее важные из этих вопросов будут затронуты в настоящей работе.

Начну с изложения сведений, которые являются общеизвестными, но необходимость в них продиктована логикой изложения выбранной темы данной статьи.

Систематическая принадлежность группы организмов, несущих скелетные элементы, названные конодонтами, до сих пор вызывает дискуссии. Возможно, эта группа может оказаться близкой хетогнатам или потребует выделения самостоятельного таксономического подразделения ранга класса. Для рассмотрения тех вопросов, которые будут поставлены в настоящей работе, это не имеет принципиального значения. Существенно то, что сохраняющиеся от этих животных скелетные образования, о функциональном назначении которых так-

же можно спорить, встречаются в подавляющем большинстве случаев в виде разрозненных элементов. Обычно их получают путем растворения карбонатных пород морского генезиса в неорганических кислотах. Эти дискретные элементы подразделяются по морфологии на несколько разновидностей. Из них одна, называемая платформенным, пектиниформным, или Ра элементом, отличается от прочих не только по морфологии, но и по значительно большей скорости изменения во времени. Прочие элементы характеризуются поразительной консервативностью и, практически, не принимаются в расчет при стратиграфических построениях. В дальнейшем, говоря о конодонтах, я буду иметь в виду только этот наиболее важный для целей стратиграфии Ра элемент.

Следует подчеркнуть важную особенность, касающуюся нахождения конодонтов в ископаемом состоянии. Количество конодонтов в отдельных случаях может достигать десятка тысяч экземпляров на килограмм растворенной породы. И в любом случае, фациальный спектр и частота встречаемости конодонтов значительно превышают эти показатели для всех других групп ископаемых. В этой связи послойный отбор конодонтов в достаточно подробной серии проб по разрезу позволяет выявить почти анимационную картину преобразования морфологии Ра элемента в процессе эволюции группы. Это в свою очередь предоставляет возможность исследователю построить подробные эволюционные ряды, в которых отражена хронологическая последовательность стадий исторического преобразования Ра элемента некоторой группы конодонтов. Таким путем может быть получен идеальный базис для построения зональной шкалы, в которой границы зон маркируются по уровням воз-

никновения каждого последующего морфотипа Ра элемента.

Однако прежде чем строить шкалу, требуется интерпретировать установленный процесс трансформации Ра элемента в виде последовательности необходимых для такого случая видовых форм. И здесь возникает коллизия, существо которой необходимо прокомментировать подробнее.

ВИДЫ У КОНОДОНТОВ

Установление видовых таксонов на палеонтологическом материале всегда проблематично, так как при этом обычно приходится использовать только сохраняющиеся в ископаемом состоянии скелетные остатки некогда живших организмов. Они могут сохранять или не сохранять те признаки, которые являются диагностическими для данного вида. Однако в тех случаях, когда эти остатки дают достаточно полное представление о морфологии целого организма и, в особенности, когда есть возможность привлечь систематику рецентных видов той же группы, достоверность систематических построений на палеонтологическом материале значительно возрастает.

Но в случае с конодонтами ситуация совершенно иная. Для выполнения систематической обработки материала по конодонтам предоставлен, фактически, единственный элемент скелета группы животных, аналогов которой нет в современной биоте. Единственно, что можно полагать с большой долей вероятности, так это то, что в течение длительного времени данный элемент эволюционирует как некая целостная структура и является гомологичным для этих животных. Об этом свидетельствует не только большая общность в их строении у разных родов (критерий специального качества), но и возможность составления из них филетического ряда путем трансформации одних родов пектиниформных элементов в другие, более поздние по времени существования (критерий непрерывности). Все, что можно сделать в такой ситуации, – считать (а так именно и полагают конодонтологи), что признаки изменяющегося в процессе эволюции конодонтов Ра элемента являются диагностическими для установления видов. Присваивая видовые названия (в традиционной биномиальной номенклатуре) отдельным стадиям эволюционирующего Ра элемента, систематик устанавливает виды конодонтов.

Возникает, таким образом, любопытная ситуация, когда виды выделяются только по вариациям одного единственного элемента скелета (Ра элемента) на протяжении длительного (даже по геологическим меркам) времени существования группы организмов. Это, несомненно, делает такие “виды” весьма своеобразной конструкцией, которую едва ли можно отождествить с “нормальным” биологическим видом. Вопрос о том, насколько приближе-

ны установленные таким способом таксоны к реальным видам конодонтов, остается пока открытым или, точнее, ответ на него пока не имеет необходимой конкретности. Весьма вероятно (я бы сказал, даже несомненно), что выделенный таким образом вид конодонтов может включать некоторое количество сосуществующих реальных родственных видов, обладающих общим признаком, по которому установлен формальный вид.

Это утверждение мы аргументируем конкретными примерами и некоторыми косвенными соображениями.

ОСОБЕННОСТИ ИСТОРИЧЕСКОГО МОРФОГЕНЕЗА Ра ЭЛЕМЕНТОВ

Рассмотрим характерные особенности эволюционного развития Ра элементов на материале лучше известных мне конодонтов верхнего карбона и нижней перми.

Постепенное преобразование Ра элементов в ходе исторического морфогенеза сменяется в определенные, сравнительно краткие периоды существования группы глобально происходящими процессами относительно быстрой однотипной трансформации сосуществующих родственных видов. Так, стадия нодуляризации стрептогнатодид на границе карбона и перми охватывает практически все существовавшие в это время виды. Наиболее характерные нодулярные морфотипы этой стадии развития *S. wabaunsensis* Gunnell и *S. isolatus* Chern., Ritter et Wardlaw возникают на основе разных Ра элементов (видов), имеют глобальное распространение (Урал, Восточная Европа, Китай, Северная Америка) и чрезвычайно узкий стратиграфический диапазон существования [15].

Совершенно аналогичная картина наблюдается в развитии линии *Diplognathodus* – *Sweetognathus* в пограничное асельско-сакмарское время. У самых разных представителей диплогнатодид начинается вначале пустулизация, а затем дифференциация карины, в результате чего карина превращается в линейный ряд пустулизованных бугорков – типичную особенность строения морфотипа *Sweetognathus*. Процесс перехода занимает чрезвычайно краткое время. Конечный продукт этого процесса – вид *Sw. merrilli* Kozur известен на Урале, на территории Южной Америки (Боливия), Северной Америки (США, Канада), Китая. Однако даже в пределах одного, например, уральского региона исходными для образования этого вида являются разные виды диплогнатодусов. Так, в разрезе Усолка появлению *Sw. merrilli* непосредственно предшествует *Diplognathodus expansus* (Perlmutter), а в разрезе Кондуровский – *D. stevensi* Clark et Carr. Переход от диплогнатодусов к *Sw. merrilli* прослежен в конкретных разрезах с большой подробностью и не вызывает сомнений при построении соответствующей

щего морфологического тренда. На Мидконтиненте предположительным предком *Sw. merrilli* назван вид *D. ellipticus* (Perlmutter).

Точно так же происходит возникновение морфотипа *Neostreptognathodus* в конце артинского времени: самые различные представители свитогнатид приобретают полно развитый срединный желоб, разделяющий парные и до того времени слитые между собой каринальные гантелеобразные бугорки. Возникший в результате вид *N. pequopenis* Behnken имеет также глобальное распространение и найден в разрезах артинского яруса Тетической области, Урала, Северной Америки, Южной Америки, Китая.

Наконец, редукция каринальных бугорков на передних ветвях парапетов в раннекунгурское время у неострептогнатид, приводящая к появлению космополитного морфотипа *N. pnyi* Kozur, также происходит глобально и охватывает большинство существующих в это время представителей этой группы конодонтов.

Таким образом, отмеченный процесс преобразования в родственных группах конодонтов происходил на основе разных видов (Ра элементов) на весьма обширной территории и приводил к образованию морфотипа, который рассматривается как один определенный вид. Приходится признать, что описанные выше случаи появления одноименных видов происходили в каждом отдельном регионе независимо и параллельно. Иными словами, у многих родственных видов однотипные Ра элементы развивались в изолированных популяциях сходным образом. Это первый аргумент в пользу полиспецифичности, по крайней мере, глобально распространенных видов у конодонтов, устанавливаемых по Ра элементам.

ОРТОСТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ГРУППЫ

Косвенное подтверждение полиспецифичности видов конодонтов связано с самим феноменом ортостратиграфических групп, который я в свое время обозначил как “парадокс ортостратиграфических групп” [15]. К таким группам стратиграфы предъявляют известные требования, в соответствии с которыми ортовицы должны широко расселяться и быстро эволюционировать. В этом отношении конодонты (Ра элемент) вполне удовлетворяют отмеченным требованиям. Одни и те же виды встречаются в разновозрастных отложениях весьма отдаленных регионов, причем эта особенность характерна почти для всех периодов существования конодонтов. По крайней мере, для их девонских, каменноугольных и пермских представителей. Наиболее же парадоксальным является тот факт, что столь широкий ареал распространения этих видов несколько не снижает скорости видообразовательной эволюции, как правило,

превышающей скорости видообразования во всех других группах.

Все было бы хорошо, но дело в том, что так быть не может! Теоретические соображения и наблюдения за современными организмами недвусмысленно свидетельствуют о том, что широко расселяющиеся виды, представленные большим количеством особей, являются эволюционно консервативными [1, 5, 8, 9, 11 и др.]. С чем связано нарушение этого правила в случае с конодонтами никого не беспокоит. Во всяком случае, я не знаю ни одного отклика на мои статьи по этому поводу [13–15].

А с решением этого вопроса связан ответ на другой вопрос: что же собой представляют ортовицы, которые нарушают безусловные запреты на столь выгодное для стратиграфии совмещение широкого географического распространения с эволюционной лабильностью?

В упомянутых выше работах, детально проанализировав парадокс ортохронологических видов, я предположил, что эти виды – сборные, составленные из сосуществующих членов близкородственных фратрий. Каждый из этих видов имел ограниченный ареал и эволюционировал со скоростью, обычной для локально распространенных популяций данной группы организмов. Вместе с тем, суммарный ареал всех одновременно существующих родственных видов, из которых (или из части которых) был составлен формальный вид, получает в этой связи глобальное или, во всяком случае, более широкое, чем у одного реального вида, распространение. С этой точки зрения становится понятно, за счет чего достигается совмещение высоких скоростей эволюции и широта географического распространения ортовиц. Во-первых, из-за выборки синхронно существующих локально распространенных популяций родственных видов, а, во-вторых, из-за искусственно расширенного ареала, вмещающего ареалы всех реальных видов.

Приведенные выше факты, касающиеся глобально распространенных видов конодонтов, несомненно, подтверждают это предположение.

Таким образом, по крайней мере, в отношении глобально распространенных видов конодонтов можно предполагать, во-первых, их полиспецифическую природу и, во-вторых, то, что одни и те же морфотипы возникали независимо в разных изолированных родственных популяциях. До сих пор практика использования таких морфотипов в стратиграфии не выявила диахронности их появления в разных регионах. Вероятно, можно предположить, что в этих случаях мы имеем дело с синхронным параллелизмом в развитии Ра элементов в изолированных популяциях, принадлежащих некоторому количеству родственных видов.

И здесь возникает главный вопрос в отношении механизма, который мог бы обеспечить синхронное возникновение однотипных морфотипов (Ра

элементов) в изолированных популяциях родственных видов на весьма обширной территории. Поиски ответа на этот вопрос не являются простой данью исследовательскому любопытству. Ситуация значительно более серьезна. По существу, конодонтовые зональные шкалы, которые приобрели к настоящему времени столь широкое использование и авторитет, не являются, строго говоря, таксономическими, с которыми традиционно связывается стратиграфическая хронология, а основаны в большинстве своем на историческом морфогенезе единственной гомологичной структуры – Ра элемента. Можно ли (и почему, если можно) доверять таким шкалам столь ответственную по своим последствиям процедуру глобальной корреляции разрезов?

Самый простой путь, по которому, собственно, и идет конодонтовая стратиграфия, это не задавать лишних вопросов до тех пор, пока стратиграфические построения, основанные на конодонтах, не приводят к противоречивым заключениям. Однако пикантность ситуации с конодонтовыми шкалами состоит в том, что обычно они принимаются как истина в последней инстанции. Главным образом потому, что по корреляционному потенциалу они, как правило, превосходят любые другие шкалы. Иными словами, проверять глобальные корреляции, которые осуществляются по конодонтам, нечем. Впрочем, в таком же положении окажутся любые другие, например, граптолитовая или аммонитовая шкалы, принятые за стандартные для определенного стратиграфического интервала.

Попробуем рассмотреть еще один путь, не являющийся альтернативным первому, но раскрывающий реальное содержание и смысл конодонтовой хронологии и позволяющий предвидеть те последствия ее использования, которые оставались до сих пор в тени.

ГОМОТАКСИС ВИДОВ И ГОМОТАКСИС ПРИЗНАКОВ

Рассмотрим в этой связи концепцию, предложенную для объяснения явления гомотаксиса в отношении истинных (биологических) видов организмов, которые используются для построения традиционных таксономических шкал в стратиграфии. Эта концепция, сформулированная в общих чертах Ч. Дарвином и подробно прокомментированная Т. Гексли, предполагает, что образование определенного вида происходит на ограниченной территории, занятой инициальной популяцией предкового вида. В дальнейшем вновь образованный эволюционно продвинутый вид в ходе расселения успешно конкурирует с более древними видами и, постепенно подавляя и вытесняя их, заселяет территорию, ранее занятую эволюционными предшественниками. Этот процесс, запечатленный в палеонтологической летописи, выражается в виде опре-

деленной стратиграфической последовательности одинаковых видов (гомотаксис, гомотаксальная последовательность) на значительных территориях распространения мигрантов, что и позволяет использовать эту последовательность для построения универсальных таксономических шкал. Таким образом, согласно концепции Дарвина-Гексли, гомотаксальная последовательность ископаемых возникает как следствие территориальной ограниченности места образования видов и их широкого последующего расселения, в ходе которого они сохраняют неизменность или изменяются незначительно.

Переходя к рассмотрению гомотаксиса отдельных признаков (в нашем случае Ра элемента), следует признать, что отчасти он связан с гомотаксисом видов, трактуемым в духе концепции Дарвина-Гексли, так как, в конечном счете, носителями признаков являются особи определенных видов. В ходе видообразования одна группа видов сменяет другую, и, соответственно, на смену некоторым признакам появляются новые. В связи с тем, что период времени, необходимый для полной смены одной группы родственных видов другой, окажется более значительным, чем средняя продолжительность единичного видообразования, следует ожидать более длительного существования ряда признаков, общих всем родственным видам. Такие признаки, как, например, общие особенности строения пектиниформных элементов, служат для установления родовых групп конодонтов, длительность существования которых охватывает стратиграфический интервал от яруса до нескольких отделов. Анализ смены таких признаков во времени не входит в нашу задачу.

На фоне таких константных признаков, смена которых регулируется общим ходом видообразования, отмечаются относительно коротко живущие и периодически повторяющиеся новообразования, затрагивающие гомологичные Ра элементы у различных родственных видов и имеющие глобальный характер. Примеры таких новообразований (нодуляризация у стрептогнатодид, свитогнатизация Ра элементов у различных представителей диплогнатодусов и т.п.), возникающих независимо в весьма отдаленных популяциях родственных групп конодонтов, были приведены выше. Собственно этот процесс параллельного возникновения одинаковой последовательности идентичных признаков в различных родственных фратриях и приводит к наиболее ценному для биохронологии гомотаксису признаков (морфотипов) Ра элементов у конодонтов. В каждом регионе и в каждом конкретном разрезе можно найти все переходные формы от инициальных видов к конечному члену упомянутых эволюционных рядов. Предполагать, что все мельчайшие трансформации Ра элемента, наблюдаемые в последовательных слоях разрезов, возникли в некотором центре расселения и мигрировали в строго соблюденной последовательности в весьма удален-

ные регионы, маловероятно. Для объяснения этого явления концепция центров происхождения и миграции видов явно не пригодна.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ОСЦИЛЛЯЦИИ

В поисках объяснения синхронного однотипного преобразования Ра элементов в родственных изолированных популяциях мы обратили внимание на характерный феномен, установленный группой новосибирских исследователей при изучении современных популяций плодовых мух. Существо этого явления состоит в том, что в определенные годы в пространственно разобщенных (и изолированных) популяциях одного вида, а также в популяциях родственных видов генофонды меняются одновременно и сходным образом. Так, “с 1968 года по всем исследованным популяциям дрозофилы на территории СССР отмечено быстрое повышение частоты наследственных аномалий типа *abnormal abdomen*, которые прежде в природе были очень редки. Сходство популяций в этом отношении еще тем более удивительно ввиду их крайней географической разобщенности” [3, с. 82]. Данные о сходных и параллельных изменениях генофондов для популяций *D. pseudoobscura* были также получены Т. Добжанским, который дал этому феномену название “эволюционные осцилляции”. Масштаб описанного явления впечатляющ: процесс синхронного повышения частоты определенных признаков охватывает изолированные и полуизолированные популяции родственных видов на территории в сотни и тысячи километров и практически одновременно. Несмотря на то, что причины эволюционных осцилляций так и остались невыясненными, сам факт синхронного и однотипного преобразования гомологичных признаков в изолированных популяциях родственных видов является твердо установленным.

Примерно такую же картину мы наблюдаем в морфологических преобразованиях конодонтов, примеры которых были приведены выше. Так, в позднем карбоне целый ряд стрептогнатов (*S. elongatus* Gunnell, *S. longilatus* Chern. et Ritter, *S. bellus* Chern. et Ritter, *S. vitali* Chern., *S. triangularis* Chern. и многие другие) обнаруживает присутствие редких форм с единичными бугорками на внутренней (реже внешней) боковой стороне платформы на уровне окончания карины. В раннем асселе частота нодулярных форм резко возрастает, причем, наряду с перечисленными морфотипами, появляется в массовом количестве стрептогнатовы группы *S. isolatus* Chern., Ritter, Wardlaw, у которых число нодулей увеличивается и за счет дробления части поперечных ребер, которые группируются вместе с боковыми нодулями на сформировавшейся дополнительной лопасти (табл. 1).

Понятно, что палеонтологическая летопись не может сохранить единичные события в повыше-

нии частот определенных наследственных аномалий, подобные тем, которые наблюдаются в современных популяциях. На ископаемом материале мы имеем дело с многократно повторяющимися подобными событиями, которые растянуты во времени, но прессуются и контрастируются палеонтологической летописью, сохраняющей наиболее часто происходящие события в виде некой суммарной картины морфогенеза. Однако даже и в этих условиях резкое повышение частоты встречаемости нодулярных морфотипов фиксируется в чрезвычайно узком стратиграфическом диапазоне. Например, на усольском разрезе максимум в распространении стрептогнатов группы *S. isolatus* приходится на слой мощностью менее 5 см.

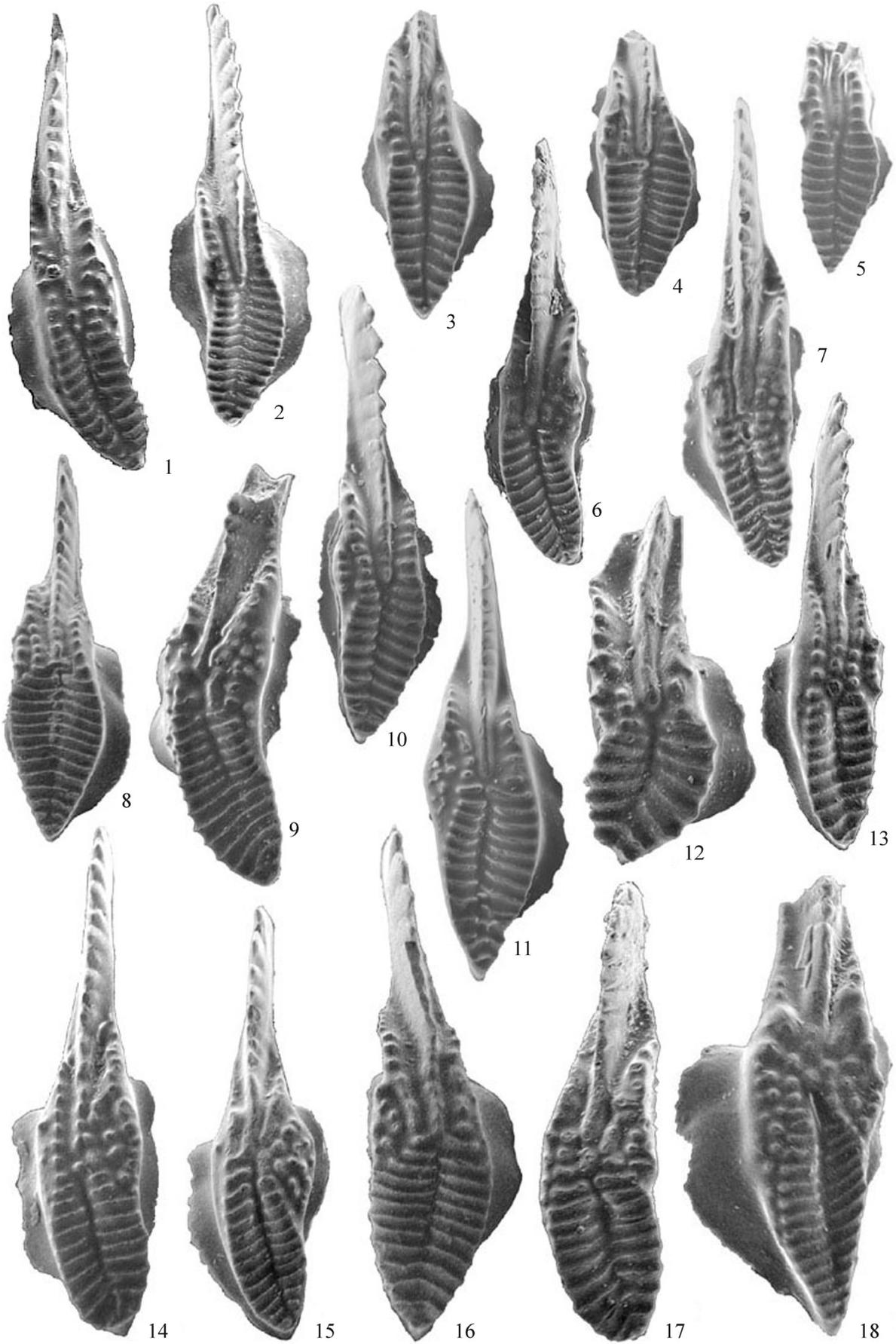
Связывать это событие с какими-то особыми внешними условиями этого времени, давшими преимущественное развитие видам с нодулярными Ра элементами, не приходится, так как наряду с ними и в обычном количестве встречаются Ра элементы, полностью лишённые нодулей.

Аналогичную картину можно усмотреть в преобразовании диплогнатового морфотипа по пути дифференциации карины. В позднем асселе среди этих форм, относимых к разным видам, попадаются редкие экземпляры с зачаточной дифференциацией. На границе асселя и сакмары наблюдается резкое повышение числа подобных форм и их преобразование в свитогнатовый морфотип с полностью дифференцированной кариной.

Подчеркнем, что указанные процессы резкого повышения частот определенных признаков у конодонтов отмечаются на огромной территории, охватывающей Северную и Южную Америку, Евразию.

ДИВЕРГЕНТНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ПРИЗНАКОВ

Подобные эволюционные осцилляции должны иметь определенное влияние на последующее развитие сосуществующих близкородственных популяций, ареалы которых перекрываются. Чтобы понять характер этого влияния, нужно коротко рассмотреть особенности дивергентной эволюции, возникающей в областях перекрывания ареалов родственных видов. Происхождение из одного корня и значительная общность в экологических требованиях определяет повышенную совместную встречаемость родственных видов [7, 12]. В области перекрывания ареалов между представителями родственных видов возникают конкурентные отношения, следствием которых является дивергенция, или смещение признаков. Вначале смещение носит экологический характер (смещаются экологические ниши конкурентов), действуя в соответствии с принципом Гаузе против конкуренции. Впоследствии экологическая дивергенция усиливается отбором тех морфологических различий, которые облегчают экологическое расхождение видов [8].



Морфологическая дивергенция в случае взаимоотношений родственных видов имеет ряд особенностей. В частности, она затрагивает гомологичные признаки и, как правило, немногие из них, которые принято называть дифференцирующими признаками. Расхождение сопровождается усилением изменчивости дифференцирующих признаков и стабилизацией прочих признаков. Поскольку в число дифференцирующих попадают наиболее вариабельные признаки, постольку усиление их изменчивости, возникающее в процессе дивергенции, приводит к длительному сохранению данных признаков в качестве дифференцирующих у большой группы родственных видов. Эта особенность была известна естествоиспытателям еще в позапрошлом веке как эмпирический “закон уравнительной изменчивости”, сформулированный английским энтомологом В. Уолшем. Этот закон гласит: “Если какой-либо признак изменчив в одном виде данной группы, то он будет проявлять тенденцию к изменению и в других родствен-

ных видах; и если какой-либо признак совершенно константен в одном виде данной группы, он будет стремиться быть константным у родственных видов” (цит. по [2], с. 11–12). Скелетные элементы конодонтов, как нельзя лучше, демонстрирует эту особенность: самыми лабильными на протяжении всего времени существования этой группы организмов являются Ра элементы, в то время как прочие отличаются поразительной консервативностью.

Само расхождение при конкурентных взаимодействиях родственных видов имеет уравновешенный характер, сдвигая количественные характеристики дифференцирующих признаков в противоположные стороны, чем, собственно, и достигается максимальный эффект при дивергенции. В простейшем случае, если, например, в качестве дифференцирующего признака оказываются размеры тела или какой-либо его части, то у одного из конкурентов они растут, а у другого уменьшаются на сравнимую величину [4, 10, 12].

Таблица. I. Разнообразие нодулярных морфотипов рода *Streptognathodus* в пограничных отложениях карбона и перми на Южном Урале. (Увеличение во всех случаях, кроме специально указанных, $\times 60$).

Фиг. 1–7 – позднекаменноугольные формы, фиг. 8–18 – раннеассельские формы из зоны *isolatus*.

Фиг. 1. *Streptognathodus longilatus* Chern. et Ritter, экз. № N45-43, форма с тремя боковыми нодулями, расположенными на продолжении поперечных ребер; разрез Никольский, слой 44; верхний карбон, гжельский ярус, зона *fissus*.

Фиг. 2. *Streptognathodus bellus* Chern. et Ritter, экз. № U17-2, форма с двумя боковыми нодулями и резким пережимом платформ в месте их размещения; разрез Усолка, слой 14; верхний карбон, гжельский ярус, зона *bellus*.

Фиг. 3. *Streptognathodus aff. bellus* Chern. et Ritter, экз. № N46-19, форма с единичным бугорком на боковой поверхности платформ; разрез Никольский, слой 40; верхний карбон, гжельский ярус, зона *bellus*.

Фиг. 4. *Streptognathodus aff. bipartitus* Chern, экз. № N46-19, форма с бугорками, образованными в результате дифференциации трех поперечных ребер; разрез Никольский, слой 40; верхний карбон, гжельский ярус, зона *bellus*.

Фиг. 5. *Streptognathodus aff. bellus* Chern. et Ritter, экз. № N45-22 ($\times 70$), форма с двумя бугорками на боковой поверхности платформ; разрез Никольский, слой 44; верхний карбон, гжельский ярус, зона *fissus*.

Фиг. 6, 7. *Streptognathodus wabaunsensis* Gunnell: 6 – экз. № U20-2, разрез Усолка, слой 16-2; 7 – экз. № U19-9; разрез Усолка, слой 16-1; формы с многочисленными бугорками, примыкающими к карине; верхний карбон, гжельский ярус, зона *wabaunsensis*.

Фиг. 8. *Streptognathodus bipartitus* Chern., экз. № U22-24, нодули образованы в результате дифференциации поперечных ребер; разрез Усолка, слой 16-3; нижняя пермь, ассельский ярус, зона *isolatus*.

Фиг. 9, 14. *Streptognathodus russoflangulatus* Chern.: 9 – экз. № U23-39; 14 – голотип № U22-9; формы с развитой внутренней нодулярной лопастью и единичными бугорками на внешней боковой поверхности платформ; разрез Усолка, слой 16-3; нижняя пермь, ассельский ярус, зона *isolatus*.

Фиг. 10. *Streptognathodus aff. nodularis* Reshetkova et Chern., экз. № N47-50, нодули на внутренней стороне платформ сформированы в результате дифференциации поперечных ребер; разрез Никольский, слой 48-1; нижняя пермь, ассельский ярус, зона *isolatus*.

Фиг. 11, 16. *Streptognathodus isolatus* Chern., Ritter et Wardlaw: 11 – экз. № N47-32, нодули отделены от внутреннего парапета подковообразной ложбиной, часть их образована независимо от поперечных ребер, часть – за счет дифференциации ребер; разрез Никольский, слой 48-1; нижняя пермь, ассельский ярус, зона *isolatus*; 16 – экз. № U22-12; разрез Усолка, слой 16-3; нижняя пермь, ассельский ярус, зона *isolatus*.

Фиг. 12. *Streptognathodus sp. A.*, экз. № U23-32 ($\times 70$), нодули образованы из краевых поперечных ребер, сохраняют их шиповатое строение и ориентировку; разрез Усолка, слой 16-3; нижняя пермь, ассельский ярус, зона *isolatus*.

Фиг. 13. *Streptognathodus nodularis* Reshetkova et Chern., экз. № U22-7, форма с хорошо развитой внутренней нодулярной лопастью и единичными бугорками на внешней боковой стороне платформ; разрез Усолка, слой 16-3; нижняя пермь, ассельский ярус, зона *isolatus*.

Фиг. 15. *Streptognathodus semiglomus* Chern., экз. № U22-8, форма с сильно вздутой внутренней нодулярной лопастью и единичными бугорками на внешней боковой стороне платформ; разрез Усолка, слой 16-3; нижняя пермь, ассельский ярус, зона *isolatus*.

Фиг. 17. *Streptognathodus invaginatus* Reshetkova et Chern., экз. № U23-7, форма с бугорками на внешней и внутренней боковых сторонах платформ; форма с хорошо развитой внутренней нодулярной лопастью и единичными бугорками на внешней боковой стороне платформ; разрез Усолка, слой 16-3; нижняя пермь, ассельский ярус, зона *isolatus*.

Фиг. 18. *Streptognathodus sp. B.*, экз. № U22-16, гипертрофированное развитие нодулей как на внутренней, так и на внешней сторонах платформ; разрез Усолка, слой 16-3; нижняя пермь, ассельский ярус, зона *isolatus*.

Уравновешенный характер дивергенции и длительное сохранение одних и тех же признаков в качестве дифференцирующих приводит к постепенному смещению их количественных показателей в определенном направлении, т.е. вызывает формирование морфологических трендов, столь характерных для эволюции Ра элементов у конодонтов.

Рассмотрим, как повлияют эволюционные осцилляции, о которых выше шла речь, на расхождение родственных видов. Состояние экологического равновесия между конкурирующими популяциями, достигнутое в процессе дивергенции, сохраняется до тех пор, пока остаются стабильными внешние условия и константны структуры популяций. Изменение частот определенных признаков, возникших в результате эволюционных осцилляций, означает, что при этом возрастает или резко сокращается количество особей, обладающих данным признаком. Иными словами, эволюционные осцилляции резко перестраивают структуру популяций. Это, в свою очередь, влечет за собой обострение конкурентных отношений с известными последствиями – экологическим расхождением и дивергенцией по одноименным признакам. *В связи с тем, что запускающие этот процесс однотипные эволюционные осцилляции происходят синхронно и единообразно на обширных территориях, морфологическая дивергенция происходит синхронно и приводит к близким результатам во всех (в том числе изолированных) популяциях родственных видов.*

Прогнозировать конкретные черты дивергенции в упомянутом выше случае эволюционных осцилляций, связанных с резким возрастанием числа стрептогнатодусов с нодулярными структурами, довольно трудно. Для этого необходимо знать функциональное назначение нодулярных структур. Однако общие особенности морфогенеза Ра элемента, развивающегося по пути нодуляризации, на ископаемых формах проявляются довольно явственно. Вначале идет постепенное увеличение количества экземпляров, характеризующихся нерегулярным размещением единичных бугорков на внутренней (реже внешней) боковой поверхности платформы. Само присутствие таких нодулей стимулирует дифференциацию поперечных ребер, размещенных в непосредственной близости к бугоркам: они укорачиваются и распадаются на отдельные фрагменты, иногда сохраняющие прежнюю ориентировку ребер, но затем превращающиеся в бугорки. Параллельно формируется особая площадка (боковая лопасть) платформы, и на ней группируются все возникшие бугорки. Затем они отделяются от каринальных образований подковообразным желобом. Завершает процесс реверсивная стадия, когда идет попятное направленное развитие по пути редукции нодулярных структур вплоть до полного их исчезновения. Собственно именно эта стадия и может рассматриваться как свидетельство дивергентного

развития по признаку “нодулярность”, приводящая, с одной стороны, к возникновению все более полно развитых нодулярных форм вплоть до аномальной гипертрофии нодулярных структур (табл. I, фиг. 18), а с другой – к постепенной потере нодул у конкурирующих с ними форм. Однако, появляющиеся в результате этого процесса морфотипы не тождественны инициальным формам, давшим начало развитию нодулярных морфотипов. На месте размещения нодулярных структур у форм, потерявших их в процессе дивергенции, возникает глубокий пережим платформы, а задние ветви парапелтов заметно удлиняются. Детали описанной трансформации в популяциях удаленных регионов могут несколько различаться, однако основные вехи этого процесса, т.е. ключевые морфотипы (в нашем случае это – *S. wabaunsensis*, *S. isolatus*, *S. cristellaris*, *S. longissimus*), выстраиваются, как и следует при дивергенции взаимодействующих родственных видов, в морфологический тренд и встречаются как на Урале, так и в Северной Америке.

Учитывая возможность синхронного, параллельного и независимого появления однотипных признаков в изолированных популяциях родственных видов, следует предостеречь от поспешных выводов исследователей, занимающихся глобальными палеобиогеографическими реконструкциями и на основе анализа распространения видов конодонтов восстанавливающих возможные пути миграции организмов. Точно такое же предостережение сделано В.А. Красиловым [6], впервые обратившим внимание на явление эволюционных осцилляций и их значение в биостратиграфических построениях. Он допускает, что эволюционные осцилляции могут восприниматься специалистами, изучающими ископаемые формы, как “мгновенное расселение или вымирание широко распространенных зональных видов” (с. 196).

Завершая краткий экскурс в область дивергентной эволюции, следует заметить, что привлечение эволюционных осцилляций для объяснения параллельного и синхронного появления определенных признаков, не является альтернативой концепции Дарвина-Гексли, служащей в качестве основы понимания гомотаксиса видов, а, скорее, должно рассматриваться как важное дополнение, касающееся гомотаксиса признаков.

Значение синхронного преобразования отдельных признаков для целей стратиграфической корреляции трудно переоценить. Фактически, это пока единственный известный нам процесс, который позволяет перейти от геологической одновременности (гомотаксальности, по Гексли) к установлению истинной синхронности далеко удаленных геологических объектов. Критерии распознавания признаков, синхронно возникающих в изолированных популяциях родственных видов, совершенно не разработаны на палеонтологическом материале.

Из общих соображений ясно, что речь может идти об относительно коротко живущих вариациях количественного, реже качественного характера, возникающих на основе гомологичных структур (гомологических частей скелета) родственных видов.

Возвращаясь к конодонтовой хронологии, следует еще раз подчеркнуть, что она базируется именно на выделении дискретных стадий в историческом морфогенезе Ра элемента. Эти стадии интерпретируются в форме соответствующих видовых таксонов, им присваиваются названия в традиционной биномиальной номенклатуре. Систематизированный таким образом материал используется в биостратиграфии классическим способом: устанавливается стратиграфическая (хронологическая) последовательность формальных видов и по первому возникновению определенного вида проводятся границы соответствующей зоны на шкале.

Практические следствия из такого подхода известны: конодонтовые шкалы позволяют осуществлять глобальную корреляцию, по крайней мере, границ ярусов. Таким образом, выделение и анализ исторического морфогенеза эволюционно лабильной структуры, гомологичной для большой группы и развивающейся как некая целостность, позволяет получить весьма универсальный инструмент для стратиграфических построений. В случае с конодонтами использование такого инструмента навязано исследователю почти насильно, так как ничего другого, кроме Ра элемента, не дано. Но ситуация с конодонтами показательна именно в смысле самого подхода к использованию результатов изучения ископаемых для целей стратиграфии. Можно взять любую другую группу ископаемых и попробовать (уже сознательно, специально) выделить из скелета некую структуру, гомологичную для большой группы представителей, и изучать ее изменение во времени, выделяя отдельные стадии (признаки) этого изменения как некие “виды” безотносительно ко всем другим признакам скелета. Если такой подход в случае с конодонтами обеспечил конодонтовым шкалам столь значительный корреляционный потенциал, то можно надеяться, что и для другой группы ископаемых он может иметь те же следствия.

ВЫВОДЫ

1. Виды конодонтов устанавливаются на основе изучения исторического морфогенеза единственного Ра элемента. Проконтролировать, когда эти формальные виды являются истинными биологическими видами, а когда сборными (полиспецифическими), невозможно.

2. В развитии Ра элементов наблюдаются периоды синхронного и единообразного изменения частоты определенных признаков, охватывающие изолированные популяции различных родственных

видов. В качестве механизма, запускающего этот процесс, предложено рассматривать явление эволюционных осцилляций, установленное на современных популяциях родственных видов. Последующая дивергенция, вызванная резким изменением частоты определенных признаков, усиливает и контрастирует результаты этого процесса, получающего отражение в палеонтологической летописи в виде мгновенного появления одноименных видов на обширной территории.

3. Использование для корреляции признаков, синхронно возникающих в изолированных популяциях глобально распространенных родственных видов конодонтов, позволяет перейти от геологической одновременности к установлению истинной синхронности далеко удаленных геологических объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Буко А. Эволюция и темпы вымирания. М.: Мир, 1979. 318 с.
2. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система. Л.: Наука, 1967. 91 с.
3. Голубовский М.Д., Иванов Ю.Н., Захаров И.К., Берг Р.Л. Исследования синхронных и параллельных изменений генофонда в природных популяциях плодовых мух *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1974. Т. 10, № 4. С. 7–82.
4. Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 415 с.
5. Козлова Г.Э. Радиолариевая зональная шкала борального палеогена // Зональная шкала по микроорганизмам и методы ее разработки. Тез. докл. X ВМС. Л.: ВСЕГЕИ, 1986. С. 113–114.
6. Красилов В.А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 256 с.
7. Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Изд-во Иностран. лит, 1947. 504 с.
8. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
9. Сенкевич М.А. Эволюция палеозойских лепидофитов и экостратиграфия // Теория и опыт экостратиграфии. Таллин: Валгус, 1986. С. 31–36.
10. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
11. Толмачев А.И. Пределы распространения вида в пространстве и времени // Палеонтологические критерии объема и ранга стратиграфических подразделений. Тр. VIII сессии ВПО. М.: Недра, 1966. С. 47–56.
12. Черных В.В. Проблемы целостности высших таксонов. М.: Наука, 1986. 143 с.
13. Черных В.В. Гомотаксис, синхронность и ортостратиграфические группы // Теоретические и прикладные аспекты современной палеонтологии. Тр. XXXIII сессии ВПО. Л.: Наука. 1989. С. 94–101.
14. Черных В.В. Метод отдельного признака и глобальная корреляция по конодонтам // Ежегодник-2001. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 2002. С. 30–34.
15. Черных В.В. Зональный метод в биостратиграфии. Зональная шкала нижней перми по конодонтам. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 2005. 217 с.

Рецензент В.А. Наседкина

Conodonts and ortostratigraphy

V. V. Chernykh

Institute of Geology and Geochemistry, Urals Branch of RAS

The practice of species diagnostics of conodonts and the features of the development of the Pa elements by the example of Late Carboniferous and Permian species are analyzed. The conclusion about probable poly-specific nature of the species-cosmopolites is made. For explaining the global distribution of cosmopolites is drawn the phenomenon of the evolutionary oscillations, proceeding simultaneously in the extensive territory and leading to a synchronous parallel and uniform change in the homologous structures in the affined species. The conclusion about the possibility of the synchronization of the remote sections according to the events of an abrupt change in the frequencies of the specific signs of the Pa elements is made.

Key words: *conodonts, Pa element, ortostratigraphy, homotaxis of characters, evolutionary oscillations, synchronous parallelism.*