

К МЕТОДИКЕ ОЦЕНКИ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ РА-ЭЛЕМЕНТОВ КОНОДОНТОВ РОДА *PALMATOLEPIS* ULRICH & BASSLER 1926

А. З. Бикбаев, М. П. Снигирёва

Как известно, алгоритм определения видовой принадлежности конодонтов включает предварительную систематизацию коллекционного материала, описание формальных признаков конкретных форм и сравнительный описательный и визуальный анализ признаков сходства и различия этих форм с ранее опубликованными данными других авторов. Признаковое пространство при описании конодонтовых форм характеризуется, в основном, набором качественных признаков. В редких случаях, преимущественно в отечественных публикациях, при выделении новых видов указываются, в соответствии с правилами описания платформенных конодонтов [1], численные значения отдельных параметров формы, таких как длина, ширина, размеры отдельных структурных элементов и индексов их отношений для единичных (2–8) экземпляров, включая голотип. Этих данных оказывается недостаточно для характеристики видовой изменчивости, что приводит иногда к неоправданному выделению новых видов и спорным филогенетическим построениям. В зарубежной конодонтологической практике недостаток морфометрических данных частично компенсируется количеством качественных фотоизображений, полученных с помощью электронной микроскопии. Однако, как заметил Г. Клаппер в работе посвящённой анализу формы франских конодонтов рода *Palmatolepis* [3], “большинство опубликованных таксономических работ по франским видам *Palmatolepis* иллюстрируют лишь ограниченное число Ра-элементов для каждого вида и таким образом искажают картину внутривидового разнообразия. И как следствие, во многих случаях затруднительно соотнести определения и характеристики видов... с таковыми по литературным данным”. В этой работе Клаппер и Фостер предложили оригинальную методику анализа формы на основе канонического вариационного анализа числовых данных тангенса угла наклона касательных линий оптимально коротких интервалов, описывающих очертания платформы Ра-элементов по трём сегментам – одному, характеризующему внешнюю сторону платформы, и двум – внутреннюю. Всего ими было оцифровано по 15 экземпляров 13-ти видов, из которых 11 видов были определены как мультиэлементные. Однако, этот, верный по своей сути, методический подход страдает априорностью выделения конкретных видов, отсутствием оцен-

ки разнообразных качественных признаков и, по-видимому, также недостаточно полно характеризует внутривидовую изменчивость из-за незначительного объёма выборок.

Существующие противоречия в понимании разными специалистами объёма вида-индекса *Palmatolepis triangularis*, по появлению которого определяется граница франского и фаменского ярусов (см. статью в этом сборнике), требуют анализа признакового пространства этой ортостратиграфической группы и оценки видообразующих признаков. Отчётливо понимая всю сложность поставленной задачи, мы попытались разобраться в “триангулярисовой” (пальматолеписовой) проблеме. При этом мы отказались от традиционного метода “визуализации” при определении видовой принадлежности конкретных форм. Чтобы вид был выделен, он должен быть **выделен**. Мы исходили из представлений о **целостностной** совокупности **однородных** объектов в конкретных выборках из отдельных слоёв стратиграфической последовательности. Предполагается, что такая совокупность в больших выборках может быть по степени однородности на видовом уровне монотаксонной, олиготаксонной или политаксонной. Предполагается также, что конкретные видовые группировки в такой совокупности должны иметь определённые диапазоны разброса значений тех или иных морфометрических характеристик. И, в зависимости от степени однородности совокупности, скаттеры значений таких морфометрических показателей могут перекрываться полностью, перекрываться частично, или быть изолированными.

За основу решения данной проблемы мы взяли идею, широко используемого в палеонтологии, но практически не разработанного для конодонтов, морфоструктурного анализа. Мы подразделили своё исследование на ряд этапов: 1) выявить на базе первичной статистической обработки основных количественных параметров в представительных выборках существуют ли и чем обусловлены закономерности и тенденции формообразования пальматолеписовых Ра-элементов; 2) произвести оценку качественных (в том числе и видообразующих) признаков, выявить закономерности их изменчивости и установить структуру признакового пространства; 3) в зависимости от результатов исследования, провести ревизию данной группы в

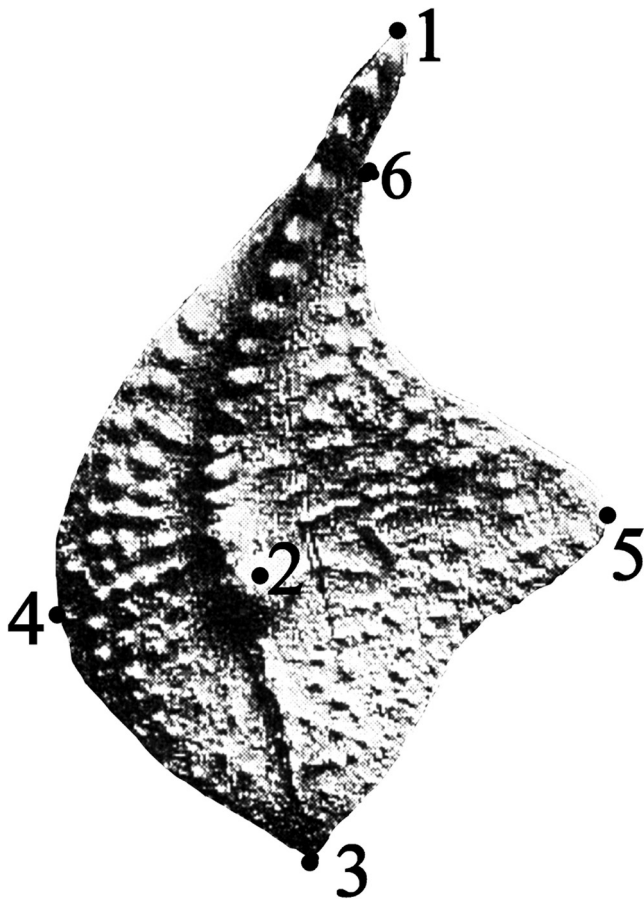


Рис. 1. Схема замеров параметров формы Ра-элементов конодонтов рода *Palmatolepis*.

1–2 = l_1 – длина передней части, 2–3 = l_2 – длина задней части, 1–3 = L – длина конодонта, 4–5 = B – ширина конодонта, 6–3 = $l_{пл}$ – длина платформы

пограничном франско-фаменском стратиграфическом интервале.

На первоначальном этапе мы произвели по литературным данным замеры основных параметров Ра-элементов, определённых различными авторами в разное время как *Pa. triangularis* (85 экземпляров), *Pa. praetriangularis* (7 экземпляров) и голотип *Pa. ultima*. Для последнего нижеуказанные значения приблизительные, поскольку изображение голотипа в работе [4, табл. 9] как и представленного в таблице второго экземпляра данного ви-

да значительно ретушировано. Объём выборки составил 93 экземпляра, включая голотипы. В качестве основных измеряемых прямо по фотоизображениям относительных параметров были приняты (рис. 1): длина конодонта (L), ширина конодонта (B), длина передней части конодонта (l_1), длина задней части конодонта (l_2), длина платформы ($l_{пл}$). Для анализа этих параметров использовались индексы их отношений: L/B , l_1/l_2 , $L/l_{пл}$, $l_{пл}/B$. В некотором смысле эти индексы несут определённую морфоструктурную нагрузку и имеют значение своеобразных коэффициентов, которые могут быть именованы. Например, отношение $L/l_{пл}$ может быть названо коэффициентом относительного удлинения конодонта за счёт свободного листа. Отношение $l_{пл}/B$ – коэффициентом изометричности платформы Ра-элементов и т.д.

Проведённые замеры выявили большой разброс значений указанных индексов (рис. 2, табл. 1). Так, значения индекса L/B варьируют от 1.11 до 2.03; индекса l_1/l_2 изменяются от 1.44 до 2.73; $l_{пл}/B$ – 1.0–1.9; $L/l_{пл}$ – 1.0–1.37. При этом средние значения указанных индексов по всей выборке составляют 1.57; 1.99; 1.45; 1.13, а для голотипов *Pa. praetriangularis*, *Pa. triangularis*, *Pa. ultima*, соответственно – 1.53; 1.87; 1.42; 1.08 и 1.77; 2.06; 1.62; 1.1 и 1.47; 2.12; 1.38; 1.08. Для того, чтобы оценить максимально возможный разброс значений индексов, характеризующий конкретную видовую совокупность, мы провели аналогичные замеры на экземплярах хорошо диагностируемого вида *Palmatolepis semichatovae* Ovnatanova, 1976 [2], определяющего основание верхнефранского подъяруса (трансгрессия *semichatovae*). Объём выборки составил 120 конодонтов идеальной сохранности размером более 0.8 мм выбранных произвольным образом из имеющейся у нас коллекции в 700 экземпляров данного вида, происходящей из одного слоя (K14/5) разреза “Кривой рог” (р. Вильва близ г. Гремячинска). Замеры параметров конодонтов проводились штангенциркулем с использованием цифрового микроскопа Intel QX3 при увеличении $\times 60$ непосредственно на экране монитора компьютера. Разброс значений индексов составил (рис. 3, табл. 1): L/B – 1.06–1.42 при среднем 1.29; l_1/l_2 – 2.05–3.36 при среднем 2.68; $l_{пл}/B$ – 0.88–1.26 при

Таблица 1. Сравнительная характеристика разброса и средних значений индексов отношений L/B , l_1/l_2 , $l_{пл}/B$, $L/l_{пл}$ у Ра-элементов группы *Pa. triangularis* (по литературным данным) и *Pa. semichatovae* Ovnat. 1976

	L/B	l_1/l_2	$l_{пл}/B$	$L/l_{пл}$
Голотип <i>Pa. triangularis</i>	1.77	2.06	1.62	1.1
Голотип <i>Pa. praetriangularis</i>	1.53	1.87	1.42	1.08
Голотип <i>Pa. ultima</i>	1.47	2.12	1.38	1.08
Разброс значений по выборке	1.11–2.03	1.44–2.73	1.0–1.9	1.0–1.37
Среднее по выборке	1.57	1.99	1.45	1.13
Голотип <i>Pa. semichatovae</i>	1.22	2.66	0.94	1.23
Разброс значений по выборке	1.06–1.42	2.05–3.36	0.88–1.26	1.07–1.42
Среднее по выборке	1.29	2.68	0.99	1.23

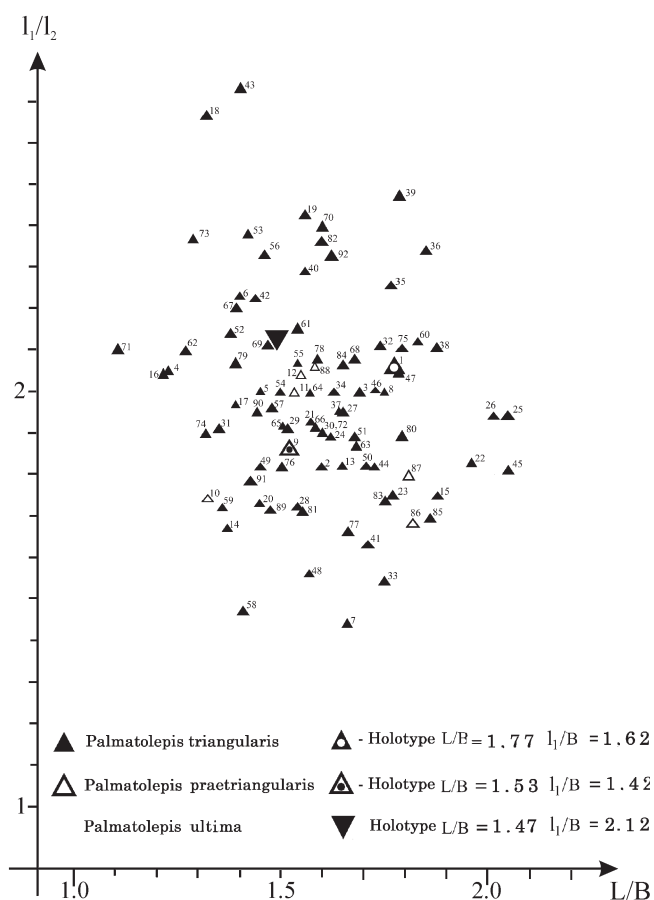


Рис. 2. Скаттер значений коэффициентов L/B и I_1/I_2 для Ра-элементов группы *triangularis* по литературным данным.

среднем 0.99; $L/I_{пл}$ – 1.07–1.42 при среднем 1.23. Для голотипа значения соответствующих индексов составляют соответственно 1.22, 2.66, 0.94 и 1.23. Сравнение средних значений индексов по выборке с таковыми значениями голотипа *Palmatolepis semichatovae* показывает почти идеальное их совпадение, что является несомненной удачей автора вида в выборе голотипа. При этом можно отметить, что значения индексов голотипов позднее выделенных видов *Palmatolepis brevis* Ziegler et Sandberg, 1990 и *Palmatolepis anzhelae* Khrustcheva et Kuzmin, 1996, незначительно отличающихся от *Pa. semichatovae* по форме и характеру скульптуры и имеющих близкий интервал распространения, полностью вписываются в диапазоны значений индексов последнего.

Характер скаттера по выборке *Pa. semichatovae* показывает, что поле значений достаточно отчетливо локализовано и ориентировано параллельно оси ординат в узком интервале значений индекса L/B , в отличие от скаттера *Pa. praetriangularis* – *Pa. triangularis*. Сравнение значений индексов I_1/I_2 , $L/I_{пл}$, L/B и $I_{пл}/B$ по выборкам *Pa. semichatovae* и *Pa. praetri-*

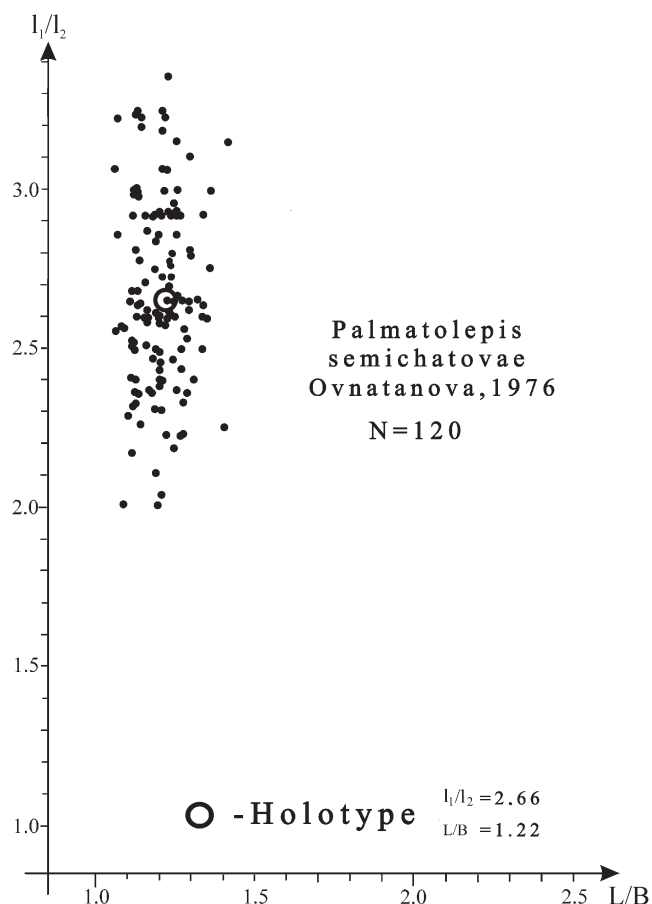


Рис. 3. Скаттер значений индексов L/B и I_1/I_2 для Ра-элементов *Pa. semichatovae*.

angularis – *Pa. triangularis* показывает, что разбросы их по двум первым индексам достаточно близки, а по двум другим различаются почти в три раза. Это позволяет предположить, что в последней выборке зафиксированы, учитывая незначительную долю *Pa. praetriangularis* в её составе, как минимум, три формальных типа Ра-элементов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Барсков И.С., Халымбаджа В.Г., Косенко З.А. и др. Терминология и план описания платформенных конодонтов // Палеонтол. журн. 1975. № 3. С. 121–126.
2. Овнатанова Н.С. Новые позднедевонские конодонты Русской платформы // Палеонтол. журн. 1976. № 2. С. 106–115.
3. Klapper G., Foster Jr. Shape analysis of Frasnian species the Late Devonian conodont genus *Palmatolepis* // J. Paleontolog. 1993. V. 67. № 4. 33 p.
4. Ziegler W. Conodontenfeinstratigraphische Untersuchungen an der Grenze Mitteldevon – Oberdevon und in der Adorfstufe // Notizbl.-Amt Bodenforsch. 87. Wiesbaden. 1958. P. 7–77.