

О внешнеотсчетном статусе зональных биохронологических шкал

В. В. Черных

Институт геологии и геохимии им. академика А.Н. Заварицкого УрО РАН, 620110, г. Екатеринбург,
ул. Академика Вонсовского, 15, e-mail: chernykh@igg.uran.ru

Поступила в редакцию 20.10.2023 г., принята к печати 31.10.2023 г.

Объект исследования. Обсуждается вопрос о возможности создания внешней биохронологической шкалы в стратиграфии. **Материал и методы.** Анализируются факторы, обеспечивающие независимость выбранных для построения шкалы событий от геологической обстановки, в которой они происходили. **Результаты.** Выделена категория биохронологических шкал, построенных по результатам изучения эволюционного изменения определенной части скелета, гомологичной для членов длительно существующей группы организмов. Такие шкалы предлагается называть мерономическими. Проведено подробное обсуждение особенностей построения мерономических шкал по результатам изучения конодонтов. Эволюционная последовательность видов ископаемых в значительной мере обеспечивает непрерывность шкалы и ее внешнеотсчетный статус, предполагающий независимость шкалы от фациальных особенностей, сопоставляемых с ее помощью разрезов. Обсуждаются основные черты дивергенции, возникающей в процессе эволюции при конкурентных взаимоотношениях родственных видов. Показано совпадение главных особенностей развития скелетных элементов в процессе эволюции конодонтов с прогнозом, исходящим из принятой модели ансамблевого развития родственных видов. В частности, к таким особенностям относятся усиление изменчивости платформенных, стабилизация морфологии рамиформных элементов, а также направленное изменение Ра элементов, которое служит основой построения конодонтовых мерономических шкал. Эволюционный морфологический тренд Ра элемента, возникающий в процессе конкурентных отношений родственных видов, не зависит от того, в каких именно внешних абиотических условиях осуществляются эти взаимоотношения. Соответственно, и биохронологическая шкала, построенная на базе эволюционного тренда состояний Ра элемента, может рассматриваться как внешняя по отношению к измеряемым геологическим событиям, запечатленным в конкретных разрезах. Для объяснения фактов краткого существования и широкого распространения периодически возникающих морфотипов Ра элементов, привлекается явление эволюционных осцилляций, состоящее в том, что в определенные периоды в пространственно разобщенных популяциях родственных видов генофонды меняются одновременно и сходным образом. Процесс синхронного повышения частоты признака охватывает изолированные и полуизолированные популяции родственных видов на территории протяженностью в сотни и тысячи километров и практически одновременно. Подобную картину мы наблюдаем на определенных стратиграфических рубежах в морфологических преобразованиях конодонтов. Хотя причины таких эволюционных осцилляций до сих пор не ясны, однако установленный факт их синхронного проявления на значительных территориях исключает зависимость от абиотических условий конкретных местонахождений родственных популяций. Это обстоятельство является еще одним условием, позволяющим считать исторический морфогенез Ра элементов, отмечаемый в процессе описанной ансамблевой эволюции родственных видов конодонтов, не зависящим от абиотических причин и определяемым только внутренними факторами. **Выводы.** Биохронологические шкалы, в основу которых заложены стадии эволюционного изменения определенной части скелета, гомологичной для членов длительно существующей группы организмов, в значительной степени ограждены от влияния абиотических условий и могут рассматриваться как шкалы внешние.

Ключевые слова: внешняя шкала, биохронологическая шкала, мерономическая шкала, морфологические тренды, эволюционные осцилляции, конодонты

Источник финансирования

Работа выполнена в рамках НИР государственного задания ИГГ УрО РАН, тема № 123011800010-5

On the external indicating status of zonal biochronological scales

Valerii V. Chernykh

A.N. Zavaritsky Institute of Geology and Geochemistry, UB RAS, 15 Academician Vonsovsky st.,
Ekaterinburg 620110, Russia, e-mail: chernykh@igg.uran.ru

Received 20.10.2023, accepted 31.10.2023

Для цитирования: Черных В.В. (2024) О внешнеотсчетном статусе зональных биохронологических шкал. *Литосфера*, 24(4), 722–734. <https://doi.org/10.24930/2500-302X-2024-24-4-722-734>

For citation: Chernykh V.V. (2024) On the external indicating status of zonal biochronological scales. *Lithosphere (Russia)*, 24(4), 722–734. (In Russ.) <https://doi.org/10.24930/2500-302X-2024-24-4-722-734>

Research subject. The possibility of creating an external biochronological scale in stratigraphy is discussed. **Materials and methods.** Factors that ensure the independence of the events selected for constructing a biochronological scale from the geological setting of their occurrence are analyzed. **Results.** A category of biochronological scales, which are constructed based on studying evolutionary changes in a certain part of the skeleton, homologous to members of a long-existing group of organisms, was distinguished. Such scales are proposed to be referred to as meronomical. The specifics of constructing meronomical scales based on the study of conodonts is discussed. The evolutionary sequence of fossil species ensures the continuity of the scale and its external indicating status, which implies the independence of the scale from the facial features of the sections compared with its help. The main features of divergence arising in the process of evolution in the competitive relationships of related species are discussed. The correspondence of the main features arising in the development of skeletal elements during the evolution of conodonts with the prediction based on the accepted model of an ensemble development of related species is shown. In particular, such features include an increase in the variability of platform elements and stabilization of the morphology of ramiform elements, as well as a directed change in Pa elements, which serves as the basis for constructing conodont meronomical scales. The evolutionary morphological trend of the Pa element, which arises in the process of competitive relations between related species, does not depend on the particular external abiotic conditions in which these relationships are carried out. Accordingly, the biochronological scale built on the basis of the evolutionary trend of the Pa element states can also be considered as external in relation to the measured geological events captured in specific sections. The facts of the brief existence and wide distribution of periodically occurring Pa element morphotypes are explained by the phenomenon of evolutionary oscillations. This phenomenon implies that, at certain time periods in spatially separated populations of related species, their gene pools change simultaneously and in a similar way. The process of a synchronous increase in the frequency of a certain trait covers isolated and semi-isolated populations of related species in an area stretching hundreds and thousands of kilometers and almost simultaneously. A similar picture can be observed in the morphological transformations of conodonts at certain stratigraphic boundaries. Although the reasons for such evolutionary oscillations are still unclear, the established fact of their synchronous manifestation in large areas excludes the dependence of related populations on the abiotic conditions of specific locations. This circumstance represents another condition that makes it possible to consider the historical morphogenesis of Pa elements observed in the process of the described ensemble evolution of related conodont species as independent of abiotic causes and determined only by internal factors. **Conclusion.** Biochronological scales, which are based on the stages of evolutionary changes in a certain part of the skeleton, homologous to members of a long-existing group of organisms, are largely protected from the influence of abiotic conditions and can be considered as external scales.

Keywords: external scale, biochronological scale, meronomical scale, morphological trends, evolutionary oscillations, conodonts

Acknowledgements

The work was conducted out within the framework of state assignment of IGG UB RAS (No. 123011800010-5)

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Сергей Викторович Мейен считал, что в стратиграфии не применяются внешние шкалы (1989). Он объяснял это тем, что внешнюю шкалу дают часы: “На нее наблюдатель или заменяющий его прибор проецирует другие процессы. Эту операцию и будем называть хронометрированием. Таким образом, хронометрия подразумевает наличие независимых часов, дающих внешнюю шкалу” (Мейен, 1989, с. 29). Под часами С.В. Мейен понимает искусственную или естественную систему, в которой протекает выбранный нами для измерения эталонный процесс, не зависящий от процесса, который подлежит измерению. Судя по всему, С.В. Мейен под внешней шкалой разумел шкалу интервалов (хронометрирование). И, отрицая возможность построения таких шкал в стратиграфии, был совершенно прав. Действительно, изучая ретроспективные геологические системы неполной сохранности, мы можем рассчитывать на построение только шкал порядка и, следовательно, использовать лишь “событийные” часы, измеряющие время-порядок, но не время-длительность. Однако шкалы поряд-

ка (как и любые шкалы, кроме шкал наименования) это также часы. Если удастся построить такую шкалу-часы и показать, что ход этих часов не зависит от геологического процесса, который подлежит измерению, то мы можем считать себя обладателями внешней шкалы. Таким образом, чтобы построить внешнюю шкалу для измерения хода некогда происходивших геологических процессов, необходимо представить доказательства существования независимости выбранных для построения шкалы событий от геологической обстановки, в которой они происходили.

Шкалы порядка, к которым относятся рассматриваемые в настоящей работе биостратиграфические шкалы, устанавливают фиксированный порядок расположения событий (процессов) в соответствии с уровнем интенсивности изучаемого свойства. В качестве основы для построения биостратиграфических шкал используется свойство-отношение “раньше, чем”. Все применяемые для построения шкалы события располагаются в соответствии с этим отношением: самые древние события (происшедшие раньше, чем все последующие) располагаются в начале шкалы. За ними следуют

все остальные события, используемые в качестве подразделений шкалы. Таким образом, уровень интенсивности свойства “раньше, чем” по сравнению с таковым начального события возрастает с каждым следующим подразделением шкалы. Порядок следования событий является единственной основой для измерения временной последовательности всех интересующих геологических процессов и не имеет отношения к их длительности.

Несколько замечаний по поводу операции “измерение” применительно к шкалам порядка. Под измерением понимается совокупность действий для определения отношения одной (измеряемой) величины к другой однородной величине, принятой за единицу. С помощью биостратиграфической шкалы (инструмента измерения) измеряется отношение “раньше, чем” одного геологического объекта, например стратиграфической границы в стратотипическом разрезе А по сравнению со стратиграфической границей в других разрезах Б: граница А может оказаться возникшей раньше, чем граница Б, на два подразделения используемой шкалы или границы хронологически окажутся синонимичными (т. е. хронологически одновозрастными), если относятся к одному и тому же подразделению шкалы.

Последовательность исторических событий во времени, перечень каких-либо событий в их временной последовательности назовем хронологией. При построении хронологической шкалы “...естественные единицы подразделения заимствуются из самого исторического процесса вне зависимости от их абсолютной продолжительности” (Шиндевольф, 1975, с. 10).

Одинаковую последовательность тождественных событий (гомотаксис), сохраняющуюся в конкретных разрезах конкретного региона, назовем стратиграфической шкалой. Учтем, что “...в самой глубокой теоретической основе все стратиграфические шкалы одинаковы в своей хронологичности” (Мейен, 1989, с. 27). Таким образом, понятие “стратиграфическая шкала” для фанерозоя, по существу, – синоним понятия “хронологическая шкала”.

Биостратиграфические шкалы представляют собой хронологическую последовательность палеонтологических событий, общую для большого количества разрезов данного региона. Как всякая хронологическая шкала, биостратиграфические шкалы относятся к шкалам порядка. Порядок следования палеонтологических событий является инструментом измерения временной последовательности всех интересующих геологических событий и не имеет отношения к длительности самих событий.

Биостратиграфические зональные шкалы состоят из зон – наименьших хронологических подразделений, которые можно выделить и применить. Среди зональных шкал полезно выделить шкалы, построенные на основе эволюционной последова-

тельности видов некоторой группы организмов. Я называю такие шкалы биохронологическими, исходя не столько из этимологии названия, сколько из желания выделить такие шкалы в особую категорию. Как показано далее, именно зональные биохронологические шкалы могут рассматриваться как исходные для разработки на их основе внешних шкал.

Биохронологические шкалы, построенные по результатам изучения эволюционного изменения определенной части скелета, гомологичной для членов длительно существующей группы ископаемых, предлагается называть мерономическими (Черных, 2008). Название происходит от понятия “мерон”, введенного С.В. Мейеном (1977) в типологию и обозначающего “класс частей”. Классическим примером мерономических шкал являются конодонтовые зональные шкалы, в основу их построения кладется последовательность эволюционного преобразования мерона, которым в этом случае является так называемый Ра элемент скелета, гомологичный для большинства палеозойских конодонтофорид. В дальнейшем проведено подробное обсуждение особенностей построения мерономических шкал по результатам изучения конодонтов.

ЗОНАЛЬНАЯ БИОХРОНОЛОГИЧЕСКАЯ ШКАЛА

Как уже сказано, к зональным биохронологическим шкалам относятся шкалы порядка, построенные на основе эволюционной последовательности видов выбранной группы ископаемых. Главным событием, используемым для выделения зоны, является событие “существование вида”. Возникновение каждого вида в эволюционной последовательности завершает предыдущую зону и устанавливает следующую за ней зону. Все зональные единицы являются наименьшими подразделениями шкалы. Они равноценны (эквивалентны), гомогенны (не делятся на части), дискретны (между смежными зонами нет временных переходов). Иными словами, зоны принимаются в качестве своеобразного момента хронологического (событийного) времени. Случайно или с пониманием сути дела, но именно так – “момент” – была названа зональная хронологическая единица на сессии Международного геологического конгресса в Болонье в 1881 г. Чтобы отразить минимальную размерность зоны технически, зона на шкале отмечается черточкой-риской (рис. 1). Линейному (двумерному) на шкале зональному подразделению отвечает трехмерное стратиграфическое подразделение в разрезе – стратозона, имеющее объем и протяженность. Все части стратозоны и все объекты в границах стратозоны имеют один и тот же хронологический возраст, определяемый одноименной зоной на шкале.

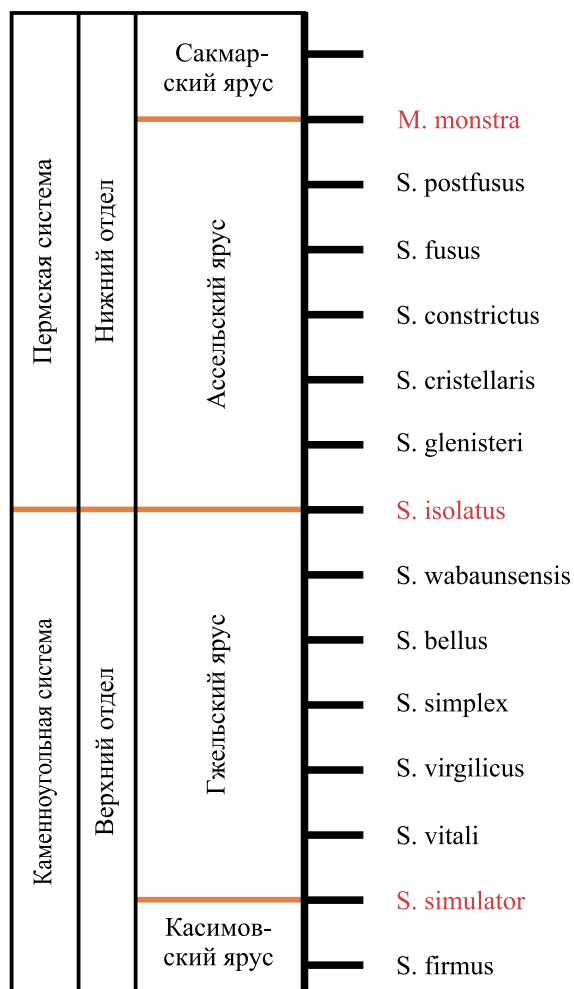


Рис. 1. Зональная шкала гжельско-ассельского интервала по конодонтам S. – *Streptognathodus*, M. – *Mesogondolella*.

Fig. 1. The conodont zonal scale of the Gzhelian-Aselian interval S. – *Streptognathodus*, M. – *Mesogondolella*.

По поводу функционального назначения зоны, ее статуса существуют самые разнообразные мнения, которые связаны с отсутствием в этих спорах четкого размежевания зоны как подразделения шкалы и зоны как подразделения разреза. Этим же обусловлены вопросы относительно использования зональной шкалы в качестве измерительного инструмента.

Георгий Павлович Леонов совершенно недвусмысленно определил основное предназначение зональных биостратиграфических шкал: “Зональное расчленение, при биостратиграфическом его понимании, является прежде всего методом сопоставления разрезов. Зональное расчленение предшествует при этом сопоставлению и должно быть от него независимым” (1974, с. 53).

Зональный масштаб при маркировке биохронологической шкалы мы извлекаем исключительно из особенностей процесса эволюции выбранной группы организмов, абсолютно не зависящего от того, как выполнено стратиграфическое расчленение разреза. Порядок следования слоев в разрезе интересует нас только как основа для установления хронологической последовательности событий органической эволюции. В течение ряда лет я настаиваю на строгой дифференциации биохронологической шкалы и разреза. Учитывая это требование, приведенное утверждение Г.П. Леонова должно получить следующую интерпретацию: зональное расчленение и сопоставление разрезов выполняется с помощью зональной биохронологической шкалы, построение которой предшествует зональному расчленению и сопоставлению разрезов и должно быть от них независимым.

Важность эволюционного базиса при построении биохронологических шкал отмечалась неоднократно. Одним из первых исследователей, кто прямо указал на то, что зональные подразделения должны основываться на событиях эволюционного развития организмов, был Ж. Сигаль (Sigal, 1961). Особое значение “эволюционного момента” при построении зональных биостратиграфических шкал отмечается в работах Д.М. Раузер-Черноусовой (1967), Д.Л. Степанова (1958), А.В. Попова (2003) и многих других авторов.

Установление реального эволюционного базиса по результатам изучения ископаемых остатков маловероятно, однако декларация его необходимости направляет работу специалиста по верному пути. По мере изучения все большего количества разрезов выявляются возможные неточности в определении систематической принадлежности, ошибки в ранее установленном порядке следования видов ископаемых и восстанавливаемая картина эволюции группы постепенно приближается к истинной.

Опора на эволюционную последовательность видов ископаемых в значительной мере обеспечивает непрерывность шкалы и ее внешнеотсчетный характер, предполагающий возможную независимость шкалы от фациальных особенностей сопоставляемых с ее помощью разрезов.

ВНЕШНЕОТСЧЕТНЫЕ ЗОНАЛЬНЫЕ БИОХРОНОЛОГИЧЕСКИЕ ШКАЛЫ

Для признания внешнеотсчетного статуса биохронологической шкалы необходимы доказательства существенной независимости событий, применяемых для построения шкалы, от внешних абиотических условий. Одной ссылки на эволюционную основу, использованную для построения биостратиграфической шкалы явно недостаточно. Следует подробно и обстоятельно аргументировать, с чем связана независимость использованной эво-

люционной последовательности видов от влияния абиотических факторов и как она обеспечивается.

Большое внимание вопросу автономности биостратиграфических шкал в стратиграфии уделил А.В. Попов (1993, 2003), поместивший в особую категорию – экзохронометрию – биостратиграфические методы. Детально рассмотрев причины и особенности эволюционных преобразований организмов, он пришел к выводу, что “...ведущим фактором эволюционного процесса могут быть только внутренние свойства самой жизни” (Попов, 2003, с. 133) и, следовательно, можно считать этот процесс независимым в основе от абиотических событий. По этой причине и биостратиграфические зональные шкалы, построенные на базе видов, принадлежащих филогенетическим группам, обеспечивают “одно из главных качеств измерительного инструмента – независимость от влияния внешней среды, т. е. абиотических факторов” (Попов, 2003, с. 134). К сожалению, в работах А.В. Попова не приведены примеры существующих внешнеотсчетных биостратиграфических шкал и те события эволюционного развития организмов, которые были положены в основу их построения. Единственное замечание, проливающее свет на то, какими должны быть основания, обеспечивающие независимость биостратиграфических шкал от литологических (фациальных) особенностей разрезов, является указание на принадлежность зональных видов “филогенетическим группам”. Судя по всему, речь идет об эволюционной последовательности видов.

Далеко не всякая биостратиграфическая шкала может рассматриваться как внешнеотсчетная. Так, шкалы, составленные из так называемых зон совместного распространения и их частного случая – комплексных зон, несомненно, зависят от фациальных особенностей разрезов, из которых изучались органические остатки, использованные для построения шкалы. Долгое время было принято считать, что шкала, составленная из комплексных зон, является наиболее предпочтительной для широких и надежных корреляций границ стратиграфических подразделений. Однако практика применения такого типа шкал показала, что таксономический состав сообщества организмов, входящих в данный комплекс, в значительной мере определяется именно внешними условиями (глубиной, солесностью, гидродинамикой бассейна, температурой и т. п.). При изучении различных по фациальным особенностям разрезов состав зонального комплекса изменяется: часть форм, найденных в исходном разрезе, исчезает, оставшиеся дополняются новыми формами из других разрезов. В конечном счете использование такого обобщенного зонального комплекса ископаемых при опознании стратиграфической границы приводит к широкому разнообразию мнений по поводу ее положения в конкретных разрезах.

Переход на зональные биохронологические шкалы эволюционного содержания, наметившийся в последние десятилетия при обосновании положения стратиграфических границ хроностратиграфических подразделений в конкретных разрезах (концепция GSSP), свидетельствует об осознании недостатков биостратиграфических шкал, составленных на комплексной основе.

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О КОНОДОНТАХ

Особая разновидность зональных биохронологических шкал выявилась при использовании для их построения результатов изучения конодонтов.

Чтобы быть понятым теми специалистами, которые не используют конодонтов в стратиграфической практике, я вынужден изложить некоторые известные сведения, касающиеся этой группы ископаемых, которым в настоящее время уделяется большое внимание при изучении биостратиграфии палеозоя и триаса.

Конодонты – группа вымерших морских организмов проблематичного систематического положения (низшие хордовые, хетогнаты) – встречаются в ископаемом состоянии в виде разрозненных мелких (чаще менее 1 мм) скелетных кальцефосфатных по составу элементов. По особенностям строения выделяются несколько типов элементов скелета конодонтов (рис. 2), из которых наиболее морфологически выразителен и эволюционно лабилен так называемый платформенный Ра элемент. Другие, стержневидные (рамоформные) элементы скелета отличаются значительной эволюционной консервативностью и, как правило, не привлекаются для решения стратиграфических задач. В дальнейшем, говоря о конодонтах, я буду иметь в виду Ра элемент.

В значительной мере родовая и видовая систематика конодонтов базируется на морфологии Ра элемента, который является частью челюстного аппарата, 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 внутриродовые группировки. Поскольку для выделения видов используется изменение строения единственного элемента

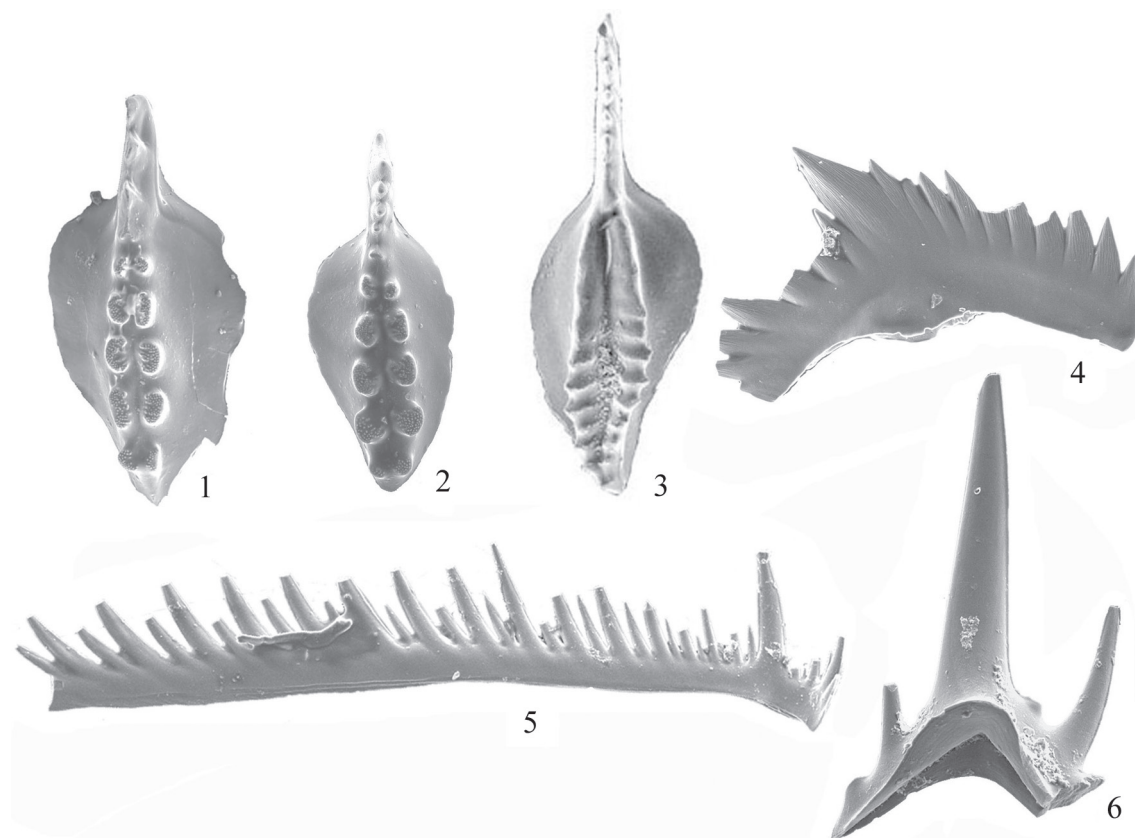


Рис. 2. Платформенные и рамиформные элементы у пермских (кунгурских) конодонтов рода *Neostreptognathodus*.

1–4 – платформенные элементы: 1–3 – Pa элементы, 4 – Pb (озаркодиниформный) элемент; 5, 6 – рамиформные элементы: 5 – Sc (хиндеоделлиформный) элемент, 6 – M (приониодиниформный) элемент.

Fig. 2. Platform and ramiform elements in Permian (Kungurian) conodonts of the genus *Neostreptognathodus*.

1–4 – platform elements: 1–3 – Pa elements, 4 – Pb (ozarkodiniform) element; 5, 6 – ramiform elements: 5 – Sc (hindeodelliform) element, 6 – M (prioniodiniform) element.

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

ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ КОНОДОНТОВ

Построение зональных биохронологических шкал по результатам изучения исторического морфогенеза Pa элементов отличает определенное своеобразие, связанное с особенностями эволюции конодонтофорид, которые следует оговорить, прежде чем переходить к непосредственному рассмотрению названной темы.

В развитии конодонтофорид наблюдается чередование периодов постепенного, направленного изменения Pa элемента, характеризующегося многочисленными переходными формами, с периодами быстрого (взрывного) появления группы морфотипов с общей и ранее не наблюдаемой особенностью строения, но без переходных форм. Эта последняя группа конодонтов отличается тем, что входящие в нее виды имеют узкий интервал существования, широкое территориальное распространение и являются важнейшими хронологическими маркерами, часто используемыми в качестве индикаторов границ хроностратиграфических подразделений.

Процесс направленного постепенного изменения Pa элемента, сопровождающегося переходными формами, предлагается рассматривать как следствие ансамблевого развития родственных видов (Черных, 1986). Напомню основные черты дивергенции, возникающей при конкуренции родствен-

ных видов и имеющей важные эволюционные последствия.

1. Дивергенция затрагивает обычно немногие одноименные признаки конкурентов (дифференцирующие признаки).

2. Направление и величины изменения признаков у дивергирующей пары видов взаимно уравновешены, с чем связана постепенность (обилие переходных форм) и отчетливо выраженная направленность изменения (морфологические тренды) дифференцирующих признаков в процессе эволюции группы.

3. Увеличивается изменчивость дифференцирующих признаков.

4. Дивергируют (при прочих равных условиях) наиболее изменчивые признаки.

5. Стабилизируются прочие признаки.

Большинство из отмеченных особенностей ансамблевой эволюции родственных видов были установлены в результате изучения главным образом современных видов организмов (Майр, 1968; Дажо, 1975; Одум, 1975). Значительно позднее проведенный анализ особенностей эволюционной трансформации конодонтов обнаружил их полное совпадение с указанными характеристиками процесса дивергенции, вызванного конкурентными взаимоотношениями родственных видов (Черных, 2016).

Дивергенция в этом случае затрагивает у конодонтов при прочих равных условиях признаки Ра элементов, способствует длительному сохранению их высокой изменчивости и тем самым сохраняет их в качестве дифференцирующих при всех последующих взаимоотношениях в группе родственных видов. Прочие признаки скелета (в данном случае признаки рамиформных элементов) стабилизируются.

В соответствии с отмеченными особенностями модели ансамблевого развития родственных видов находится и часто наблюдаемое направленное изменение Ра элемента (морфологический тренд) в процессе эволюции, именно такое изменение, которое прогнозируется принятой моделью. У близкородственных видов дифференцирующими являются обычно немногие гомологичные признаки, и смещение затрагивает их изменение у одного или обоих конкурентов. Величины изменений при этом взаимно уравновешены, и дифференцирующий признак изменяется у них в противоположные стороны. Преимущество такого характера дивергенции состоит в том, что при взаимном изменении одноименных (гомологичных) структур с противоположным знаком достигается скорейшее ослабление или устранение конкуренции. Как правило, такой процесс имеет ограничение, например предел возможного увеличения (или уменьшения) количественной характеристики признака у одного конкурента достигается раньше, чем у другого конкурента. Это приводит к постепенному смещению характеристики данного дифференцирующего признака в эволюционной последовательности форм в определенном направлении (Черных, 1986, 2016). Например, максимальный размер срединного гребня (карины) у представителей рода *Streptognathodus* ограничен размером платформы, а уменьшение длины карины имеет, по-видимому, функциональные ограничения. По этой причине конкурентные отношения позднекаменноугольных представителей группы *pawhuskaensis* приводят к последовательному появлению вначале крайних форм, обладающих максимально длинной кариной у *S. firmus* и минимальной – у *S. pawhuskaensis* (Черных, 2020). В дальнейшем при конкурентных отношениях таких форм возникает рецессивный процесс (рис. 3),

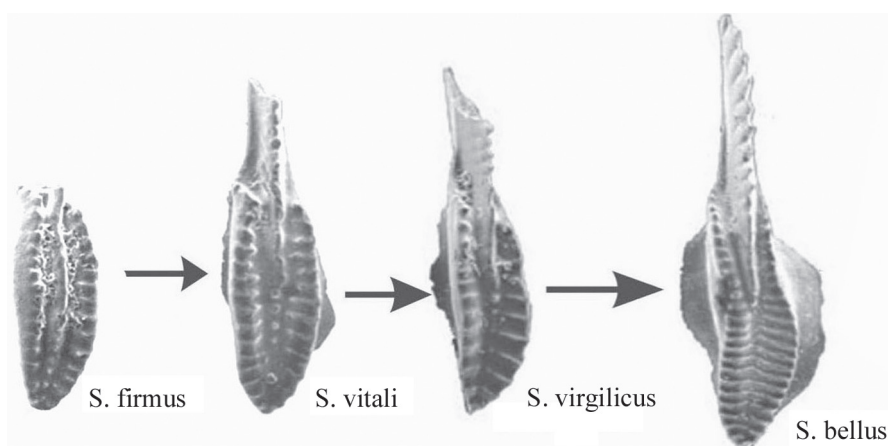


Рис. 3. Морфологический тренд уменьшения длины карины у касимовско-гжельских представителей рода *Streptognathodus*.

Fig. 3. Morphological trend of carina length decrease in Kasimovian-Gzhelian members of the genus *Streptognathodus*.

приводящий к формированию все более и более короткой карины (*S. vitali*, *S. virgilicus*, *S. bellus*).

Аналогичный морфологический тренд в развитии гжельско-ассельских представителей рода *Streptognathodus*, вначале направленный на возникновение нодулярной боковой дополнительной лопасти у раннеассельского *S. isolatus* и затем сменяемый на редукцию нодулярных образований, завершается полным исчезновением боковой дополнительной лопасти, на месте которой вновь возникает вдавленность (синус) на внутренней стороне платформы у среднеассельского *S. plenus* (рис. 4).

Большое количество переходных форм, связывающих Ра элементы приведенных морфологических трендов, также подчеркивает правомерность рассмотрения этого процесса в рамках выбран-

ной модели ансамблевого развития родственных видов.

В соответствии с принятой моделью направленное изменение Ра элемента зависит только от того, какие виды данного рода находятся в конкурентных взаимоотношениях, и практически не зависит от того, в каких именно внешних абиотических условиях осуществляются эти взаимоотношения. Соответственно и биохронологическая шкала, построенная на основе направленной эволюционной последовательности состояний Ра элемента, может рассматриваться как внешняя по отношению к измеряемым геологическим процессам.

Для объяснения коротко существующих и широко распространенных морфотипов привлекается явление эволюционных осцилляций, состоящее в том, что в определенные периоды в пространствен-

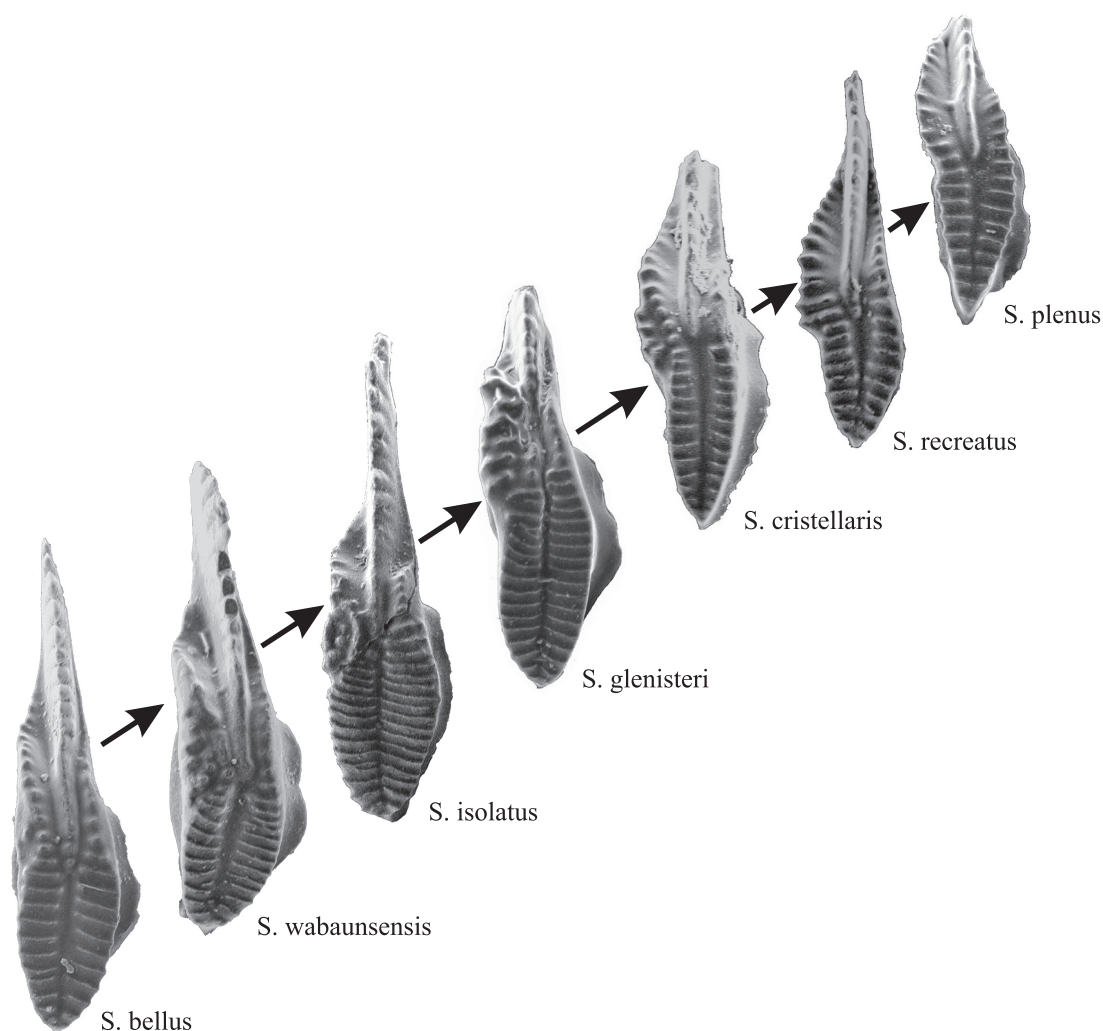


Рис. 4. Морфологический тренд возникновения боковой дополнительной лопасти и последующей ее редукции у гжельско-ассельских представителей рода *Streptognathodus*.

Fig. 4. Morphological trend of the appearance of a lateral additional lobe and its subsequent reduction in Gzhelian-Asselian representatives of the genus *Streptognathodus*.

но разобщенных популяциях родственных видов генофонды меняются одновременно и сходным образом (Голубовский и др., 1974). Процесс синхронного повышения частоты признака охватывает изолированные и полуизолированные популяции родственных видов на территории протяженностью в сотни и тысячи километров практически одновременно. Подобную картину мы наблюдаем и в морфологических преобразованиях конодонтов. Так, в основании гжельского яруса одновременно на территории Евразии и Северной Америки появляются коротко существующие морфотипы группы *Streptognathodus simulator* с асимметрично размещенной на платформе срединной бороздой. То же можно сказать и о нодулярных раннеассельских конодонтах группы *Streptognathodus isolatus* с внутренней боковой дополнительной лопастью, известных на столь же широкой территории и не выходящих за пределы одноименной зоны. Подобные события можно иллюстрировать аналогичными примерами из развития представителей и других родов конодонтов (Черных, 2020).

Состояние установившегося экологического равновесия между конкурирующими популяциями родственных видов, достигнутое при дивергенции, сохраняется до тех пор, пока остаются стабильными внешние условия и константы структуры популяций. Изменение частот признаков, возникших в результате эволюционных осцилляций, означает, что при этом резко возрастает 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, а в качестве дифференцирующих сохраняются одни и те же признаки у большинства родственных популяций, морфологическая дивергенция осуществляется синхронно и приводит к близким результатам во всех (в том числе изолированных) популяциях родственных видов.

Хотя причины эволюционных осцилляций до сих пор не ясны, однако установленный факт их синхронного проявления на значительных территориях исключает их зависимость от абиотических условий конкретных местонахождений родственных популяций. Этот факт служит еще одним свидетельством, позволяющим считать исторический морфогенез Ра элементов, наблюдаемый в процессе описанной ансамблевой эволюции родственных видов конодонтов, не зависящим от абиотических причин и определяемым только внутренними факторами.

МЕРОНОМИЧЕСКИЕ ШКАЛЫ

При использовании конодонтов для построения зональных шкал фиксируется хронологическая последовательность стадий изменения морфологических особенностей Ра элемента. На этой основе восстанавливается картина исторического морфогенеза Ра элемента, дискретные стадии которого получают видовые названия по правилам биологической биномиальной номенклатуры. Не исключено, что в отдельных случаях особенности строения единственного элемента скелета животного могут оказаться диагностическим признаком для определенного биологического вида. Но предполагать, что разновидности Ра элемента у конодонтов могут быть использованы в этом качестве на постоянной основе, маловероятно. Таким образом, шкалы, построенные на базе последовательности стадий исторического изменения Ра элементов, отличаются от таксономических шкал, традиционно используемых в биостратиграфии. Как уже сказано ранее, такие шкалы предложено называть мерономическими.

Наиболее действенными оказались мерономические шкалы, построенные на основе направленного морфогенеза Ра элементов. Во-первых, такие шкалы могут рассматриваться как внешние, не зависящие от измеряемых объектов (геологических процессов). Во-вторых, как только уловлена общая тенденция изменения признака, члены морфологического тренда, не найденные в одном разрезе, но обнаруженные в некоторых других, легко совмещаются в единую последовательность, исходя из знания общего направления морфогенеза. Это позволяет строить шкалу по результатам изучения отдельных разобщенных разрезов до того, как будет проведена их полная корреляция. Кроме этого, практическое применение сконструированной на основе морфологического тренда шкалы при корреляции разрезов не требует нахождения идентичных последовательностей зональных форм (гомотаксиса). Сопоставление может быть выполнено по присутствию в разрезах единичных форм, положение которых в тренде твердо установлено.

Несколько замечаний о возможных недостатках мерономических шкал. Использование эволюционных морфологических трендов в качестве основы мерономических зональных шкал может иметь нежелательные последствия. Речь идет о возможности неоднократного появления близких по строению Ра элементов в процессе эволюции конодонтофорид. Если для зональных биохронологических шкал, построенных на таксономической основе, вопрос о повторном появлении определенного вида индекса закрыт или по крайней мере малоактуален (в связи с необратимостью эволюционного процесса), то повторное возникновение близкого морфотипа в процессе исторического морфогенеза Ра элемента у конодонтофорид вполне возможно.

Приведу пример неоднократного появления близких по морфологии Ра элементов вида *Sweetognathus whitei* (Rhodes) в течение раннепермской истории существования свитогнатодид. Этот вид впервые описал Ф. Родс из верхней части песчаников Тенслип (Tensleep) в 1963 г. С тех пор вид *Sweetognathus whitei* неоднократно упоминался при описании сакмаро-артинских отложений нижней перми на территории Мидконтинента (Larson, Clark, 1979; Ritter, 1986; Boardman et al., 2009), Канады (Henderson, McGugan, 1986; Beauchamp, Henderson, 1994), Боливии (Riglos Suárez et al., 1987), Урала (Черных, 2005), Китая (Wang Zhi-hao, 1991), Южной Кореи (Soo-In Park, 1989). Ч. Хендерсон с соавторами на основании хронометрических данных поставили под сомнение возможность сопоставления нижнепермских отложений Боливии и Урала по близким конодонтовым комплексам, включающим в том числе свитогнатодид (Henderson et al., 2009). Было сделано предположение, что в этих регионах близкая по результатам эволюция свитогнатодид протекала гетерохронно: в ассельское время (по радиометрическим данным) в Боливии и в сакмаро-артинское время на Урале.

Впоследствии Ч. Хендерсон присоединил к Боливии и песчаники Tensleep, откуда впервые был описан вид *Sw. whitei*. Они также оказались более древними по результатам изучения изотопного стронциевого отношения. Можно было бы отмахнуться от этого предположения, сославшись на возможные ошибочные результаты хронометрических исследований. Однако в песчанике Tensleep вместе с *Sw. whitei* присутствуют многочисленные стрептогнатодусы, включая и *Streptognathodus wabaunsensis* Gunnell, которые на Урале не встречаются выше отложений ассельского яруса. Конечно, песчаники Tensleep могут содержать и переотложенные фоссилии, но Су-Ин Пак (Soo-In Park, 1989) нашел в известняках формации Unamasa в районе угольного месторождения Mungyeong (Южная Корея) комплекс конодонтов, практически тождественный тому, что был открыт Ф. Родсом в песчаниках Tensleep Вайоминга. В этом комплексе также встречаются *Sw. whitei* вместе со стрептогнатодидами *Streptognathodus elongatus*, *Idiognathodus ellisoni* (= *Str. wabaunsensis*). Приходится допустить, что эти отложения, как и песчаники Tensleep Вайоминга, являются более древними по сравнению с уральскими, содержащими очень похожий на ассельский Ра элемент *Sweetognathus whitei* (Rhodes), но вместе с *Mesogondolella bisselli* (Clark et Behnken), *Sweetognathus anceps* Chern. – формами не древнее верхней части сакмарского яруса и переходящими в артинский ярус.

Первоначально Ч. Хендерсон развивал гипотезу об исходном развитии линии свитогнатодид *Sweetognathus whitei* в асселе на территории Южной Америки и ее более позднем переселении на Урал.

Однако при ближайшем рассмотрении и сравнении американских *Sw. whitei* с уральскими формами, ранее относимыми к этому же виду, оказалось, что разница между ними все-таки есть. Уральские формы были отнесены к виду *Sw. asymmetricus* (Henderson, Chernykh, 2021). Уровень возникновения этого вида и был принят за нижнюю границу артинского яруса. Уральские формы *Sw. aff. whitei*, несомненно, ближе к *Sw. asymmetricus*, чем к тенслиповскому *Sweetognathus whitei*. Однако основной признак строения китайского вида – асимметрия в строении передней части карины, отраженный в названии этого вида, не наблюдается у большинства уральских форм. Не исключено, что уральские *Sw. aff. whitei* следовало бы описать как новый вид.

Можно также отметить, что устойчиво сохраняется в разных хроноклинах сама тенденция развития свитогнатодид от исходных форм, со сплошным каринальным гребнем, к экземплярам, приобретающим дифференцированное строение в виде округлых нодулей, имеющих у последующих членов линии гантелеобразное строение. Параллельно с этой трансформацией у ассельско-артинских свитогнатодид постепенно развивается срединный гребень (рис. 5, фиг. 6). В кунгурской хроноклине у свитогнатодид отсутствует срединный гребень, и процесс дифференциации карины не затрагивает ее переднюю часть. Все остальные преобразования идут по тому же пути, что и в ассельско-артинское время (рис. 6).

Такие эквивалентные эволюционные преобразования Ра элементов под влиянием конкурентных взаимоотношений в родственных группах могут приводить к появлению близких форм и их последовательности на разных временных уровнях, что требует внимательного отношения к определениям систематической принадлежности встреченных Ра элементов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Необходимость в выделении особой категории шкал, названных мною мерономическими, возникла при использовании конодонтов для построения зональных биохронологических шкал. Именно в этом случае появилась возможность дать обоснование внешнеотсечного статуса такого типа шкал и по крайней мере обеспечить независимость этого инструмента измерения геологического времени от абиотических факторов, регулирующих процесс осадконакопления и определяющих внешние условия существования конодонтоносущих организмов. Построение шкал на основе направленного исторического морфогенеза, который наблюдается при детальном изучении эволюционной трансформации Ра элемента скелета конодонтофорид, позволяет надеяться на существенную автономность получаемой на этой основе мерономической шка-

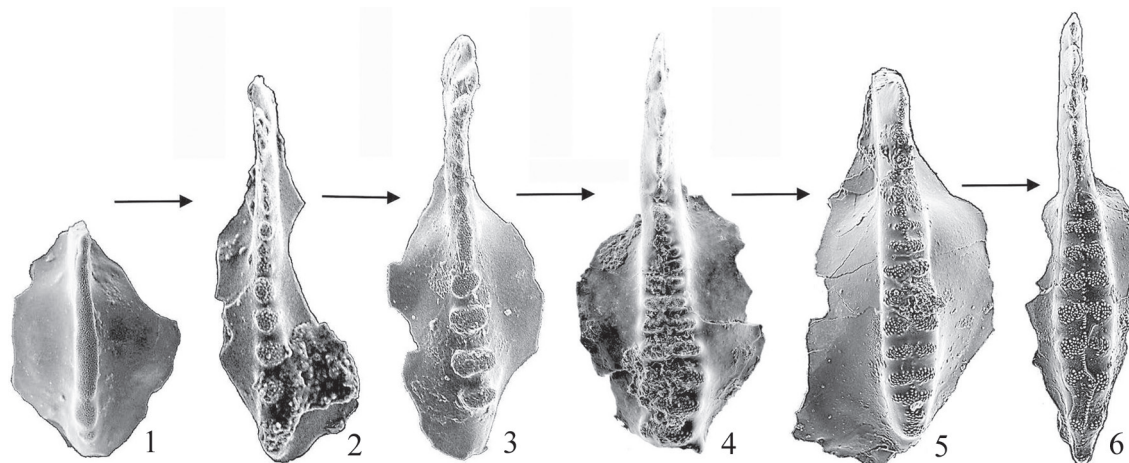


Рис. 5. Эволюционный тренд ассельско-артинских свитогнатодид.

1 – *Sweetognathus expansus* (Perlmutter), разрез Усолка, слой 21, ассельский ярус; 2 – *Sw. merrilli* Kozur, разрез Усолка, слой 26/2, ассельский ярус; 3 – *Sw. binodosus* Chern., разрез Усолка, слой 26/3, сакмарский ярус; 4 – *Sw. anceps* Chern., разрез Дальний Тюлькас, слой 4а, сакмарский ярус; 5 – форма, переходная от *Sw. anceps* к *Sw. asymmetricus* Sun et Lai, разрез Дальний Тюлькас, слой 4б, артинский ярус; 6 – *Sw. asymmetricus* Sun et Lai, разрез Дальний Тюлькас, слой 4б, артинский ярус.

Fig. 5. Evolutionary trend of the Asselian-Artinskian sweetognathodids.

1 – *Sweetognathus expansus* (Perlmutter), Usolka section, bed 21, Asselian Stage; 2 – *Sw. merrilli* Kozur, Usolka section, bed 26/2, Asselian Stage; 3 – *Sw. binodosus* Chern., Usolka section, bed 26/3, Sakmarian Stage; 4 – *Sw. anceps* Chern., Dalniy Tyulkas section, bed 4a, Sakmarian Stage; 5 – form transitional from *Sw. anceps* to *Sw. asymmetricus* Sun et Lai, Dalniy Tyulkas section, bed 4b, Artinian Stage; 6 – *Sw. asymmetricus* Sun et Lai, Dalniy Tyulkas section, bed 4b, Artinian Stage.

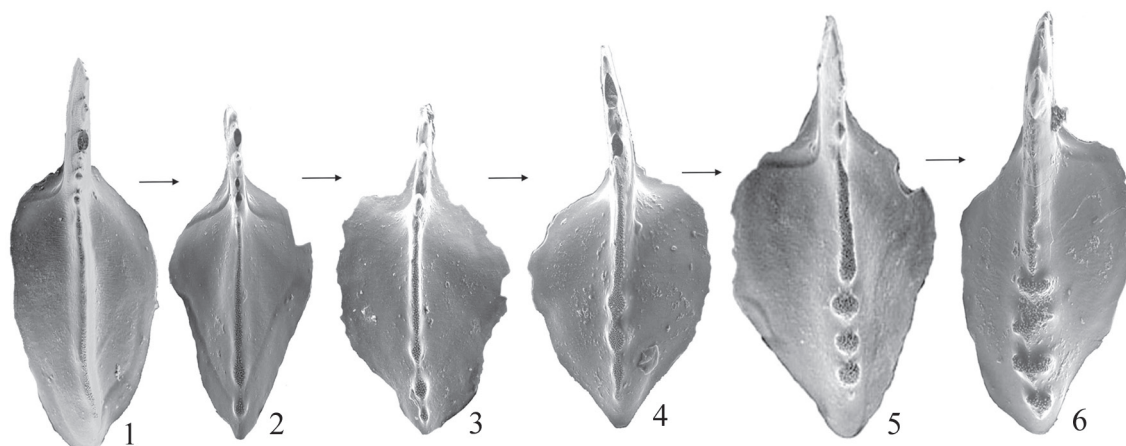


Рис. 6. Эволюционный тренд артинско-кунгурских свитогнатодид (карьер Мечетлино).

1–4 – *Sweetognathus somniculosus* Chern. (слой 4, артинский ярус, саргинский горизонт); 5, 6 – *Sw. barskovi* Chern.: 5 – слой 10, 6 – слой 12, кунгурский ярус, саранинский горизонт.

Fig. 6. Evolutionary trend of the Artinskian-Kungurian sweetognathodids.

1–4 – *Sweetognathus somniculosus* Chern. (bed 4, Artinskian Stage, Sarginskian Horizon); 5, 6 – *Sw. barskovi* Chern.: 5 – bed 10, 6 – bed 12, Kungurian Stage, Saraninskian Horizon.

лы. Еще раз подчеркнем своеобразие самого подхода к построению мерономических шкал. В качестве основания для построения такой шкалы берется процесс трансформации определенной части скелета, гомологичной в течение длительного вре-

мени для большого количества представителей некоторой группы организмов. Данный процесс детально изучается, и выделенные при этом стадии исторического морфогенеза этой части скелета закладываются в основу построения шкалы. В слу-

чае с конодонтами такой подход оказался в значительной степени вынужденным, диктуемым условиями сохранения конодонтофорид, исключаящими традиционное опознание систематической принадлежности представителей этой группы по их ископаемым остаткам. Можно отметить, что элементы мерономического подхода просматриваются и в шкалах, построенных по результатам изучения некоторых других групп организмов с более полным сохранением ископаемых остатков. Так, аналогичный прием анализа эволюционного изменения гомологичной части скелета используется для установления хронологических реперов по особенностям строения (усложнения) межкамерных перегородок аммоноидей (“типы лопастных линий”) – элемента скелета, несомненно, гомологичного для этой группы ископаемых. Применение постепенного усложнения строения стенки раковины в процессе эволюции у фузулиноидей в качестве хронологического маркера также можно привести как пример построения биохронологических шкал с элементами мерономики.

Понятно, что сам по себе внешнеотсчетный характер мерономических шкал не обеспечивает возможность их использования в любых разрезах. Если в отложениях по фаціальным причинам отсутствуют те виды Ра элементов, которые были введены в данную шкалу в качестве зональных видов-индексов, то шкала не работает. Однако создание комплексной характеристики зональных подразделений шкалы по предложенной методике (Черных, 2005, 2008) позволяет преодолеть такого типа трудности. Обнаружение в сопоставляемых разрезах любых одинаковых маркеров, распространение которых не выходит за пределы определенной зоны шкалы, дает возможность и при отсутствии в разрезе зональных видов-индексов синонимизировать сопоставляемые объекты (слои, границы) как относящиеся к данной зоне, т. е. установить их хронологическую идентичность.

Особое внимание следует уделить тем коротко существующим и широко территориально распространенным морфотипам Ра элементов, появление которых, возможно, связано с эволюционными осцилляциями. И если это действительно так, то присутствие таких маркеров дает возможность истинной синхронизации (в физическом смысле) вмещающих отложений отдаленных разрезов.

В заключение отметим, что мерономический подход, опирающийся на использование зональных внешнеотсчетных шкал, построенных на событиях эволюционной трансформации отдельной части скелета, гомологичной для длительно существующей группы ископаемых, и усиленных комплексной характеристикой зональных подразделений, обеспечивает независимость шкалы от фациальных особенностей сопоставляемых с ее помощью разрезов и позволяет значительно усилить

корреляционный потенциал шкалы, не влияющий негативно на ее детальность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голубовский М.Д., Иванов Ю.Н., Захаров И.К., Берг Р.Л. (1974) Исследование синхронных параллельных изменений генофондов в природных популяциях плодовых мух *Drosophila melanogaster*. *Генетика*, **10**(4), 72-83.
- Дажо Р. (1975) Основы экологии. М.: Прогресс, 415 с.
- Леонов Г.П. (1974) Основы стратиграфии. Т. 2. М.: МГУ, 486 с.
- Майр Э. (1968) Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 597 с.
- Мейен С.В. (1977) Таксономия и мерономия. Вопросы методологии в геологических науках. Киев: Наук. думка, 25-33.
- Мейен С.В. (1989) Введение в теорию стратиграфии. М.: Наука, 216 с.
- Одум Ю. (1975) Основы экологии. М.: Мир, 740 с.
- Попов А.В. (1993) Принципы стратиграфии. СПб.: СПбГУ, 67 с.
- Попов А.В. (2003) Измерение геологического времени: принципы стратиграфии и закономерности эволюции. СПб.: СПбГУ, 144 с.
- Раузер-Черноусова Д.М. (1967) О зонах единых и региональных шкал. *Изв. АН СССР. Сер. геол.*, (7), 104-118.
- Степанов Д.Л. (1958) Принципы и методы биостратиграфических исследований. *Тр. ВНИГРИ*, (113). Л.: Гостоптехиздат, 180 с.
- Черных В.В. (1986) Проблема целостности высших таксонов. М.: Наука, 143 с.
- Черных В.В. (2005) Зональный метод в биостратиграфии. Зональная шкала нижней перми Урала по конодонтам. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 217 с.
- Черных В.В. (2008) Определение ярусных границ Международной стратиграфической шкалы по конодонтам. *Литосфера*, (1), 3-17.
- Черных В.В. (2016) Основы зональной биохронологии. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 268 с.
- Черных В.В. (2020) Общие закономерности в развитии гжельско-ассельских конодентов. *Литосфера*, (4), 471-485.
- Шиндевольф О. (1975) Стратиграфия и стратотип. М.: Мир, 136 с.
- Beauchamp B., Henderson Ch. (1994) The Lower Permian Raanes, Great Bear Cape and Trappers Cove formations, Sverdrup Basin, Canadian Arctic: Stratigraphy and conodont zonation. *Bull. Canad. Petrol. Geol.*, **42**(4), 562-597.
- Boardman D.R., Wardlaw B.R., Nestell M.K. (2009) Stratigraphy and Conodont Biostratigraphy of Uppermost Carboniferous and Lower Permian from North American Midcontinent. *Kansas Geol. Survey. Bull.*, **255**, 42.
- Henderson C.M., Chernykh V.V. (2021) To be or not to be *Sweetognathus asymmetricus*? *Permophiles*, **70**, 10-13.
- Henderson C.M., Schmitz M., Crowley J., Davydov V.I. (2009) Evolution and geochronology of the *Sweetognathus* lineage from Bolivia and the Urals of Russia: Biostratigraphic problems and implications for Global Stratotype Section and Point (GSSP) definition. *Permophiles (ICOS Abstracts)*, **35**, suppl. 1, 19.

- Henderson Ch.M., McGugan A. (1986) Permian conodont biostratigraphy of the Ishbel Group, southwestern Alberta and southeastern British Columbia. *Rocky Mountain Geol.*, **24**(2), 219-235.
- Larson J.A., Clark D.L. (1979) The Lower Permian (Sakmarian) Portion of the Oquirrh Formation, Utah. Conodont Biostratigraphy of the Great Basin and Rocky Mountains. *Brigham Young University Geol. Studies*, **26**(3), 135-142.
- Riglos Suarez M., Hunicken M.A., Merino D. (1987) Conodont biostratigraphy of the Upper Carboniferous-Lower Permian rocks of Bolivia. *Conodonts: Investigative techniques and applications*. (Ed. by R.L. Austin). London: British Micropalaeontological society; Ellis Horwood Publishers, 317-325.
- Ritter S.M. (1986) Taxonomic revision and phylogeny of post-Early crisis bisselli-whitei Zone conodonts with comments on Late Paleozoic diversity. *Geol. Palaeontol.*, **20**, 139-165.
- Sigal J. (1961) Existe-t-il plusieurs stratigraphies? *BRGM France, Serv. Inform. Geol. Bull. Trimest*, *13th year*, (51), 2-5.
- Soo-In Park (1989) Microfossils of the Permo-Carboniferous Strata of Nongam Area in Mungyeong Coalfield. *J. Korean Earth Sci. Soc.*, **10**(1), 102-110.
- Wang Zhi-hao (1991) Conodonts from Carboniferous-Permian boundary strata in China with comments on the boundary. *Acta Palaeontol. Sinica*, **30**(1), 6-41.
- Beauchamp B., Henderson Ch. (1994) The Lower Permian Raanes, Great Bear Cape and Trappers Cove formations, Sverdrup Basin, Canadian Arctic: Stratigraphy and conodont zonation. *Bull. Canad. Petrol. Geol.*, **42**(4), 562-597.
- Boardman D.R., Wardlaw B.R., Nestell M.K. (2009) Stratigraphy and Conodont Biostratigraphy of Uppermost Carboniferous and Lower Permian from North American Midcontinent. *Kansas Geol. Survey. Bull.*, **255**, 42.
- Chernykh V.V. (1986) The problem of the integrity of highest taxons. Moscow, Nauka Publ., 143 p. (In Russ.)
- Chernykh V.V. (2005) Zonal method in biostratigraphy. Zonal scale of the Lower Permian of the Urals by the conodonts. Ekaterinburg, IGG UrO RAN, 217 p. (In Russ.)
- Chernykh V.V. (2008) Determination of the stage boundaries of the International Stratigraphic Scale by the conodonts. *Lithosphere (Russia)*, (1), 3-17. (In Russ.)
- Chernykh V.V. (2016) Bases of zonal biochronology. Ekaterinburg, IGG UrO RAN, 268 p. (In Russ.)
- Chernykh V.V. (2020) General patterns in the development of Gzhelian-Asselian conodonts. *Lithosphere (Russia)*, **20**(4), 471-485. (In Russ.)
- Dajo R. (1975) Fundamentals of ecology. Moscow, Progress Publ., 415 p. (In Russ.)
- Golubovskii M.D., Ivanov Yu.N., Zakharov I.K., Berg R.L. (1974) Study synchronous parallel changes of the gene pool in natural populations of fruit fly *Drosophila melanogaster*. *Genetika*, **10**(4), 72-83. (In Russ.)
- Henderson C.M., Chernykh V.V. (2021) To be or not to be *Sweetognathus asymmetricus*? *Permophiles*, **70**, 10-13.
- Henderson C.M., Schmitz M., Crowley J., Davydov V.I. (2009) Evolution and geochronology of the Sweetognathus lineage from Bolivia and the Urals of Russia: Biostratigraphic problems and implications for Global Stratotype Section and Point (GSSP) definition. *Permophiles (ICOS Abstracts)*, **35**, suppl. 1, 19.
- Henderson Ch.M., McGugan A. (1986) Permian conodont biostratigraphy of the Ishbel Group, southwestern Alberta and southeastern British Columbia. *Rocky Mountain Geol.*, **24**(2), 219-235.
- Larson J.A., Clark D.L. (1979) The Lower Permian (Sakmarian) Portion of the Oquirrh Formation, Utah. Conodont Biostratigraphy of the Great Basin and Rocky Mountains. *Brigham Young University Geol. Studies*, **26**(3), 135-142.
- Leonov G.P. (1974) Bases of the stratigraphy. V. 2. Moscow, MGU, 486 p. (In Russ.)
- Mair E. (1968) Animal species and evolution. Moscow, Mir Publ., 597 p. (In Russ.)
- Meyen S.V. (1977) Taxonomy and meronomy. Questions of methodology in geological sciences. Kiev, Nauk. Dumka Publ., 25-33. (In Russ.)
- Meyen S.V. (1989) Introduction to the theory of stratigraphy. Moscow, Nauka Publ., 216 p. (In Russ.)
- Odum Yu. (1975) Fundamentals of ecology. Moscow, Mir Publ., 740 p. (In Russ.)
- Popov A.V. (1993) Principles of stratigraphy. St.Petersburg, SPbGU, 67 p. (In Russ.)
- Popov A.V. (2003) Measuring Geological Time: Principles of Stratigraphy and Patterns of Evolution. St.Petersburg, SPbGU, 144 p. (In Russ.)
- Rauzer-Chernousova D.M. (1967) About zones of unified and regional scales. *Izv. AN SSSR, Ser. geol.*, (7), 104-118. (In Russ.)
- Riglos Suarez M., Hunicken M.A., Merino D. (1987) Conodont biostratigraphy of the Upper Carboniferous-Lower Permian rocks of Bolivia. *Conodonts: Investigative techniques and applications*. (Ed. by R.L. Austin). London, British Micropalaeontological society; Ellis Horwood Publishers, 317-325.
- Ritter S.M. (1986) Taxonomic revision and phylogeny of post-Early crisis bisselli-whitei Zone conodonts with comments on Late Paleozoic diversity. *Geol. Palaeontol.*, **20**, 139-165.
- Shindewolf O. (1975) Stratigraphy and stratotype. Moscow, Mir Publ., 136 p. (In Russ.)
- Sigal J. (1961) Existe-t-il plusieurs stratigraphies? *BRGM France, Serv. Inform. Geol. Bull. Trimest*, *13th year*, (51), 2-5.
- Soo-In Park (1989) Microfossils of the Permo-Carboniferous Strata of Nongam Area in Mungyeong Coalfield. *J. Korean Earth Sci. Soc.*, **10**(1), 102-110.
- Stepanov D.L. (1958) Principles and methods of biostratigraphic studies. *Tr. VNIGRI*, (113). Leningrad, Gostoptekhizdat Publ., 180 p. (In Russ.)
- Wang Zhi-hao (1991) Conodonts from Carboniferous-Permian boundary strata in China with comments on the boundary. *Acta Palaeontol. Sinica*, **30**(1), 6-41.

REFERENCES