

В.В. Черных

МЕТОД ОТДЕЛЬНОГО ПРИЗНАКА И ГЛОБАЛЬНАЯ КОРРЕЛЯЦИЯ ПО КОНОДОНТАМ

Несмотря на большие успехи в разработке мультиэлементной таксономии конодонтоносущих животных, позволившие установить естественные конодонтовые аппараты для многих родов и видов этой группы организмов, для целей стратиграфии чаще используется формальная классификация пектиниформных (Ра) элементов. По сравнению с другими элементами, входящими в аппарат, они отличаются высоким полиморфизмом и значительной скоростью эволюционных преобразований. Существенно и то, что на протяжении длительного времени существования пектиниформные элементы являются гомологичными у всех представителей конодонтоносущих 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).

Для пектиниформных элементов установлены формальные роды, а количественные вариации родовых признаков и некоторые, периодически возникающие, новообразования в орнаментации поверхности Ра элементов (ребра, бугорки и т.п.) положены в основу выделения видов и подвидов. Для их обозначения привлекается традиционная биологическая номенклатура. Прослеживая затем смену установленных “видов” и “подвидов” и выделяя в их развитии характерные стадии (морфотипы), палеонтолог-стратиграф получает надежную основу для построения зональных конодонтовых шкал.

Описанный прием изучения ископаемых остатков для целей биостратиграфии, используемый, хотя и не всегда последовательно, не только в случае конодонтов, но и во многих других ортостратиграфических группах (граптолиты, аммоноидеи, тентакулиты и др.), был назван нами [Черных, 1986] “методом отдельного признака”. Как можно понять из сказанного выше, существо этого метода состоит в том, что в качестве объекта исследования выбирается отдельная часть скелета, гомологичная для большой группы родственных видов и развивающаяся во времени как некая целостность, и фиксируется хронологическая последовательность дистинктивных состояний развития данной морфологической структуры. Эта последовательность и используется в дальнейшем в качестве своеобразной хронологической шкалы для стратиграфических исследований. Эффективность такой шкалы, которую мы назвали “фенетической (признаковой)” шкалой [Черных, 1996], не только не уступает хронологическим шкалам, построенным по “настоящим видам”, но обычно превышает возможности последних.

Накопленный нами опыт в построении и использовании фенетических конодонтовых шкал для расчленения и глобальной корреляции нижнепермских отложений, выявил ряд интересных закономерностей в развитии пектиниформных элементов, из которых в настоящей публикации будет рассмотрен синхронный параллелизм однотипных эволюционных преобразований Ра элементов.

Начнем с примера развития стрептогнатодид группы *Streptognathodus wabaunsensis Gunnell* на границе каменноугольной и перм-

кой систем. Формы, относящиеся к этой группе, имеют одну общую особенность: поперечные ребра внутреннего парапета на уровне окончания срединного гребня преобразуются в систему бугорков (рис. 1). Процесс трансформации ребер затронул стрептогнатодид самого различного облика и, вероятно, принадлежащих различным, хотя и родственным видам. Начальная стадия этого процесса состоит в продольном дроблении ребер, изменении ориентации их фрагментов и образовании из них бугорков (рис. 1, фиг. 1, 2, 3). Эта стадия, которую мы будем именовать морфотипом, была впервые выделена Гуннеллом под названием *Streptognathodus wabaunsensis* Gunnell. Последующее развитие этого морфотипа приводит к появлению стрептогнатодид, у которых сформированные из ребер бугорки располагаются на специальной площадке ("боковой лопасти") и изолируются от собственно парапета и каринальных структур подковообразным желобком. Такой морфотип был назван нами *Streptognathodus isolatus* Chern., Ritter et Wardlaw. Как указывалось выше, описанная трансформация охватила представителей разных по внешнему облику видов стрептогнатодид, в связи с чем морфотип *isolatus* включает в себя, кроме собственно *S. isolatus* Chern., Ritter et Wardlaw, еще несколько "видов" (например,

S. invaginated Chern. et Resh., *S. flangulatus* Gunnell, *S. nodulinear* Chern. et Resh. и др.). Фактически изолированность системы бугорков от других платформенных структур является единственным признаком морфотипа *isolatus* (рис. 1, фиг. 4, 5). У всех названных "видов" этот признак появляется синхронно (в пределах одной выборки из слоя мощностью 5–10 см) и существует в течение очень короткого промежутка времени. Сам переход от морфотипа *wabaunsensis* к морфотипу *isolatus* устанавливается практически во всех регионах мира, где имеются полные разрезы пограничных отложений карбона и нижней перми (Северная Америка, Китай, Урал, Новая Земля). Синхронность появления морфотипа *isolatus* в разных регионах мира подтверждается по другим зональным шкалам (например, по фузулиновой шкале). В настоящее время уровень возникновения морфотипа *isolatus* утвержден Международной стратиграфической комиссией в качестве границы между карменноугольной и пермской системами.

Для нас, в данном случае и для дальнейшего изложения материала, существенно то, что морфологический тренд *wabaunsensis* – *isolatus* устанавливается по анализу изменения единственного признака – строению нодулярной структуры, безотносительно ко всем другим

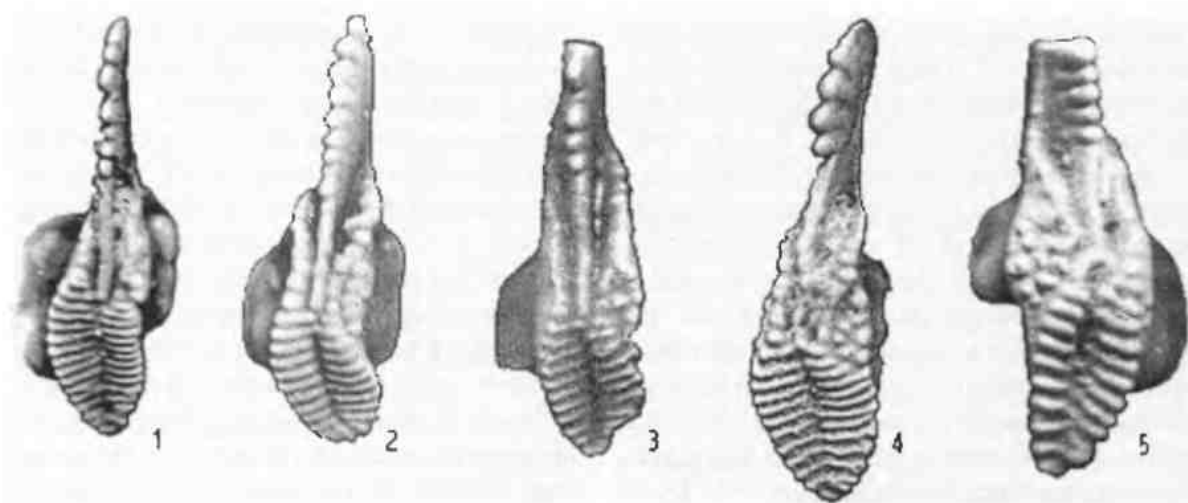


Рис. 1. Морфологический тренд нодулярных стрептогнатодид на границе гжельского и асельского ярусов (разрез Усолка).

1 – морфотип *Streptognathodus wabaunsensis* Gunnell, слой 14/1; 2 – *S. ex gr. wabaunsensis* Gunnell, слой 16/1; 3 – переходная форма между *S. wabaunsensis* Gunnell и *S. isolatus* Chern., Ritter et Wardlaw, слой 16/2; 4, 5 – разновидности морфотипа *S. isolatus* Chern., Ritter et Wardlaw, слой 16/3.

признакам, и то, что этот тренд оказался кратким по времени существования и синхронным в глобальном масштабе. Приведенный пример является, с нашей точки зрения, наиболее убедительной иллюстрацией применения метода отдельного признака для целей биостратиграфии.

Второй пример касается установления нижней границы сакмарского яруса, вначале выполненного на Урале, а впоследствии подтвержденного и для отдаленных от Урала регионов. Первоначально нижняя граница сакмарского яруса на Урале была определена нами как уровень появления характерного короткоживущего морфотипа *Mesogondolella uralensis* Chern., входящего в установленный нами тренд *M. striata* – *M. pseudostriata* – *M. uralensis* [Черных, 1988]. Этот уровень был зафиксирован практически во всех уральских разрезах, вскрывающих переходные ассельско-сакмарские отложения. Однако мезогондолелловая фауна этого времени оказалась эндемичной и по этой причине мало эффективной за пределами уральского региона. В поисках космополитных форм мы обратили внимание на представителей рода *Sweetognathus*, впервые появляющихся на Урале в обсуждаемом стратиграфическом интервале, и, в частности, на наиболее раннего из них – *Sweetognathus merrilli* Kozur. Этот вид известен не только на Урале, но также на Мид-континенте, в Британской Колумбии и Китае.

Вопрос о происхождении морфотипа *Sweetognathus merrilli* неоднократно обсуждался различными исследователями, которые высказывали по этому поводу разные суждения. Так автор морфотипа Х. Коцур рассматривал его как связующее звено между *Diplognathodus ellipticus* и *Sweetognathus whitei*. В. Свит считал наиболее вероятным предком *S. merrilli* морфотип *D. expansus*. С. Риттер склонен поддерживать мнение В. Свита о *D. expansus* как возможном предке *S. merrilli*. Во всяком случае, между исследователями нет расхождений в том, что какие-то из видов ассельских диплогнатодусов дали начало развитию первым свитогнатусам. Мы также согласны с этим мнением. Вопрос в другом: от одного или от нескольких видов диплогнатодусов берет начало вид *S. merrilli* Kozur и, если от нескольких, то на одном или разных стратиграфических уровнях появляется этот вид? Переход от диплогнатодусового морфотипа к свитогнатусовому происходит во всех случаях однообразно: путем формирования вначале папиллярного (пустулизованного) строе-

ния первоначально сплошной карины у диплогнатодусов и затем ее дифференциации, последовательно развивающейся с заднего к переднему концу, на ряд небольших изолированных бугорков с ясной ямчатой орнаментацией их поверхности. Судя по нашим данным, этот процесс затронул различные виды ассельских диплогнатодусов и происходил на одном и том же стратиграфическом уровне в разных участках уральского бассейна. В зависимости от того, какой именно вид диплогнатодусов являлся предковым, возникающие при этом свитогнатусы могут несколько различаться по деталям строения (количество каринальных бугорков, общие очертания края базальной полости, длина и высота свободного листа и т.п.), обладая вместе с тем общим сходством в строении важнейшего для диагностики элемента – карины (рис. 2). Последняя у первых свитогнатусов состоит из одного ряда простых, округленных в поперечном сечении свободно размещенных бугорков, поверхность которых имеет мелкоямчатую (папиллярную) орнаментацию. Все такие формы, независимо от частных особенностей их строения, мы относим к одному морфотипу и именуем его *Sweetognathus merrilli* Kozur. В Кондуровском разрезе этот морфотип сформировался на основе *Diplognathodus aff. stevensi* Clark et Carr, и процесс перехода хорошо иллюстрируется фактическим материалом (рис. 2, фиг. 1–3). В Усольском разрезе предковой формой являлся, по-видимому, *D. expansus*, встречающийся в ассельской части разреза и отличающийся по частным особенностям строения от *D. aff. stevensi*. В этой связи и усольские представители *S. merrilli* несколько отличаются от кондуровских, но также обладают всеми отмеченными признаками этого морфотипа (рис. 2, фиг. 4). Наиболее существенно то, что и в Усольском, и в Кондуровском разрезах эти первые свитогнатусы появляются на одном стратиграфическом уровне – практически одновременно с появлением зонального короткоживущего *Mesogondolella uralensis*. В этом отношении синхронное возникновение морфотипа *S. merrilli* от различных форм диплогнатодусов имеет полную аналогию с возникновением первых ассельских нодулярных стрептогнатодусов, отнесенных к морфотипу *Streptognathodus isolatus*, выделенному по признаку обособленности нодулярного поля от карины. Опыт использования этого морфотипа для решения проблемы установления границы

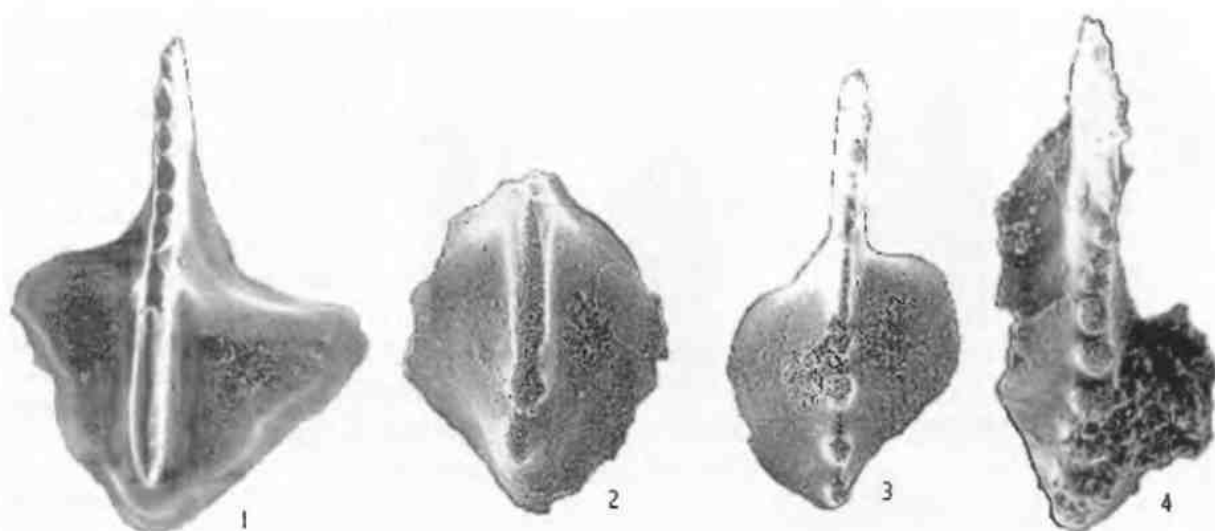


Рис. 2. Морфологический тренд *Diplognathodus aff. stevensi* – *Sweetognathus merrilli* на границе ассельского и сакмарского ярусов.

1 – *D. aff. stevensi* Clark et Carr, разрез Кондуровский, средняя часть слоя 16; 2 – форма переходная между *D. aff. stevensi* Clark et Carr и *S. merrilli* Kozur, верхняя часть слоя 16; 3 – морфотип *S. merrilli*, слой 18; 4 – морфотип *S. merrilli*, верхняя часть слоя 25 разреза Усолка.

карбона и перми, позволяет надеяться на успешное применение морфотипа *Sweetognathus merrilli* в качестве хорошего маркера нижней границы сакмарского яруса, который позволяет транслировать эту границу за пределы уральского региона.

В качестве следующего примера использования исторического морфогенеза отдельного признака в биостратиграфии мы укажем космополитный вид *Streptognathodus pnevi* Kozur, первое появление которого фиксирует нижнюю границу кунгурского яруса на Урале. Характерной особенностью этого вида является наличие парапетов с редуцированными в передней их части зубцами. Среди форм, относимых к этому виду, выделяются две разновидности: первая, у которой сохранившиеся зубцы имеют вид коротких поперечных ребер, и вторая, у которой те же самые элементы представлены округлыми изометричными бугорками. Х. Коцур, который описал вид *S. pnevi*, имел материал, представленный экземплярами с нодулярным строением сохранившихся зубцов. Поэтому он предположил, что предковой формой описанного им вида является *Streptognathodus pequopensis Behnken*, который отличается от *S. pnevi* Kozur

единственным признаком – наличием полно развитых (не редуцированных) зубцов (рис. 3, фиг. 3, 4). Однако для форм, у которых присутствуют реликтовые зубцы в виде отчетливых поперечных ребер, предшественников следует искать среди другого артинского вида – *Streptognathodus ruzhencevi* Kozur, который отличается от *S. pnevi* Kozur только отсутствием редуцированных передних зубцов (рис. 3, фиг. 1, 2). О синхронности возникновения первой и второй разновидности *S. pnevi* свидетельствуют косвенные данные: обе они появляются начиная с саранинского времени. По развиваемой нами концепции, все формы, независимо от частных различий в строении реликтовых зубцов и, следовательно, независимо от эволюционных предшественников, отнесены к одному морфотипу *S. pnevi*. Синхронность их появления позволяет использовать тренды *S. pequopensis* – *S. pnevi* и *S. ruzhencevi* – *S. pnevi* для определения нижней границы кунгурского яруса на Урале и его стратиграфических аналогов за пределами Урала.

Присутствие *S. pnevi* Kozur в надартинских отложениях нижней перми установлено не только на Урале, но и в целом ряде отдаленных

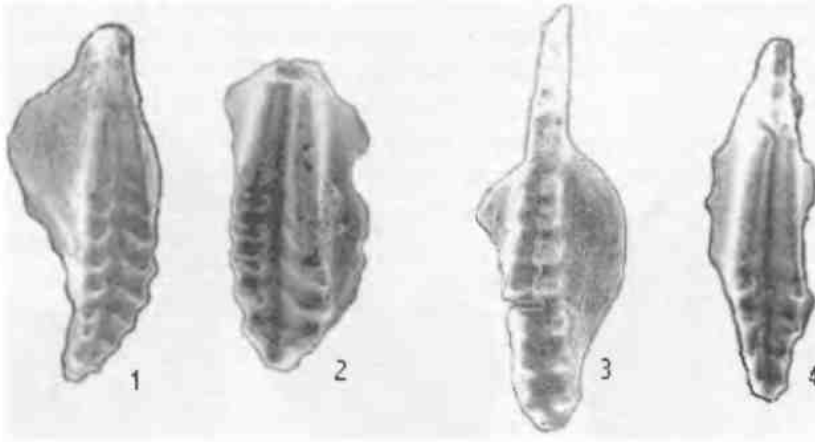


Рис. 3. Морфологические тренды *Streptognathodus ruzhencevi* – *S. pnevi* и *Streptognathodus pequopensis* – *S. pnevi* на границе артинского и кунгурского ярусов

1 – *S. ruzhencevi* Kozur, переходная форма к *S. pnevi* Kozur, саранинский горизонт; 2 – *S. pnevi* Kozur, саранинский горизонт; 3 – *S. pequopensis* Behnken, саранинский горизонт; 4 – *S. pnevi* Kozur, саранинский горизонт.

регионов (Мидконтинент, Арктическая Канада, Китай). Все известное их разнообразие укладывается в морфотип *S. pnevi*. Первое появление в разрезе этого морфотипа используется для определения нижней границы кунгурского яруса, аналогом которого в Северной Америке является Cathedralian (Катедрал).

Во всех приведенных примерах общим является синхронное “полифилетическое” возникновение морфотипа, в том понимании, которое было дано выше. Объединение в одном морфотипе нескольких разновидностей, отличающихся по частным особенностям строения платформы и, повторим, возникающих синхронно, позволяет расширить возможности корреляции по одноименным морфотипам. Если же, как это часто делается, каждую разновидность рассматривать как отдельный вид со своим видовым именем, то можно потерять общую эволюционную картину развития Ра элемента у родственных видов.

Кроме этого, полезно еще раз обратить внимание на то, что упомянутые выше тренды, состоящие из предкового морфотипа и его эволюционного преемника, являются не видовыми последовательностями (хотя и обозначены согласно биологической номенклатуре как виды), а последовательностями состояний не-

которого признака (некоторой части) Ра элемента родственных видов. Таким образом, при корреляции вмещающих отложений мы используем не гомотаксис видов, а гомотаксис состояний отдельного признака (строение карины, строение парапетов, строение дополнительной лопасти и т.д.) или, иначе говоря, пользуемся фенетической биохронологической шкалой.

Важный вопрос о причинах синхронного параллелизма в развитии гомологичных признаков у родственных видов рассмотрен нами в отдельной работе [Черных, 1996].

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 00-05-64460

Список литературы.

- Черных В.В. Метод отдельных признаков в биостратиграфии // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1986. Т. 61. № 5. С. 56–64.
- Черных В.В. Зональная шкала нижней перми по конодонтам рода *Neogondolella* // Ежегодник-1987 ИГГ. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. С. 17–21.
- Черных В.В. Ортохронологические группы в стратиграфии // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Урала. Вып. 1. Екатеринбург: УрО РАН, 1996. С. 194–219.