

ДИВЕРГЕНЦИЯ И НАПРАВЛЕННОЕ ИЗМЕНЕНИЕ РА ЭЛЕМЕНТА У КОНОДОНТОВ ГРУППЫ *STREPTOGNATHODUS*

© 2010 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 01.09.2010 г.

На основании анализа морфологии многочисленных конодонтов из разреза “Усолка” рассмотрено дивергентное развитие представителей рода *Streptognathodus* в течение позднегжельского-раннеассельского времени. Приведены детальные схемы дивергенции стрептогнатодид. Дивергентное развитие родственных групп конодонтов приводит к направленному изменению дифференцирующих признаков. Продолжительность одного акта дивергенции в раннеассельское время составляет около 3 тыс. лет.

Ключевые слова: конодонты, Ра элемент, дивергенция, скорость дивергенции, направленное развитие.

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Конодонты – группа вымерших морских организмов проблематичного систематического положения – встречаются в ископаемом состоянии в виде разрозненных мелких (чаще менее 1 мм) скелетных элементов. По особенностям строения выделяется несколько типов элементов скелета конодонтов, из которых наиболее морфологически выразителен и эволюционно лабилен так называемый Ра элемент. Другие элементы скелета отличаются значительной эволюционной консервативностью и, как правило, не принимаются в расчет при установлении систематической (родовой и видовой) принадлежности ископаемых. В дальнейшем, говоря о конодонтах, мы будем иметь в виду Ра элемент.

В значительной мере родовая и видовая систематика конодонтов базируется на морфологии Ра элемента, который является структурой, гомологичной для всех представителей данной группы организмов. Беспрецедентно высокая встречаемость конодонтов в ископаемом состоянии, значительные темпы эволюции и широкое географическое распространение определяют их большое значение для биостратиграфии. Это, в свою очередь, обеспечило непрерывающийся в течение многих лет поток работ, посвященных изучению систематики и особенностям эволюции конодонтов.

Говоря об эволюции конодонтов, в большинстве случаев, имеют в виду исторический морфогенез именно Ра элемента. Сохраняя стабильное состояние общих признаков строения в пределах определенного рода, этот элемент обнаруживает значительную изменчивость в деталях строения, что позволяет устанавливать внутривидовые группировки. Поскольку для выделения видов используется изменение строения единственного элемента скелета, гомологичного для всех родственных видов,

постольку принимается, что дифференцирующими признаками, по которым происходит эволюционная дивергенция внутри группы, являются те или иные детали морфологии Ра элемента. Высокая частота встречаемости конодонтов по разрезу дает возможность детально восстановить хронологическую последовательность и особенности исторического морфогенеза Ра элемента на протяжении длительного времени существования рода.

В настоящей работе предпринята попытка рассмотреть эволюционную дивергенцию представителей рода *Streptognathodus* в течение позднегжельского и раннеассельского времени по Ра элементам, собранным в разрезе “Усолка” (рис. 1).

Разрез “Усолка” (Южный Урал, Башкортостан, правый берег р. Усолка, против курорта Красноусольский), широко известный среди специалистов как паралимитотип границы карбона и перми, вскрывает моноклинально залегающую непрерывную толщу верхнекаменноугольных и нижнепермских отложений (до артинского яруса включительно). Гжельско-ассельский интервал мощностью 51 м представлен непрерывной серией карбонатно-глинистых пород [13], переполненных конодонтами, относящимися в основном к роду *Streptognathodus*.

Из указанной мощности пород на долю аргиллитов приходится 11 м, мергелей – 15 м, известняков (микритов) и доломитизированных известняков – 25 м. Учитывая, что глинистые осадки в постседиментационной стадии уплотняются в три раза, мергели – в 1.7 раза, а микриты почти не уплотняются [7], следует полагать общую мощность осадков, отложившихся за гжельско-ассельское время на рассматриваемой территории, не менее 83.5 м. Время образования отложений гжельского и ассельского ярусов составляет 9.3 млн. лет [9]. Приблизительная оценка средней скорости накопления осад-

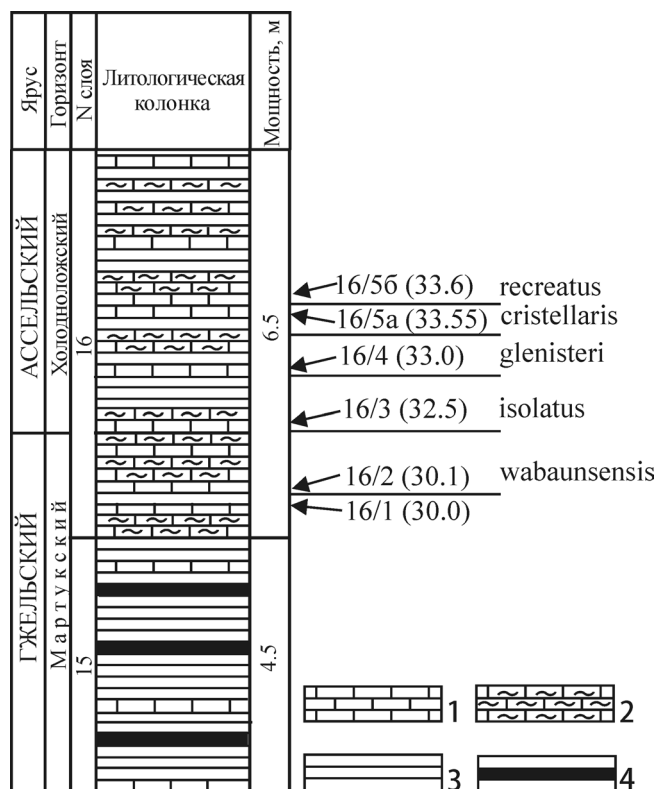


Рис. 1. Фрагмент гжельско-ассельской части разреза "Усолка".

1 – известняки, 2 – мергели, 3 – аргиллиты, 4 – аргиллиты с конкрециями фосфоритов; стрелками показаны опробованные слои с указанием номеров проб и (в скобках) расстояния от основания разреза; справа (латинские названия) – зональные подразделения разреза.

ков в этой части разреза указывает на цифру порядка 0.8 см за 1000 лет. Следует отметить, что приведенные данные не учитывают присутствия скрытых перерывов в осадконакоплении (диаастемы), которые, если их принять во внимание, должны несколько повысить рассчитанную среднюю скорость за тысячу лет. По-видимому, значение истинной скорости накопления осадков в усольском разрезе находится где-то в районе 1 см за тысячу лет, что по классификации Е.Ю. Барабашкина [1] позволяет отнести усольский разрез к конденсированному типу.

Принимая данную скорость осадконакопления, можно полагать, что формирование опробованных на конодонты слоев микритов мощностью 0.1 м и 0.2 м занимает приблизительно 10 и 20 тыс. лет.

Пограничные отложения верхнего гжеля и нижнего асселя были многократно опробованы нами [11, 12] на шести уровнях в карбонатных слоях №№ 16-1 (мощностью 0.1 м), 16-2 (мощностью 0.05 м), 16-3 (мощностью 0.1 м), 16-4 (мощностью 0.2 м), 16-5a (мощностью 0.1 м) и 16-5б (мощностью 0.1 м), охватывающих последовательные конодонтовые зоны *wabaunsensis*, *isolatus*, *glenisteri*, *cristellaris*, *recreatus* (рис. 1). Конодонты, встречен-

ные в слоях 16-1 и 16-2, которые в разрезе разделяет 5 см, рассматриваются в настоящей работе как происходящие из одного слоя мощностью 0.2 м.

Из каждого слоя отбиралась проба, соответствующая полной мощности слоя, которая в дальнейшем подвергалась стандартной обработке (дробление, растворение в уксусной кислоте, отмучивание нерастворимого остатка, сушка, ситование, ручной отбор конодонтов под микроскопом из фракции крупнее 0.25 мм).

Из каждой пробы было извлечено более семисот (из пробы 16-5a – более тысячи) экземпляров конодонтов, принадлежащих роду *Streptognathodus*. Исходя из указанной выше скорости осадконакопления, следует считать, что конодонты, выделенные из каждого слоя, представляют собой скелетные элементы животных, живших и сменяющих друг друга во времени в течение приблизительно 10–20 тыс. лет. Для биохронологии такая продолжительность времени не является значимой, и обычно считается, что все экземпляры конодонтов, полученные из одного маломощного слоя, если среди них нет явно переотложенных более древних форм, являются одновозрастными. Однако при решении биологических вопросов, касающихся, в частности, элементарных процессов эволюции, которые рассматриваются в настоящей работе, продолжительность времени в десятки тысяч лет игнорировать невозможно.

Учитывая продолжительность времени накопления осадков конкретного слоя, можно предполагать, что отобранные из него конодонты принадлежат как членам исходных популяций, так и тем, которые возникали впоследствии в процессе их эволюционного развития. Иными словами, каждая такая проба содержит смесь разновозрастных Ра элементов, различное строение которых является свидетельством исторического морфогенеза некоторого исходного Ра элемента.

Действительно, среди конодонтов, извлеченных из конкретного слоя микритов, присутствуют различающиеся по деталям строения Ра элементы стрептогнатодид. Одни из них известны из нижележащего слоя, другие появляются в данном слое впервые. Наиболее примечательно, что между ними всегда присутствуют промежуточные формы, позволяющие построить морфологические тренды, демонстрирующие направленное изменение некоторого признака строения Ра элемента. Как известно, направленное эволюционное изменение морфологических особенностей возникает при конкурентных взаимоотношениях популяций родственных видов, вызывающих вначале их экологическое разобщение, а затем и направленное изменение морфологических признаков [5, 10].

Один из способов расшифровки этого процесса по данным о морфологическом разнообразии конодонтов, извлеченных из конкретного слоя, рассмотрен ниже.

Прежде, чем приступить к изложению самого метода анализа морфологической трансформации Ра элементов и полученных с его помощью результатов, необходимо оговорить основные черты дивергентной эволюции, протекающей при взаимодействии близко родственных видов. Этому вопросу специально посвящена глава 3 работы “Проблема целостности высших таксонов” [10], из которой ниже приводятся необходимые извлечения.

СМЕЩЕНИЕ ПРИЗНАКОВ

Симпатрические популяции родственных видов в совпадающей части ареалов не сходны друг с другом хотя бы по одному признаку, в то время как при раздельном обитании представители этих видов зачастую почти неотличимы. Этот феномен, получивший название дивергенции, или смещения признаков, рассматривается как следствие конкуренции, которая возникает при взаимодействии родственных видов. По-видимому, вначале дивергенция носит экологический характер. Впоследствии она “будет усиливаться отбором тех морфологических различий, которые облегчают экологическую дивергенцию” [5, с. 80].

У близко родственных видов дифференцирующий признак или комплекс таких признаков включает одноименные морфофизиологические структуры, и смещение дифференцирующих признаков происходит за счет их изменения у одного или обоих конкурентов. Величины изменений признаков у каждого из конкурирующих видов взаимно уравновешены. Р. Дажо [3] иллюстрирует эту особенность в отношении размеров клювов двух видов дарвиновых вьюрков, обитающих на четырех островах: раздельно на островах Дафн и Гроссман и совместно на островах Чарлз и Чатам. Длина клювов у обоих видов, когда они аллопатричны, чаще всего равна 10 мм. На островах Чарлз и Чатам, где виды симпатричны, наиболее обычная длина клюва у одного из видов становится равной 8 мм, а у другого 12 мм. Уравновешенный характер дивергенции в данном случае совершенно очевиден: у одного из видов длина клюва уменьшается на 2 мм, у другого — ровно на такую же величину возрастает.

Одум [6], ссылаясь на работу Лэка [4], указывает на аналогичный случай в отношении двух других видов земляных вьюрков рода *Geospiza*, которые симпатричны на самых больших островах и различаются здесь, в частности, по размерам клюва. На более мелких островах эти виды аллопатричны, и в этом случае каждый вид имеет промежуточные размеры клюва.

Преимущество такого характера дивергенции состоит в том, что при взаимном изменении одноименных структур с противоположным знаком достигается наибольшая скорость расхождения признаков и, следовательно, скорейшее устранение или ослабление конкуренции.

Морфологическая дивергенция, возникающая при конкуренции родственных видов, сопровождается усилением изменчивости дифференцирующих признаков хотя бы у одного из конкурентов. Дивергенция затрагивает при прочих равных условиях признаки, которые отличаются относительно большей изменчивостью, что обеспечивает более быстрое их смещение. Следовательно, обыкновенно виды дивергируют по тем признакам, по которым еще ранее намечено расхождение, так как в процессе дивергенции возрастает изменчивость дифференцирующих признаков.

Иными словами, смещение признаков у близко родственных видов характеризуется положительной обратной связью и имеет по этой причине определенную инерционность. Начавшись в связи с конкретными условиями некоторого первичного взаимодействия родственных видов, процесс дивергенции вычлняет комплекс дифференцирующих признаков и, поддерживая их большую изменчивость, сохраняет этот комплекс в качестве дифференцирующего и при последующих взаимодействиях с близко родственными группами.

СНИЖЕНИЕ ОБЩЕЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Вместе с возрастанием изменчивости дифференцирующих признаков конкурентные отношения вызывают понижение “морфологической и экологической изменчивости одного или обоих видов в зоне перекрывания ареалов” [5, с. 81]. Свидетельством в пользу стабилизирующего действия конкуренции, по мнению Уильямсона [8], может служить большая изменчивость островной популяции вида по сравнению с материковой, существующей в более разнообразном биоценозе. Э. Майр [5], ссылаясь на наблюдения Ф. Добржанского, Х. Бурла и да Кунья, приводит их данные о снижении изменчивости у *Drosophila willistoni* для одного генетического признака в тех областях ареала, где сосуществует наибольшее число видов-двойников.

Эта особенность в изменчивости признаков родственных видов известна как эмпирический “закон уравнивающей изменчивости”, сформулированный английским энтомологом В. Уолшем: “Если какой-либо признак изменчив в одном виде данной группы, то он будет проявлять тенденцию к изменению и в других родственных 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]).

Эволюционные изменения скелетных элементов конодонтов как нельзя лучше демонстрируют действие закона Уолша: Ра элементы изменяются в процессе эволюции весьма значительно, в то время как прочие элементы сохраняют стабильную морфологию на протяжении геологических эпох.

Таким образом, морфологическая дивергенция, происходящая при конкуренции родственных видов, имеет ряд особенностей. В частности, она затрагивает гомологичные признаки и, как правило, немногие из них, которые принято называть дифференцирующими. Расхождение сопровождается усилением изменчивости дифференцирующих признаков и стабилизацией прочих признаков. Поскольку в число дифференцирующих попадают наиболее вариабельные признаки, усиление их изменчивости, возникающее в процессе дивергенции, приводит к длительному сохранению данных признаков в качестве дифференцирующих у большой группы родственных видов. 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 [3, 6, 8].

Уравновешенный характер и одностороннее ограничение (например, нельзя бесконечно уменьшать размеры тела или какой-то его части) процесса морфологической дивергенции, а также длительное сохранение одних и тех же признаков в качестве дифференцирующих приводят к постепенному смещению количественных показателей в определенном направлении, т.е. вызывает формирование морфологических трендов, столь характерных для эволюции Ра элементов у конодонтов.

ДИВЕРГЕНЦИЯ У КОНОДОНТОВ

Возвращаясь к эволюционной дивергенции конодонтов, напомним, что формальные виды конодонтов рода *Streptognathodus* устанавливаются исключительно по особенностям морфологии Ра элемента. Проверить пригодность тех или иных деталей строения Ра в качестве критерия видовой диагностики невозможно. По этой причине мы рассматриваем дивергентное развитие (исторический морфогенез) только Ра элементов, не решая вопрос об их отнесении к тому или иному реальному виду. Не исключено, что близкие, но разные биологические виды могут быть обладателями идентичных Ра элементов, как и то, что одни и те же биологические виды содержат несколько различающиеся по деталям строения Ра элементы. Для нас существенно то, что при соприкосновении ареалов популяций родственных видов происходит их экологическое разобщение с поддерживающим его изменением морфологии Ра элемента у членов конкурирующих популяций. Не исключено, что этот процесс в отдельных случаях идет реально на внутривидо-

вом уровне, в других – дивергируют виды. Главное, что и в том, и другом случае, так или иначе, изменяются Ра элементы, и этот процесс может быть прослежен на палеонтологическом материале.

К сожалению, в силу того, что функциональное назначение Ра элементов скелета конодонтов, а тем более частных особенностей их строения неизвестно, при анализе смешанного комплекса Ра элементов в каждом изученном слое приходится руководствоваться некоторыми методическими установками общего характера.

Так, чтобы дифференцировать смешанный комплекс Ра элементов в каждом изученном слое и разместить их в хронологическом порядке, необходимо установить общую тенденцию эволюционной трансформации стрептогнатодид. Кроме этого, принимается во внимание специфический (уравновешенный) характер смещения признаков при взаимодействии родственных популяций, приводящий к направленному изменению дифференцирующего признака, о чем было сказано выше.

Остановимся на том, каким образом устанавливается общая тенденция эволюционных изменений стрептогнатодусов в течение позднежелтеозаннеассельского времени. Собственно, эту возможность предоставляет анализ послойно собранных комплексов конодонтов (последовательно снизу вверх по разрезу). Просматривая собранные коллекции конодонтов из последовательных слоев и фиксируя первое появление ранее неизвестных Ра элементов, мы устанавливаем их стратиграфическую последовательность и интерпретируем ее как изменение морфологии Ра элемента во времени. Такая последовательность Ра элементов приведена на рис. 2.

Анализ этой последовательности позволяет установить наличие морфотипов с единичными бугорками на внутренней боковой стороне платформы в слое 16/1 (рис. 1). В последующее время (в слое 16/2) количество бугорчатых форм возрастает, в том числе и за счет появления морфотипов, у которых происходит дробление поперечных ребер. В следующем слое (16/3) отмечается резкое увеличение количества разнообразных форм с полно развитыми нодулярными структурами, включающими многочисленные бугорки на вновь образованной боковой дополнительной лопасти, которая отделяется от тонкого парапета подковообразной ложбиной (группа *S. isolatus*). Подчеркнем, что в этом случае речь идет о взрывоподобном характере появления форм с полно развитыми нодулярными структурами. Это утверждение следует из сопоставления особенностей морфологии стрептогнатодусов из слоя 16/3 с теми, что найдены в предшествующих и последующих слоях. Стрептогнатодусы, собранные ниже и выше слоя 16/3, имеют ту особенность, что по определенным деталям строения нодулярной структуры для любых двух экземпляров Ра элемента почти всегда можно найти про-

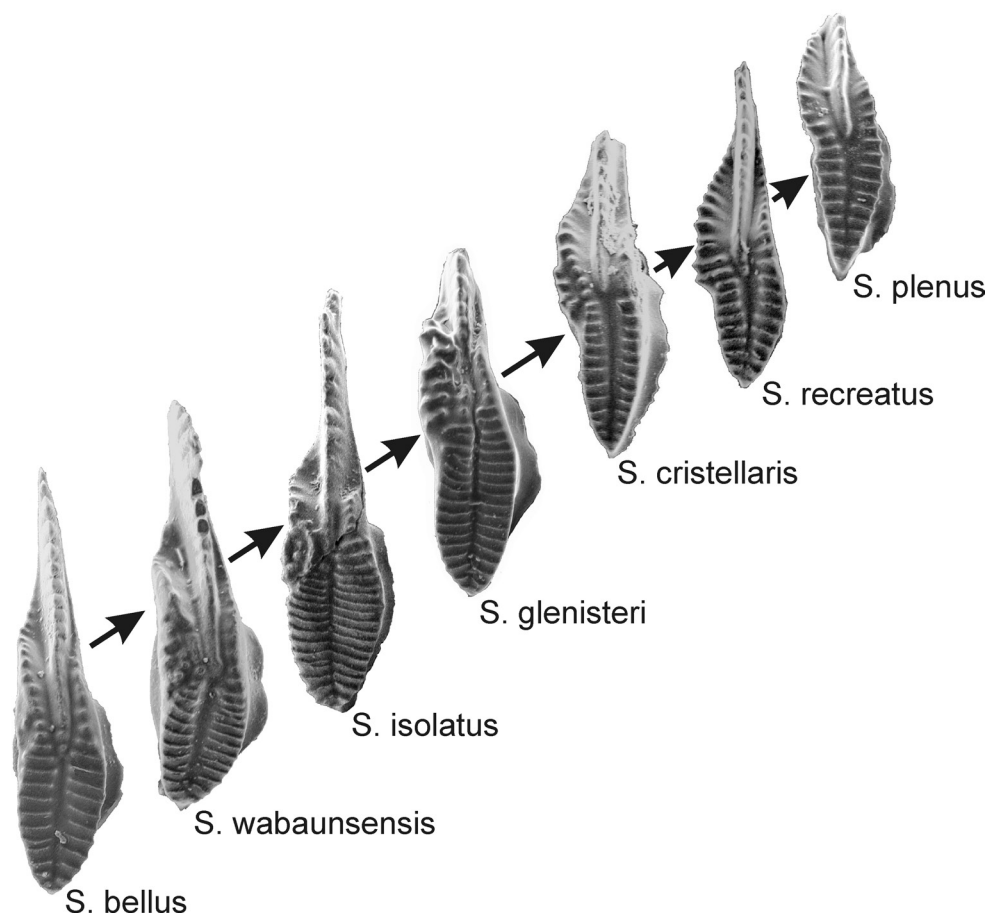


Рис. 2. Эволюционный тренд позднегжельских и раннеассельских зональных видов-индексов рода *Streptognathodus* в разрезе “Усолка”. Объяснение в тексте.

межуточную между ними форму. В этой связи, из них довольно легко составляется морфологический ряд, в котором каждый последующий член постепенно изменяет строение нодулярных структур и приближается по этому признаку к конечному члену ряда. Совершенно иначе обстоит дело с конодонтами из слоя 16/3. При значительном разнообразии стрептогнатодид, каждый отдельный морфотип индивидуален и имеет полностью завершенную нодулярную структуру. И самое примечательное, что между ними полностью отсутствуют переходные формы. Весьма вероятно, что этот факт объясняется не действительным отсутствием дивергенции на этом временном интервале, а именно повышенными скоростями этого процесса, кратким временем реально существовавших малочисленных переходных форм, присутствие которых в силу указанных обстоятельств не получило отражения на палеонтологическом материале. Собственно именно *относительное* резкое возрастание скорости дивергентных превращений и имеется в виду, когда мы говорим о взрывоподобном характере появления форм с полно развитыми нодулярными структурами во время формирования слоя 16/3.

Рассмотрение конодонт из последующих слоев (16/4 и, в особенности, слоев 16/5a и 16/5b) обнаруживает последовательное снижение количества Ра элементов с полно развитыми нодулями и появление таких форм, у которых бугорки вновь сливаются в ребра. Происходит восстановление нормального ребристого внутреннего парапета. Этот реверсивный процесс приводит к появлению морфотипов, весьма напоминающих обычных позднекаменноугольных стрептогнатодид, полностью лишенных бугорков. Опять-таки отметим, что в это время между основными морфотипами встречаются многочисленные переходные формы, из которых составляются отчетливые морфологические ряды.

Таким образом, вырисовывается общая картина эволюции Ра элементов в течение рассматриваемого времени, включающая на начальной стадии их постепенное преобразование в направлении формирования нодулярных структур, затем быстрое становление морфотипов с полно развитыми нодулярными образованиями и реверсивный процесс постепенной их редукции в конце раннеассельского времени (рис. 2).

Знание общего направления развития Ра элементов позволяет построить схему их дивергенции с учетом ее уравновешенного характера. В качестве дифференцирующих признаков, по которым шло расхождение близко родственных Ра элементов, был выбран габитус платформы и строение нодулярных структур. В соответствии с этим дифференцировались формы с широкими платформами изометричных очертаний и формы с удлиненными узкими платформами. Дивергентные пары подбирались таким образом, чтобы обеспечить уравновешенный характер дивергенции: широкоплатфор-

менным морфотипам противопоставлялись узкоплатформенные, находящиеся на той же стадии преобразования нодулярных структур, что и широкоплатформенные. Порядок следования дивергентных актов, таким образом, контролировался знанием общего направления трансформации нодулярных структур. В качестве инициального морфотипа (вида) на каждом временном уровне выбирался тот, который встречается также и в нижележащем слое.

В соответствии с вышеприведенными соображениями, рассмотрим непосредственно особенности эволюционной дивергенции нодулярных стрептогнатодид отдельно на каждом из пяти интервалов от слоя 16/(1, 2) до 16/5б.

Все формы, которые использованы для составления схемы дивергенции в течение времени формирования конкретного слоя, происходят только из данного слоя.

Слой 16/(1, 2) (зона *wabaunsensis*)

Дивергенция стрептогнатодид по ширине платформы на этом временном отрезке привела к возникновению двух ветвей: узких удлиненных форм и форм с более широкими платформами. Нодулярные структуры в каждой из них дивергировали от более простых (с единичными бугорками на боковой поверхности) к типичному морфотипу *S. wabaunsensis*, у которого боковые бугорки дополняются бугорками, возникающими путем дробления поперечных ребер на уровне окончания карины (рис. 3). Этот процесс приводит к сужению внутреннего парапета, и от поперечных ребер, противостоящих нодулям, остается только тонкая цепочка бугорков (рис. 3, фиг. 6, 7). Крайний член нижнего ряда форм (рис. 3, фиг. 6) по особенностям строения нодулярной структуры почти достигает уровня *S. isolatus*.

Количество выделенных дивергентных актов не более трех за 20 тыс. лет.

Слой 16/3 (зона *isolatus*)

Как было отмечено ранее, в это время наблюдается появление разнообразных морфотипов с полно развитыми нодулярными структурами на одной (внутренней) или на обеих сторонах платформы. Представление о степени разнообразии стрептогнатодид на этой стадии развития дает рис. 4. Общей чертой строения всех встречающихся на этом стратиграфическом уровне форм является наличие у них боковой дополнительной лопасти, на которой сосредоточены бугорки, отделенные от внутреннего парапета неглубоким желобом. Переходных форм между основными морфотипами не встречено, и каждый из них рассматривается как формальный вид (*S. isolatus*, *S. semiglomus*, *S. bipartitus*, *S. nodulinear*, *S. russoflangulatus*, *S. invaginat* и т.д.).

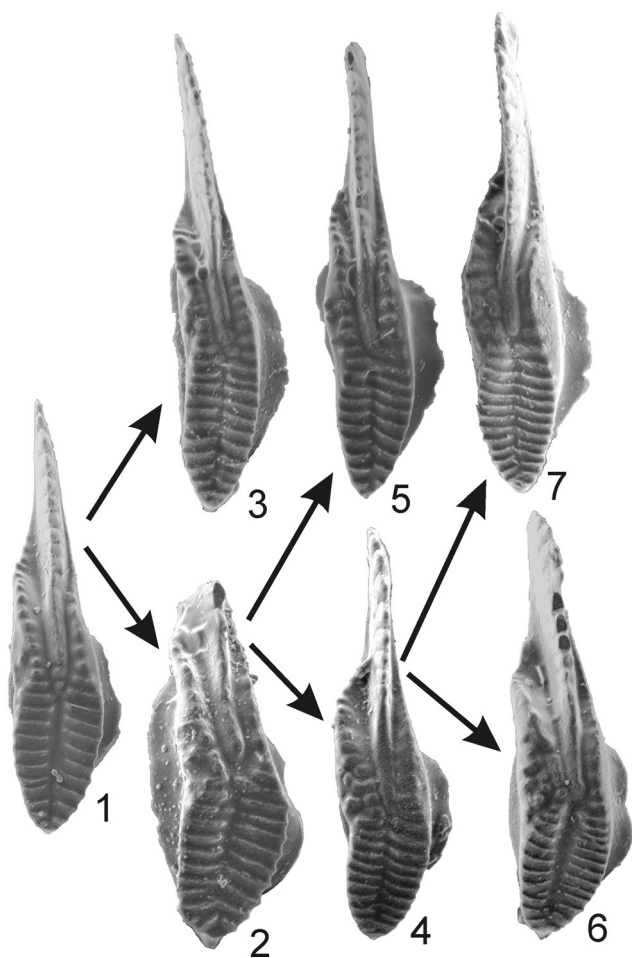


Рис. 3. Схема дивергенции Ра элементов в слоях 16/1 и 16/2 (верхняя часть гжельского яруса, зоны *bellus-wabaunsensis*).

1 – инициальный морфотип *S. bellus*; 3, 5, 7 – ветвь морфотипов с удлиненной и относительно узкой платформой: 3, 5 – формы с боковым расположением бугорков, 7 – форма с бугорками, возникшими при дроблении поперечных ребер (*S. wabaunsensis*); 2, 4, 6 – ветвь морфотипов с относительно широкой и укороченной платформой: 2 – форма с боковым расположением бугорков, 4 – форма, у которой к боковым бугоркам присоединяются бугорки, возникшие при дроблении поперечных ребер внутреннего парапета (*S. wabaunsensis*), 6 – форма, переходная от *S. wabaunsensis* к *S. isolatus*.

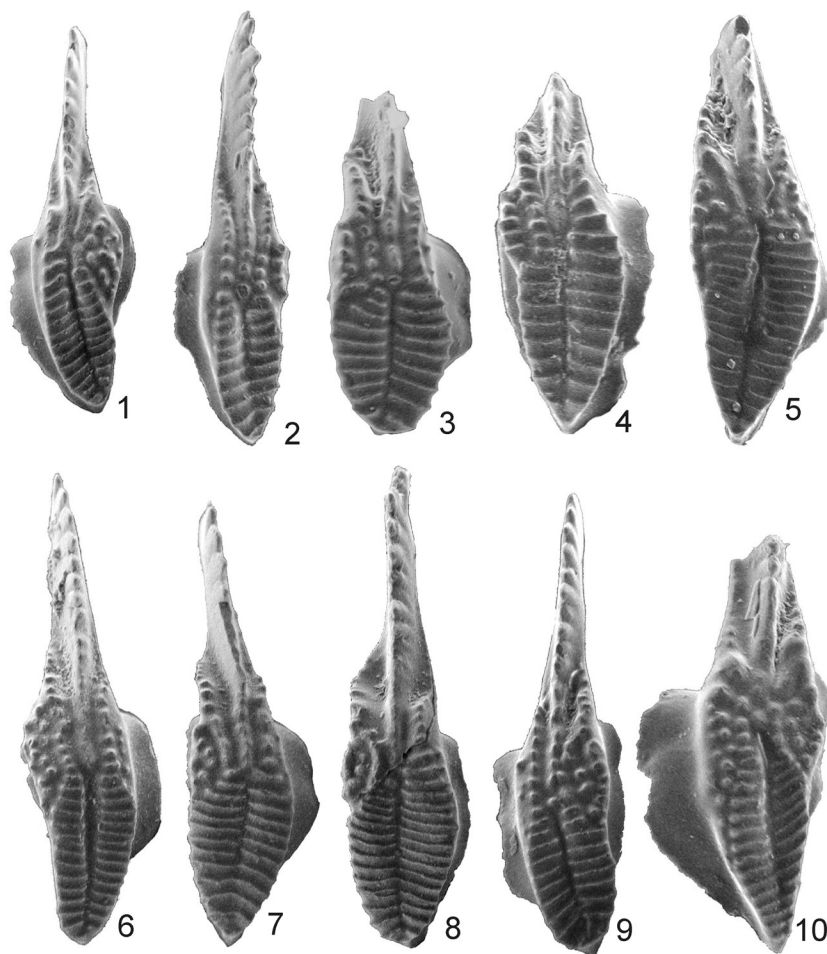


Рис. 4. Морфологическое разнообразие стрептогнатодусов в слое 16/3 (основание ассельского яруса, зона *isolatus*). 1 – *S. semiglomus*; 2 – *S. nodulinearis*; 3 – *S. invaginat*; 4 – *S. bipartitus*; 5 – *S. aff. bipartitus*; 6, 9 – *S. russoflangulatus* (соответственно – правая и левая формы); 7, 8 – *S. isolatus*; 10 – *S. n. sp.*, форма с гипертрофией нодулярных образований.

Слой 16/4 (зона *glenisteri*)

Этот слой мощностью 0.2 м следует через полметра за слоем 16/3. В нем найдено более 800 экземпляров конодонтов. В качестве инициального был взят типичный *S. isolatus* – морфотип, перешедший из слоя 16/3.

На данном временном интервале наблюдается отчетливая дивергенция стрептогнатодид по габитусу платформы, сопровождающаяся также постепенной редукцией нодулей. На ранних стадиях дивергенции отдельные бугорки сливаются в короткие хаотично ориентированные ребрышки (рис. 5, фиг. 2), затем из них восстанавливаются длинные немногочисленные поперечно ориентированные ребра (фиг. 4–7). Обращает на себя внимание, что на этой стадии внутренний парапет как бы вталкивается восстановленными ребрами внутрь платформы, и окончание карины, которое в обычном случае противопоставлено срединному желобу,

упирается во внутренний парапет (рис. 5, фиг. 4, 5). Эта характерная особенность строения подобных морфотипов была использована для выделения вида *S. glenisteri*. Дальнейшая дивергенция последовательно сокращала число восстановленных ребер, которые затем укорачивались, вновь превращались в единичные бугорки и, наконец, полностью редуцировались. Параллельно восстанавливался внутренний парапет. На завершающей стадии возникают формы (рис. 5, фиг. 10, 11), почти неотличимые от позднекаменноугольных морфотипов *S. longus* (узкоплатформенная форма) и *S. bellus* (широкоплатформенная форма).

Выделяются пять дивергентных актов, произошедших в течение 20 тыс. лет.

Слой 16/5a (зона *crustellaris*)

В качестве инициального взят морфотип, возникший после первой дивергенции во время формирования предыдущего слоя 16/4, характерной

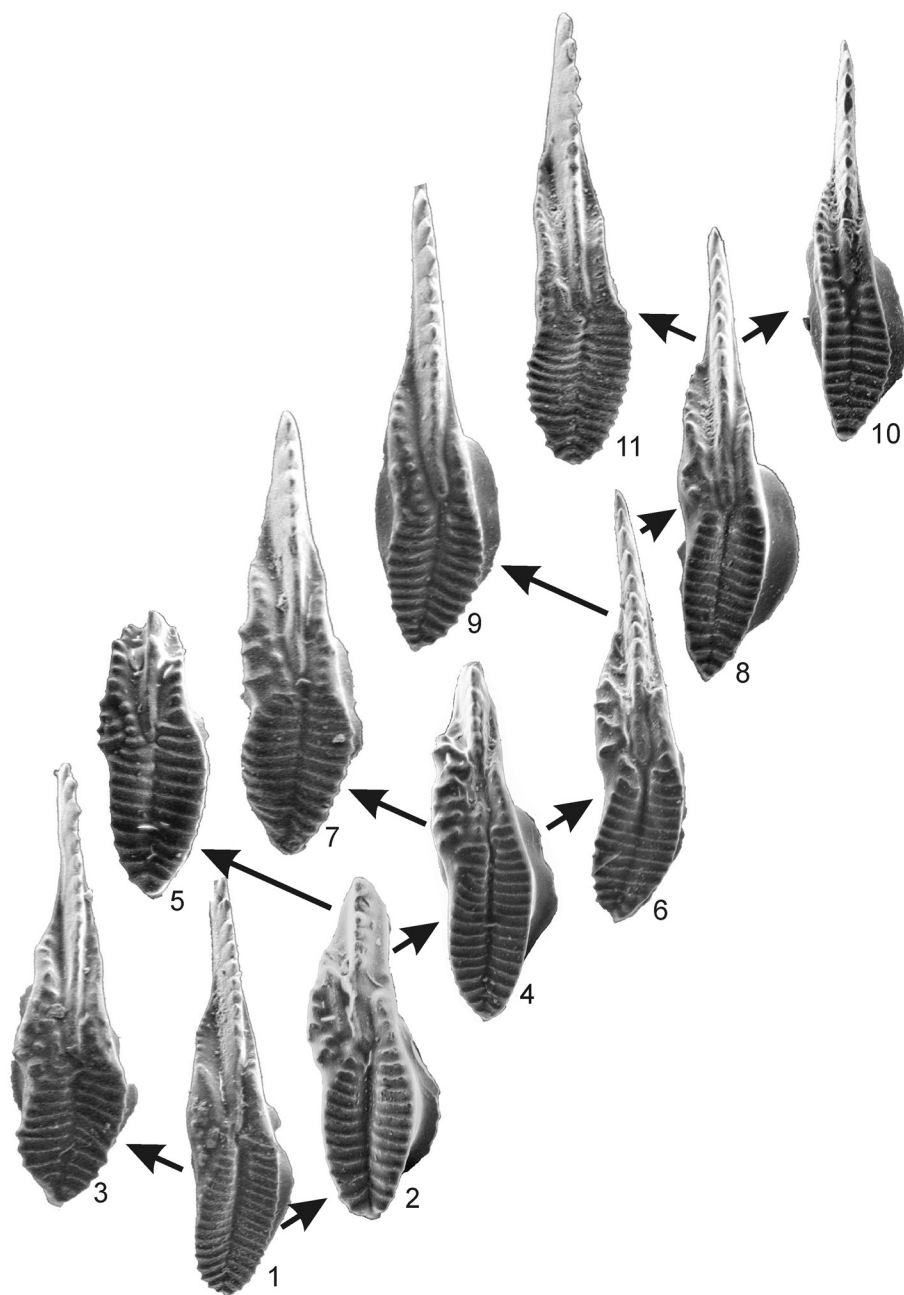


Рис. 5. Схема дивергенции Ра элементов в слое 16-4 (ассельский ярус, зона *glenisteri*)

1 – инициальный морфотип *S. isolatus*; 3, 5, 7, 9, 11 – ветвь морфотипов с широкой платформой: 3 – форма из группы *S. wabaunsensis* с частично слившимися бугорками; 5 – *S. aff. bipartitus*, отличается от номинального морфотипа смещением карины к внутреннему параплету (как у морфотипа *S. glenisteri*); 7 – форма с полностью слившимися бугорками; 9 – форма с реликтовыми бугорками, внешне почти неотличимая от гжелского морфотипа *S. bellus*; 11 – форма с полностью редуцированными бугорками; 2, 4, 6, 8, 10 – ветвь морфотипов с относительно узкой удлиненной платформой: 2 – форма с полностью слившимися бугорками и реликтом передней ветви внутреннего параплетта; 4 – *S. glenisteri*, форма с восстановленными ребрами, образованными слившимися бугорками; 6 – *S. paraisolatus*, форма с единичными ребрами, образованными слившимися бугорками; 8 – форма, похожая на гжелский морфотип *S. bellus*, с реликтовыми бугорками и восстановленной передней ветвью внутреннего параплетта; 10 – *S. longus*, форма, лишенная нодулярных образований, с полностью восстановленным внутренним параплетом.

особенностью которого является наличие как отдельных единичных бугорков, так и бугорков, частично слившихся между собой и образовавших короткие ребра (ср. рис. 5, фиг. 2 и рис. 6, фиг. 1). Вы-

ше по разрезу в последующих слоях этот морфотип отсутствует.

Первый акт дивергенции по ширине платформы приводит, с одной стороны, к появлению узкоплат-

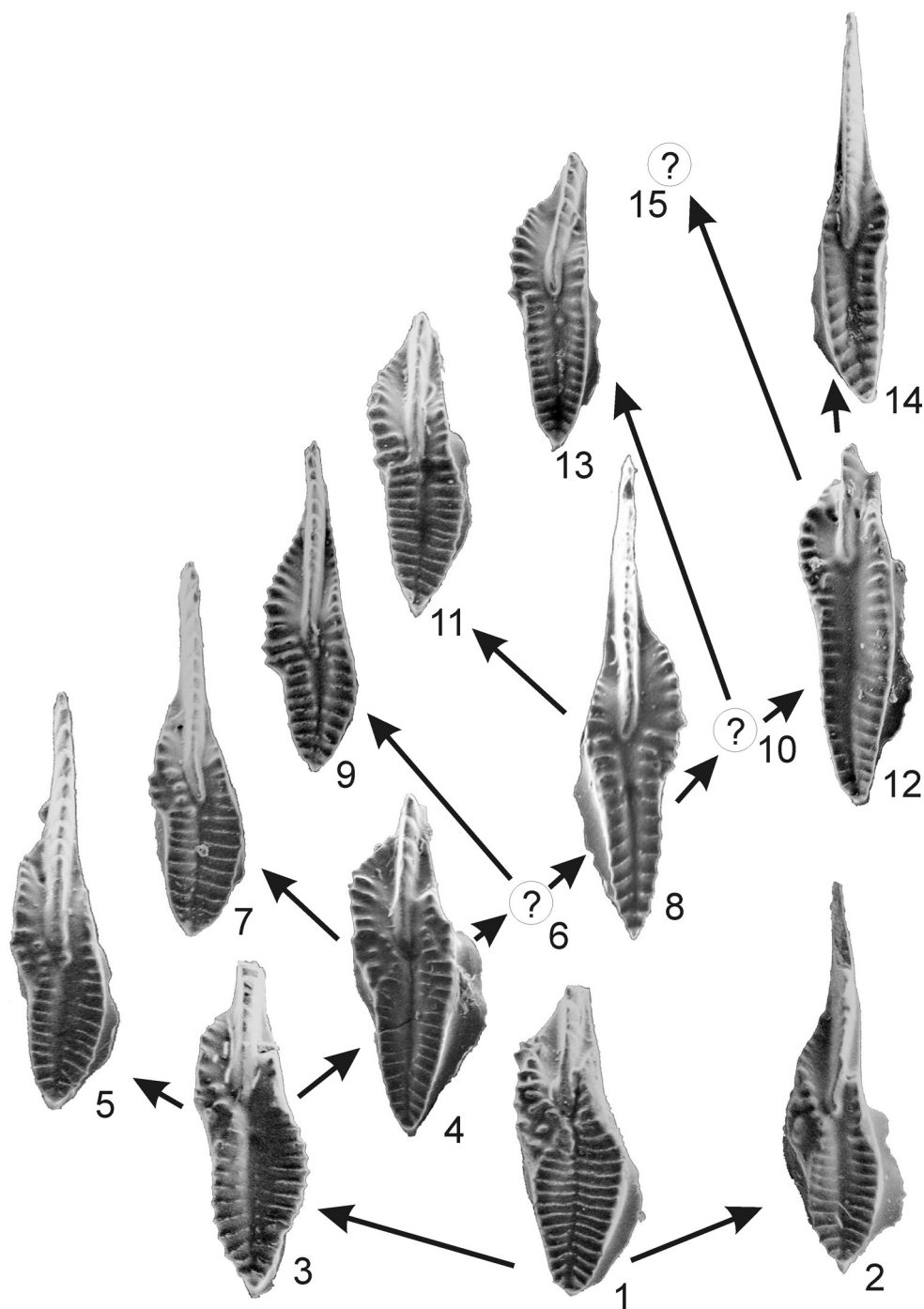


Рис. 6. Схема дивергенции Ра элементов в слое 16-5a (ассельский ярус, зона *cristellaris*).

1 – инициальный морфотип *S. aff. isolatus*, форма с частично слившимися бугорками; 2 – вторично образованный морфотип *S. isolatus*; 3 – *S. aff. isolatus* с единичными бугорками и укороченной передней ветвью внутреннего парапета; 4, 6, 8, 10, 12, 14 – ветвь морфотипов с узкой, удлиненной клиновидной платформой: 4 – *S. aff. cristellaris*, форма с единичными ребрами из слившихся бугорков; 6 – предполагаемая (пока найденная) форма типа *S. cristellaris* с узкой клиновидной платформой; 8 – морфотип *S. recreatus* с восстановленными, выступающими за край платформы ребрами; 10 – предполагаемая (пока найденная) форма с единичным ребром, выступающим за край платформы; 12 – морфотип с полностью восстановленным внутренним парапетом; 14 – морфотип, близкий по габитусу платформы позднежелскому виду *S. tri-angularis*; 5, 7, 9, 11, 13, 15 – ветвь морфотипов с относительно широкой и округленной платформой: 5 – морфотип *S. cristellaris* с ребрами из слившихся бугорков и неполно восстановленным внутренним парапетом; 7 – морфотип, переходный между *S. cristellaris* и *S. recreatus*, с выступающими за край платформы восстановленными ребрами, отделенными бороздой от частично восстановленного внутреннего парапета; 9 – морфотип *S. recreatus* с выступающими за край платформы восстановленными ребрами и полностью восстановленным внутренним парапетом; 11, 13 – морфотипы с единственным реликтовым аномальным ребром, выступающим за край платформы; 15 – предполагаемая форма (пока найденная), полностью лишенная реликтовых восстановленных ребер.

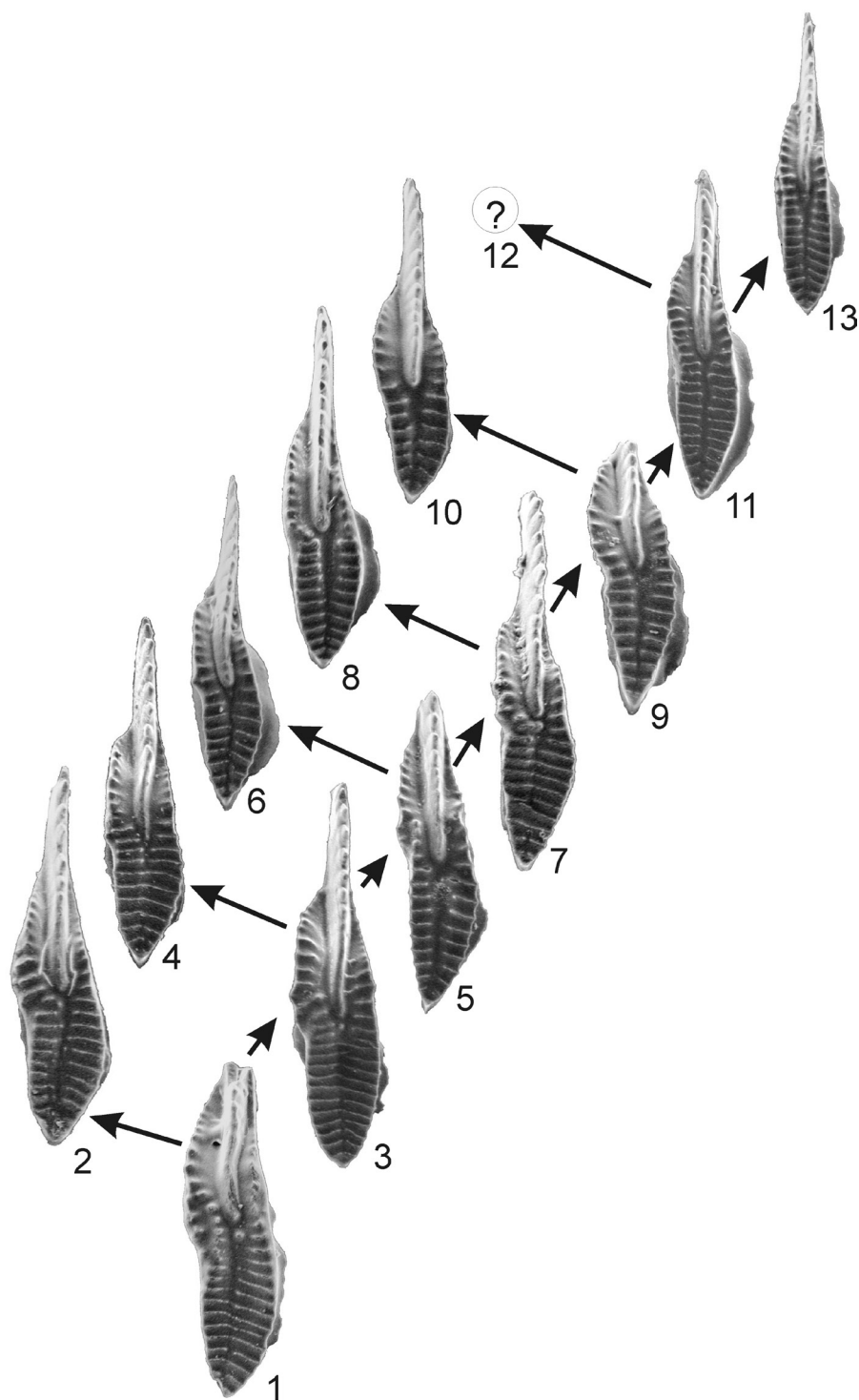


Рис. 7. Схема дивергенции Ра элементов в слое 16-56 (ассельский ярус, зона *cristellaris*).

1 – инициальный морфотип *S. cristellaris*; 3, 5, 7, 9, 11, 13 – ветвь морфотипов с удлиненной платформой: 3 – форма с боковыми ребрами из слившихся бугорков; 5 – форма с реликтовыми бугорками; 7 – форма с аномальными ребрами, выходящими за край платформы; 9 – *S. plenus*, форма с полностью восстановленным внутренним парапетом и синусом на месте ранее существовавших нодулярных образований; 11, 13 – *S. aff. plenus*, формы с постепенно исчезающим синусом, на боковой поверхности последней формы видны три реликтовых мелких бугорка; 2, 4, 6, 8, 10, 12 – ветвь морфотипов с относительно укороченной платформой: 2 – морфотип, близкий *S. recreatus*, с аномально удлиненными ребрами, разрывающими внутренний парапет; 4, 6 – формы с единичным восстановленным ребром, выступающим за край платформы; 8 – форма с синусом на месте ранее существовавших нодулярных образований; 10 – *S. plenus*, форма с полностью восстановленным внутренним парапетом и почти исчезнувшим синусом; 12 – предполагаемая форма, подобная изображенной на фиг. 13, но с более короткой изометричной платформой.

форменного морфотипа, напоминающего вид *S. isolatus* (рис. 6, фиг. 2), с другой – к возникновению широкоплатформенной удлиненной формы, обладающей срастающимися нодулями в области пережима платформы (рис. 6, фиг. 3). Последующая дивергенция этой последней формы по признаку “ширина платформы”, приводит к появлению двух ветвей морфотипов. Одна из них (нижняя ветвь) включает формы, обладающие удлиненной узкой платформой, другая (верхняя) – формы с более изометричной платформой. В обеих ветвях образуется морфологический тренд, каждый последующий член которого демонстрирует направленное развитие нодулярных структур: вначале постепенное срастание бугорков в поперечно расположенные ребра, а затем их полную редукцию и восстановление ребристого парапета. На схеме дивергенции, помещенной на рис. 6, более полно представлена ветвь коротко платформенных форм, в противопоставляемой ей ветви форм с узкой удлиненной платформой, по-видимому, некоторые промежуточные морфотипы не найдены и обозначены знаком вопроса.

Выделяются семь актов дивергенции, происшедших в течение 10 тыс. лет.

Слой 16/56 (зона *plenus*)

В качестве инициального взят морфотип *S. cristellaris*, перешедший на обсуждаемый временной уровень из предыдущего слоя и закончивший свое существование во время формирования слоя 16/56. На приведенной схеме (рис. 7) так же, как и в предыдущих случаях, показана дивергенция по ширине платформы с учетом общей эволюционной тенденции в направлении редукции нодулярных структур и восстановления нормальной ребристости внутреннего парапета. В процессе дивергенции наблюдается разделение стрептогнатодид на две ветви: одна из них включает формы, имеющие удлиненную относительно узкую платформу, и вторая ветвь, состоящая из форм, с относительно широкой и укороченной платформой. Параллельно с этим в каждой ветви происходит редукция нодулярных структур. В обеих ветвях отмечается последовательное появление форм, проходящих одинаковые стадии трансформации нодулярных структур. Вначале отмечается слияние нодулей в аномально удлиненные поперечные ребра (рис. 7, фиг. 4–5), затем число аномальных ребер сокращается до единичного и происходит восстановление нормальной ребристости внутреннего парапета. В результате серии последовательных дивергенций на заключительных стадиях возникают формы, у которых на месте размещения нодулей платформа несет отчетливое углубление (синус), впоследствии все менее заметное у конечных членов каждой ветви (рис. 7, фиг. 12–14).

Выделяются не менее шести актов дивергенции, произошедших в течение 10 тыс. лет.

ВЫВОДЫ

Общей закономерностью представленной эволюционной трансформации стрептогнатодид является то, что конечные члены каждой ветви, возникшие в процессе дивергенции на каждом временном интервале, как правило, не переходят на следующий уровень. Можно предположить, что последовательные акты дивергенции, происходящей на стыке ареалов родственных популяций, ведут их по пути все большей экологической специализации, завершающейся вымиранием наиболее специализированных членов группы. Этот же факт косвенно подтверждает правильность принятой точки зрения о характере и направлении эволюции Ра элементов, использованной для построения схем дивергенции на отдельных этапах эволюционного развития группы. К сожалению, не зная функционального значения Ра элемента, невозможно дать интерпретацию адаптивного содержания происходящих изменений в строении этого элемента.

Морфотипы, возникшие на начальных актах дивергенции, переходят на следующий возрастной уровень и некоторые из них оказываются исходными для следующей стадии дивергентных превращений.

Эволюционное изменение ширины платформы имеет явные ограничения. Наиболее явственно смещение по признаку “ширина платформы” отмечается на первых актах эволюционной дивергенции. В результате образуются две ветви Ра элементов: одна из них включает узкоплатформенные, вторая – широкоплатформенные формы. В дальнейшем в каждой ветви этот признак стабилизируется. В то же время дивергенция, затрагивающая расхождение форм по особенностям строения нодулярных структур, вызывает явно направленный характер их развития и приводит к прогрессивной редукции нодулей. Так, в течение всего раннеассельского времени после появления стрептогнатодид с полно развитыми нодулярными структурами можно видеть, как их последующее развитие идет в сторону постепенного исчезновения этих структур и восстановления нормальной для представителей этой группы ребристости внутреннего парапета. На каждом из рассмотренных временных отрезков этот процесс характеризуется определенной эквивинальностью и повторяется как бы заново на основе инициального морфотипа, переходящего с предыдущего возрастного уровня, и завершается появлением форм, полностью лишенных нодулей. При переходе на все более высокие стратиграфические уровни последовательно возрастает скорость дивергенции: в объединенном слое 16/(1, 2) один акт за 7 тыс. лет, в слое 16/4 – за 4 тыс. лет, в слоях 16/5а и 16/5б – за 2 тыс. лет. Средняя скорость дивергенции в течение раннеассельского времени составляет примерно 1 акт за 3 тыс. лет.

Установленная продолжительность одного акта смещения признаков – в общем случае недостаточная для образования нового вида – позволяет предположить, что элементарные стадии трансформации морфологии Pa элемента, выделенные в настоящем исследовании, отвечают, по-видимому, эволюционным процессам, происходившим на подвидовом уровне.

Направленный процесс редукции нодулярных структур в течение раннеассельского времени приводит к появлению форм, лишенных бугорков или имеющих единичные реликтовые бугорки и близких по своей морфологии к тем позднекаменноугольным морфотипам, на основе которых началось формирование нодулярных стрептогнатодид. Этот факт свидетельствует о возможности неоднократного появления близких морфотипов Pa элементов на разных стратиграфических уровнях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Барабошкин Е.Ю. Конденсированные разрезы: терминология, типы, условия образования // Вестн. МГУ. Сер. 4. Геология. 2009. № 3. С. 13–20.
2. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система. Л.: Наука, 1967. 91 с.
3. Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 415 с.
4. Лэк Д. Дарвиновы вьюрки. М.: Изд-во ИЛ, 1949. 100 с.
5. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
6. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
7. Петтиджон Ф. Дж. Осадочные породы. М.: Недра, 1981. 751 с.
8. Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 271 с.
9. Стратиграфический кодекс России. Издание 3. СПб.: ВСЕГЕИ, 2006. 96 с.
10. Черных В.В. Проблемы целостности высших таксонов. М.: Наука, 1986. 143 с.
11. Черных В.В. Зональный метод в биостратиграфии. Зональная шкала нижней перми по конодонтам. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 2005. 217 с.
12. Черных В.В. Нижнепермские конодонты Урала. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 2006. 130 с.
13. Чувашов Б.И., Дюпина Г.В., Мизенс Г.А., Черных В.В. Опорные разрезы верхнего карбона и нижней перми западного склона Урала и Приуралья. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 479 с.

Рецензент А.В. Журавлев

Divergence and the directed change of the Pa element in conodonts of the *Streptognathodus* group

V. V. Chernykh

Institute of Geology and Geochemistry, Urals Branch of RAS

Based on morphology analysis of numerous conodonts from the section “Usolka” the divergent development of the representatives of the genus *Streptognathodus* in the Late Gzhelian–Early Asselian is examined. The detailed diagrams of the divergence of streptognathodids are given. The divergent development of the affined groups of conodonts leads to the directed change of the differentiating signs. The duration of one act of divergence in Early Asselian is about 3 thousand years.

Key words: *conodonts, the Pa element, divergence, speed of divergence, directed development.*