

JERZY TRAMMER

EVOLUTIONARY TRENDS AND PATTERN OF EXTINCTION OF  
TRIASSIC CONODONTS

*Abstract.* — Heterochroneous parallelism in the evolution of different lines of platform conodonts from the Ladinian of German Basin and the Norian of the Tethys has been recognized. In both cases similar aberrant types, were gradually produced. The platform conodonts disappeared much earlier than the branched ones in both areas, which is interpreted by a higher survivorship of the latter, less specialized forms.

## INTRODUCTION

Triassic conodonts disappeared in the areas of the German basin at the Muschelkalk/Keuper boundary (i.e., in the Ladinian, Langobardian times), whereas they occurred in the Tethyan areas up to the end of the Norian (Sevatian). In both cases the disappearance of conodonts was preceded by strikingly similar changes in their morphology. The character of the changes involved which appears strongly similar despite great differences in time and lack of any close affinity between the phylogenetic lines from the two areas is discussed below.

## GERMAN BASIN

In the Mid European German basin the form *Gondolella mombergensis mombergensis* Tatge, living throughout the Lower and a large part of the Upper Muschelkalk, i.e. throughout the Anisian, gave rise to a new evolutionary lineage in the evolutus Zone (= Ladinian, Fassanian) see Kozur, 1968: Trammer, 1972). Soon it was replaced successively by four new taxa — *Gondolella mombergensis media* Kozur — *G. haslachensis* Tatge — *G. (Celsigondolella) watznaueri praecursor* Kozur — *G. (C.) watznaueri watznaueri* Kozur (Text-fig. 1). The last of the above taxa disappeared in the Discoceratiten Zone (Ladinian, Langobardian). It is the last platform conodont known from the German Basin and in the younger

strata only branched conodonts were found. The latter disappeared somewhat later, close to the Muschelkalk/Keuper boundary (see Kozur & Mostler, 1972).

The evolution of the above lineage of platform conodonts may be characterized as follows (Text-fig. 1).

(1) The evolution is fairly rapid in the comparison with the preceding period of stagnation, we may thus speak about its acceleration.

(2) Every younger link of the lineage is characterized by smaller dimensions than those of its predecessor, which may be interpreted as phylogenetic decrease in size (see Trammer, 1972).

(3) There is a distinct gradual tendency to the reduction of the platform, leading to its complete disappearance, and *G. (C.) watznaueri* represents secondarily branched conodont. The platform conodonts of the genus *Gondolella* are thought to have evolved from branched conodonts of the genus *Ozarkodina* (see Lindström, 1964; Mosher, 1973b), which may be termed as a gradual tendency to a secondary transformation of platform conodonts into branched ones. The ultimate disappearance of conodonts is thus preceded by an appearance of the forms highly differing in morphology from the structural norm hitherto prevailing, i.e. origin of aberrant forms.

(4) Carina teeth gradually increase in length. This process is roughly parallel to the process of platform reduction. The carina is initially represented by poorly differentiated slat (*G. mombergensis*) which, later, close to the end of the lineage comprises long, distinctly separated teeth (*G. watznaueri*).

(5) The evolution of this lineage took place in such a way that the features typical of juvenile stages of the ancestors become ones typical of mature stage of their descendents (juvenile stages of the form *Gondolella mombergensis* are already devoid of platform<sup>1)</sup>). It may thus be stated that here the evolution proceeded by means of fetalization (neoteny sensu Kozur & Mostler, 1971).

The simultaneous evolution of the branched conodonts proceeded in a strictly different way. Some taxa known since the Early Triassic were not subjected to any changes in the period preceding disappearance of the platform conodonts. Some other branched conodonts show certain changes but these were much slower than in the case of the platform conodonts. For example, only one new taxon appeared in the majority of lineages of branched conodonts during the period when platform conodonts gave a series of four taxa. Moreover, as it was stated above, branched conodonts persisted longer than the platform ones (Text-fig. 1). Disappearance of

---

<sup>1)</sup> Mosher (1968b) initially assumed that juvenile stages of the form *G. mombergensis* always have a platform. However, subsequently Kozur & Mostler (1971) using sieves with sufficiently small mesh and found juvenile specimens of *G. mombergensis* lacking the platform (see also Mosher, 1973a).

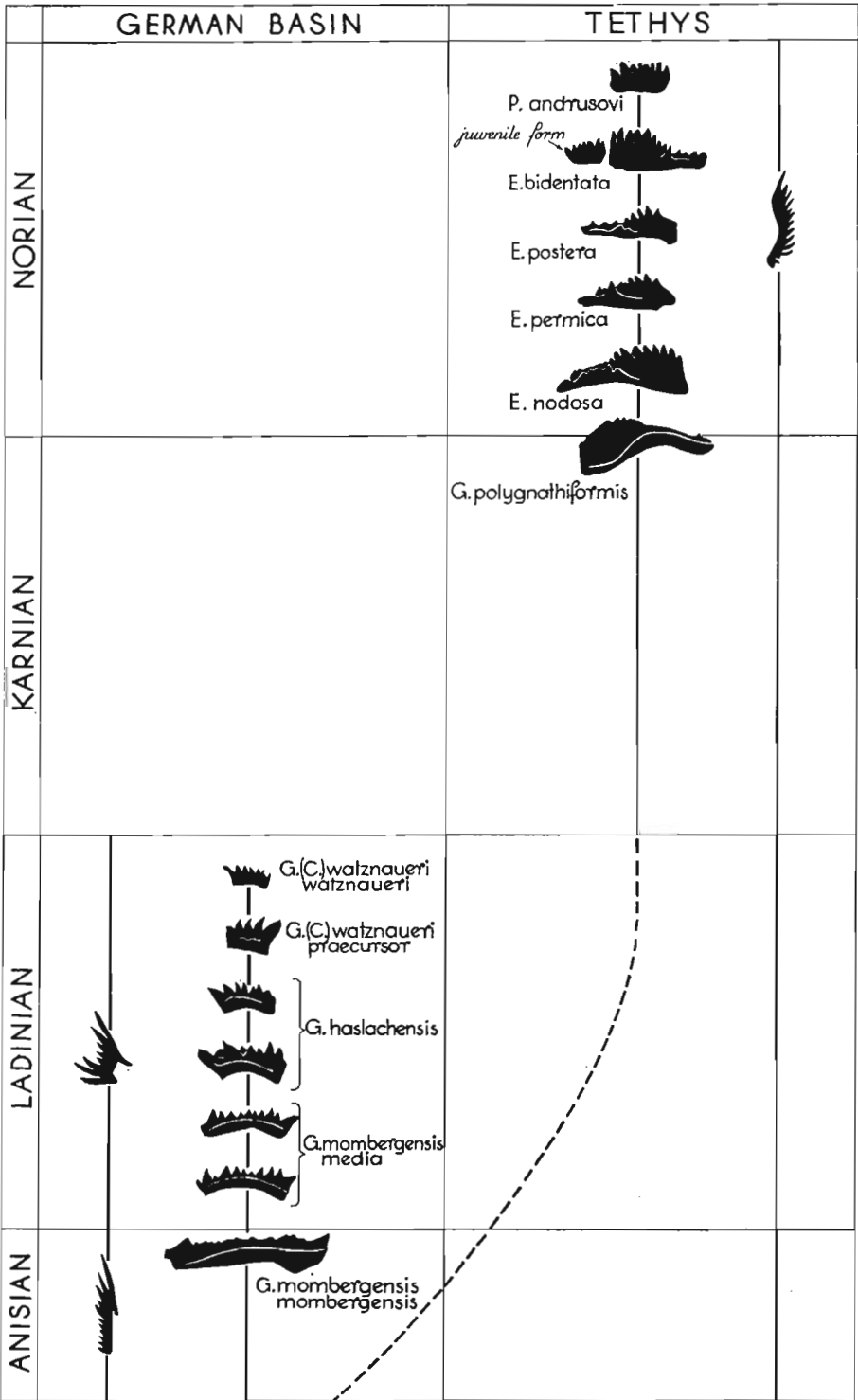


Fig. 1. Heterochronous parallelism in the evolution of different lines of the platform conodonts from the Ladinian of German basin and the Norian of the Tethys. Branched conodonts persisted longer than the platform ones. The evolution of branched conodonts was much slower as compared with platform ones.

branched conodonts within the area in question at the Muschelkalk/Keuper boundary looks like a retreat due to unsuitable environmental conditions, rather than their extinction. As it was stated above, the branched conodonts are known to have occurred longer in the Tethyan areas.

#### TETHYS

As it was stated above, only one lineage of platform conodonts is known to occur before their ultimate disappearance in the German basin. In turn, a few such lineages may be distinguished in the end phase of the history of platform conodonts in the Tethyan region<sup>9)</sup> (see Kozur, 1972). Evolution of these lineages presumably proceeded in a parallel way. Among the Late Triassic evolutionary lineages the longest one includes *Gondolella polygnathiformis* Budurov & Stefanov — *Epigondolella nodosa* (Hayashi) — *E. permica* (Hayashi) — *E. postera* (Kozur & Mostler) — *E. bidentata* Mosher — *Parvigondolella andrusovi* Kozur & Mock (Text-fig. 1), which continued up to the lower Upper Sevatian (Upper Norian) (see Kozur, 1972; Krystyn, 1973). The species *P. andrusovi* represents the latest platform conodont hitherto known. The branched conodonts disappeared somewhat later, at the Norian/Rhaetian boundary (see Kozur & Mostler, 1972; Kozur & Mock, 1972).

The evolution of the series *G. polygnathiformis* — *P. andrusovi* is accompanied by the following phenomena:

- (1) gradual decrease in size of individuals;
- (2) progressive decrease in size of platform leading gradually to its complete reduction; and the end link of the series, *P. andrusovi*, is a secondarily branched conodont ("Reduktionreihe" of Krystyn, 1973; see also Kozur & Mock, 1972; Budurov, 1972);
- (3) increase in the length of teeth of carina;
- (4) evolution proceeds by fetalization (neoteny *sensu* Kozur & Mostler, 1971; see also Kozur & Mock, 1972; Mosher, 1973b) and, e.g., platformless juvenile forms of *E. bidentata* are hardly separable from adult *P. andrusovi* (Text-fig. 1);
- (5) the evolution is fairly rapid, in comparison with preceding periods of stagnation (see Krystyn, 1973); it should be noted that the ancestor of the series, *G. polygnathiformis*, did not undergo any greater changes throughout the Karnian.

Thus, the evolution of platform conodonts proceeded in the similar way both in the Tethyan and German Basin regions, giving origin to very

<sup>9)</sup> Mutual relationships between the Late Triassic evolutionary lines of platform conodonts and the succession of taxa in particular lineages are still inadequately known and hence interpreted in different ways (see Mosher, 1968a, 1970, 1973a; Sweet *et al.*, 1971; Kozur & Mostler, 1971; Kozur, 1972; Budurov, 1972; Krystyn, 1973). However, despite these controversies, some general regularities in the evolution of the series seem to be traceable.

similar morphologic types. Such phenomenon may be termed as a heterochroneous evolutionary parallelism.

As it was stated above, a few other evolutionary lineages of platform conodonts developed simultaneously in the Late Triassic times in the Tethys (see Kozur, 1972). Trends in their evolution were similar to that in the lineage of *G. polygnathiformis* — *P. andrusovi*, including a major trend to platform reduction, which leads to the appearance of the secondary branched conodonts. Contrary to *P. andrusovi*, the last known representatives of the evolutionary lineages retain rudimentary platform. However, the latter disappeared earlier than *P. andrusovi*<sup>3)</sup>. It may thus be stated that the series most successful in platform reduction persisted longer than the remaining ones.

The Tethyan platform conodonts show accelerated evolution in the Norian times. The situation is different in the case of branched conodonts. Some conservative taxa remained unchanged since the Early Triassic or even Permian times to the moment of their disappearance. There are also some lines of branched conodonts undergoing some changes, however much slower than that of the platform conodonts. Moreover, the branched conodonts persisted longer than the platform ones, hence, the history of branched conodonts from the German basin and Tethyan regions also displays a highly similar pattern.

#### INTERPRETATION

The above discussed phenomena taking place in the final phase of the evolution of platform conodonts are not unique in the animal kingdom. Similar is the case of the evolution of Ammonoidea. In this group, aberrant and strikingly similar types of shells originated twice and independently close to the end of the Triassic and Cretaceous, before the period of mass extinction of ammonites (Schindewolf, 1950).

The case of accelerated evolution and differentiation within the group close to period of its extinction were explained by Schindewolf (1950) in terms of his hypothesis of phylogenetic aging of phyla (phylogenetic senilism). In the final phase of the evolution in a given group ("Typolyse" of Schindewolf) a morphological degeneration took place, resulting from overspecialization and finally leading to the extinction of the group (Schindewolf, 1950). The causes of these processes were thought to be

---

<sup>3)</sup> Kozur (1972) described a platform conodont *Epigondolella slovakensis* (Kozur) from the Upper Sevatian of Slovakia. It was found in the part of the Triassic profile yielding exclusively branched conodonts and markedly younger than the layers with the last representatives of the platform conodont series. The form certainly was not redeposited (Kozur, op. cit.), but as its ancestors are still unknown and it occupies an uncertain position being unconnected with any evolutionary line, it cannot be discussed here.

related to hereditary load of the tribe, determining a definite range of evolutionary potential (Schindewolf, *op. cit.*).

This point of view of Schindewolf was subsequently convincingly criticized by Simpson (1953), Kuźnicki & Urbanek (1970), and others, on genetic, ecologic, and paleontologic grounds. Moreover, the mode of evolution of the platform conodont lines discussed here is in contradiction with the scheme outline by Schindewolf. It was shown above that the platform conodont series the most successful in elimination of platform, lasted the longest. This clearly indicates that the process of platform reduction was of an adaptative importance rather than a result of senile degeneration of the group. The above interpretation is supported by the gradual character of this process of platform rudimentation.

The above phenomena seem to be better explainable in terms of the concepts of Simpson (1953). According to Simpson, increased differentiation preceding frequently extinction, results from the changes in the environmental conditions. The changes deprive previous morphological norm of its adaptative importance. Because of our scanty knowledge on the biology of conodont-bearing animals<sup>4)</sup> it is impossible to estimate the adaptative significance of reduction of the platform and increase in the length of carina teeth. In addition, we cannot identify the environmental factors responsible for the fact that the platform became an inadapative trait. However, similarity between the patterns recognized in the evolution of conodonts and in the other, better-known phyla offers some hope for the future solution.

The platform conodonts very similar in morphology originated in the German basin in the Ladinian, and much later, in the Norian times, in the Tethyan regions. Close morphological similarity of the platform conodonts indicates that similar environmental conditions prevailed prior to the disappearance of conodonts in these two regions. The above conclusion, drawn on the basis of paleontological analysis, seems to be supported by sedimentary conditions in the two regions. Both Upper Muschelkalk (Ladinian) strata of the Central Europe, and Norian strata of the Tethyan regions are characterized by large horizontal facial changes. Older conodont-bearing strata in the two regions, i.e. Anisian of the German basin and Karnian of the Tethys, are characterized by much higher facial uniformity. The periods of relative evolutionary stagnation of platform conodonts, preceding periods of their accelerated evolution, may be correlated with such periods of facial uniformity.

---

<sup>4)</sup> This is not changed by the new findings in relevant pioneer studies of Melton & Scott (1973) and Scott (1973) on conodontbearing animals. This is because the importance and function of conodonts and related organs of the conodont-bearing animals are still the subject of controversy. Moreover, it may be disputed whether or not the animals described by these authors actually represent conodont-bearers or might be solely conodont-eaters (see also Linström, 1973).

There remains a problem why the platform conodonts disappeared earlier than the branched ones in both the German basin and the Tethyan regions. It seems that branched conodonts, and especially those which do not form natural assemblages with platform conodonts (i.e., those which were the last ones to disappear; see Kozur & Mostler, 1972, Tables 1 and 2) may be treated as organs of less specialized animals<sup>5</sup>). Hence, it would be the case of earlier extinction of more specialized animals than of the less specialized ones, which is in accordance with Simpson views (1953). The large facial variability prevailing in times of conodont disappearance presumably limited all adaptive zones available for conodont-bearing animals. In such situation the group of branched-conodont-bearing-animals, less specialized and thus characterized by a wider range of adaptability, had a greater chance to survive than the more specialized group of platform-conodont-bearing-animals. Branched conodonts did not undergo any greater changes, if at all, during the whole period preceding their disappearance, because their morphological norm coinciding with their low degree of specialization appeared advantageous under these environmental conditions. Under these conditions any change in morphological norm and thus a further specialization would be disadvantageous in respect of adaptation.

It follows from the above that the accelerated evolution of platform conodonts and their tendency to a secondary modification into branched conodonts may be interpreted as an attempt of the animals to extend their adaptative range by a decrease in their specialization. The previous morphological norm of this group, corresponding to their high degree of specialization, lost its significance along with the change of environmental conditions. The new environment favoured any morphological changes towards the decrease of specialization. As it was shown above, the evolution of platform conodont lineages took place by fetalization. Neoteny and closely related fetalization are the ways of an "escape from specialization" (see de Beer, 1958). All the platform conodont tribes living in the Tethys in the Norian times tried to "loose their specialization", which is evidenced by a tendency to rudimentation of platform and to modification into branched conodonts. The lineage of the platform conodonts (*G. polygnathiformis* — *P. andrusovi* series), most successful in "loosing" the former specialization, persisted longest. Hence, it follows that the mechanism of an "escape from specialization" appeared to be an efficient response to changes in environmental conditions. The above line survived longer than the remaining lineages of the platform conodonts, due to a decrease in the degree of its specialization, i.e. almost to the level of branched conodonts. However, it also disappeared earlier than the bran-

---

<sup>5</sup>) This approach seems to be supported by the results of observations on the evolution of conodonts throughout their history. See also remarks concerning evolution of branched conodonts in Chapters "German basin" and "Tethys".

ched conodont tribes. Thus, it seems that even its rapid evolution was insufficient to level its specialization with originally unspecialized branched conodonts groups; and the originally branched conodont groups are the last ones to have been recorded from the Tethyan Triassic. The latter persisted longer than all the platform conodonts, since even the most progressive tribes of the platform conodonts could not level them in specialization. Thus the history of Triassic conodonts offers a perfect example of survival of less specialized forms, and the relative success of some lineages (*G. polygnathiformis* — *P. andrusovi*) thanks to its secondarily attained low degree of specialization (survival due to despecialization).

However, it should be remembered that the evolutionary changes in morphology of conodonts reflect only the development of particular features or sets of features of an organism, and say nothing about the evolution of the whole organism of the conodont-bearing animal.

The terminal phase in the history of platform-conodont-bearing animals reflects a necessity to despecialization. Morphological features related to previous specialization were secondarily replaced by others, more primitive ones<sup>6)</sup>. Hence, it follows that there occurred conditions favourable to the secondary appearance of primitive features. In this way primitivization of platform conodonts is interpreted in the present paper. This term does not refer to primitivization of the organization of the whole conodont bearer. It should be noted that such features as the presence or lack of platform may be of epigenotypic and not necessarily genotypic in character.

*Acknowledgements.* The author expresses his warm thanks to Professor Adam Urbanek, Warsaw University, for his most valuable remarks and suggestions concerning evolutionary problems discussed in the present paper. Thanks are due to A. Matyja, M.Sc., for fruitful discussions of geological aspects.

*Institute of Geology of the Warsaw University*  
02-089 Warszawa, Al. Żwirki i Wigury 93  
November, 1973

---

<sup>6)</sup> The primitive features were primarily limited to the early stages of ontogeny only. Juvenile stages of all Triassic platform conodonts are characterized by the lack of platform. Thus the platform conodonts pass through branched stage during their ontogeny, which may be interpreted as recapitulatory repetition of features of their branched ancestors. The processes of a reappearance in the adult stage of a trait or an organ, earlier subject of reduction in this stages in ancestors, were recognized in the course of evolution of a number of phyla. Like in the case of the conodont-bearing animals, such cases of reversibility at the level of separated organs occur in respect of organs or characters reduced in the adult stage, which anlagen, however, are still preserved in the early stages of ontogeny (comp. Fějervary, 1926; Weidenreich, 1931; Kuźnicki & Urbanek, 1970).



## REFERENCES

- BUDUROV, K. 1972. Evolution der triassischen Plattform-conodonten. — *Bull. Geol. Inst., Ser. Paleont.*, **22**, 65-70, Sofia.
- BEER, G. de. 1958. *Embryos and Ancestors*, 1-197, Oxford.
- FEJÉRVÁRY, G. J. 1926. Über Erscheinungen und Prinzipien der Reversibilität in der Evolution und das DOLLOsche Gesetz. — *Paläont. Zeitschr.*, **7**, 173-181, Berlin.
- KOZUR, H. 1968. Conodonten aus dem Muschelkalk des germanischen Binnenbeckens und ihr stratigraphischer Wert. — *Geologie*, **17**, 8/9, 930-943, 1070-1085, Berlin.
- 1972. Die Conodontengattung *Metapolygnathus* Hayashi 1968 und ihr stratigraphischer Wert. — *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck*, **2**, 11, 1-37, Innsbruck.
- MOSTLER, H. 1971. Probleme der Conodontenforschung in der Trias. — *Ibidem*, **1**, 4, 1-19.
- — 1972. Die Bedeutung der Conodonten für stratigraphische und paläogeographische Untersuchungen in der Trias. — *Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud.*, **21**, 777-810, Innsbruck.
- MOCK, R. 1972. Neue Conodonten aus der Trias der Slowakei und ihre stratigraphische Bedeutung. — *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck*, **2**, 4, 1-20, Innsbruck.
- KRYSTYN, L. 1973. Zur Ammoniten und Conodonten-Stratigraphie der Hallstätter Obertrias (Salzkammergut, Österreich). — *Verh. Geol. B.-A., Jg.*, **1**, 113-153, Wien.
- KUŹNICKI, L. & URBANEK, A. 1970. *Zasady nauki o ewolucji*. **2**, 1-735, Warszawa.
- LINDSTRÖM, M. 1973. On the affinities of conodonts. — *Geol. Soc. Amer., Spec. Pap.*, **141**, 85-102, Boulder.
- 1964. *Conodonts*, 1-196, Amsterdam, London, New York.
- MELTON, W. & SCOTT, H. W. 1973. Conodont-Bearing Animals from the Bear Gulch Limestone, Montana. — *Geol. Soc. Amer., Spec. Paper*, **141**, 31-65, Boulder.
- MOSHER, L. C. 1968a. Triassic conodonts from western North America and Europe and their correlation. — *J. Palaeont.*, **42**, 4, 895-946, Menasha.
- 1968b. Evolution of Triassic platform conodonts. — *Ibidem*, **42**, 947-954.
- 1970. New conodont species as Triassic guide fossils. — *Ibidem*, **44**, 4, 737-742.
- 1973a. Triassic conodonts from British Columbia and The Northern Arctic Islands. — *Geol. Surv. Can.*, **222**, 141-190, Ottawa.
- 1973b. Evolutionary, ecologic, and geographic observations on Conodonts during their decline and extinction. — *Geol. Soc. Amer., Spec. Paper*, **141**, 147-152, Boulder.
- SCHINDEWOLF, O. H. 1950. *Grundfragen der Paläontologie*. 1-506, Stuttgart.
- SCOTT, H. W. 1973. New Conodontochordata from the Bear Gulch Limestone (Naurian, Montana). — *Pub. Mus. — Michigan State Univ., Paleont. Ser.*, **1**, 2, 81-100, East Lansing.
- SIMPSON, G. G. 1953. *The major features of evolution*. 1-434, New York.
- SWEET, W. C., MOSHER, L. C., CLARK, D. L., et al 1971. Conodont biostratigraphy of the Triassic. — *Geol. Soc. Amer. Mem.*, **127**, 441-465, Boulder.
- TRAMMER, J. 1972. Stratigraphical and paleogeographical significance of conodonts

from the Muschelkalk of the Holy Cross Mts. — *Acta Geol. Pol.*, **22**, 2, 219-232, Warszawa.

WEIDENREICH, F. 1931. Über Umkehrbarkeit der Entwicklung. — *Paläont. Zeitschr.*, **13**, 3, 177-186, Berlin.

---

JERZY TRAMMER

## KIERUNKI EWOLUCJI I WYMIERANIE TRIASOWYCH KONODONTÓW

### *Streszczenie*

Konodonty triasu żyjące w Basenie Germańskim wymarły na granicy wapienia muszlowego z kajprem (ladyn, langobard). Natomiast konodonty Tetydy wymarły dopiero u schyłku noryku (sevat). W obu wymienionych przypadkach wymarcie poprzedzają uderzająco podobne zjawiska. W ewolucji szeregów rozwojowych konodontów platformowych wymierających zarówno w Basenie Germańskim jak i w Tetydzie zaobserwować można następujące cechy (Text-fig 1). 1. Ewolucja — w porównaniu do wcześniejszych okresów stagnacji — odbywa się szybko. 2. Zachodzi filogenetyczne zmniejszanie rozmiarów konodontów. 3. Istnieje tendencja do rudymencji platformy aż do zupełnego jej zaniku, co może być traktowane jako tendencja do wtórnego przekształcenia się konodontów platformowych w gałązkowe. 4. Stopniowo zwiększa się długość zębów kariny. 5. Ewolucja zachodzi w drodze fetalizacji. O ile w Basenie Germańskim przed wymarciem rozwijał się tylko jeden szereg konodontów platformowych, to w obrębie Tetydy przed wymarciem trwała ewolucja kilku takich szeregów. W tych ostatnich liniach ewolucja przebiega równolegle. Godny podkreślenia jest przy tym fakt, że najdłużej trwał ten szereg, któremu proces zaniku platformy udało się przeprowadzić do końca. Ewolucja konodontów gałązkowych przebiega w tych okresach na obu omawianych obszarach w zupełnie inny sposób. Jedne taksony gałązkowe trwają przez cały okres poprzedzający wymieranie w postaci niezmienionej. Inne wykazują ewolucję, jest ona jednak bardzo wolna. Trwające wtedy konodonty gałązkowe są formami konserwatywnymi wywodzącymi się z dolnego triasu lub nawet z permu.

Przedstawione powyżej zjawiska zinterpretowane zostały w sposób następujący. Panująca podczas wymierania konodontów zarówno w ladynie Basenu Germańskiego jak i w noryku Tetydy silna oboczna zmienność facjalna obrazująca pow-

szechną w zbiorniku zmianę środowiska doprowadziła prawdopodobnie do zawężenia wszystkich stref przystosowawczych. W tej sytuacji grupa mniej wyspecjalizowana (nosiciele konodontów gałązkowych), a więc posiadająca szerszy zakres przystosowań ma większe szanse przeżycia niż bardziej wyspecjalizowana grupa nosiciele konodontów platformowych. Konodonty gałązkowe właśnie dlatego przez okres poprzedzający wymieranie trwały w niezmienionej postaci lub rozwijały się powoli, że ich norma morfologiczna okazała się korzystna w konkretnych warunkach środowiska. Natomiast norma morfologiczna konodontów platformowych straciła w nowych warunkach znaczenie przystosowawcze. Aby przeżyć grupa ta musiała się zmienić. Warunki środowiska premiowały zaś — w przypadku omawianej grupy — zmianę w kierunku utraty specjalizacji. Jak wspomniano wcześniej ewolucja opisanych szczepów konodontów platformowych przebiegała w drodze fetalizacji. A właśnie neotenia i pokrewna jej fetalizacja są mechanizmami, za pomocą których zachodzi „ucieczka od specjalizacji” (por. de Beer 1958). Wszystkie rozwijające się w noryku Tetydy szczepy platformowe usiłowały „pozbyć się specjalizacji” (tendencja do utraty platformy, dążenie do wtórnego przekształcenia się w konodonty gałązkowe). Fakt, że najdłużej trwał ten szczep platformowy, któremu udało się najpełniej utracić uzyskane poprzednio specjalizacje świadczy o tym, że mechanizm „ucieczki od specjalizacji” był skuteczną reakcją na zmianę warunków środowiska. Omawiany szczep — mimo utraty specjalizacji — trwał jednak krócej niż linie gałązkowe. Najwidoczniej nie udało się mu — pomimo szybkiej ewolucji — dorównać w niewyspecjalizowaniu już pierwotnie niewyspecjalizowanym grupom gałązkowym. Tak więc konodonty gałązkowe trwały dłużej niż wszystkie w ogóle konodonty platformowe, ponieważ nawet najbardziej progresywne szczepy spośród tych ostatnich nie potrafiły dorównać im w niewyspecjalizowaniu (szczególny przypadek przeżycia mniej wyspecjalizowanych). Natomiast najbardziej odspecjalizowany szczep platformowy trwał dłużej niż inne linie platformowe dzięki najpełniejszej utracie specjalizacji (przeżycie w wyniku despecjalizacji).

Okresy względnej stagnacji w rozwoju konodontów platformowych (anizyk Basenu Germańskiego oraz karnik Tetydy) poprzedzające omówione w niniejszej pracy okresy szybkiej ewolucji wiązać można z panującą wtedy stosunkowo dużą jednolitością warunków środowiska.

Powyższa interpretacja jest zgodna z poglądami Simpsona (1953) oraz Kuźnickiego i Urbanka (1970), którzy przypadki wzmoczonego różnicowania szczepu przed wymarciem tłumaczą zmianą warunków środowiska wskutek czego dotychczasowa norma morfologiczna traci swe znaczenie przystosowawcze. Nie znajduje natomiast potwierdzenia hipoteza Schindewolfa (1950), według którego podczas końcowego etapu rozwoju grupy dochodzi do degeneracji grupy i wyradzania ostatnich przedstawicieli szczepu (senilizm szczepowy). Fakt, że w obrębie Tetydy najdłużej trwał ten szczep konodontów platformowych, któremu udało się całkowicie utracić platformę świadczy dobitnie o tym, iż proces rudymentacji platformy nie jest objawem starczej degeneracji grupy, lecz — przeciwnie — ma znaczenie przystosowawcze.

Z uwagi na to, że nie wiadomo nic pewnego o biologii zwierząt konodontonośnych, nie można konkretnie odpowiedzieć na pytanie „co daje” zwierzętom kono-

dontowym utrata platformy czy wydłużanie zębów oraz jakie konkretne wpływy środowiska są odpowiedzialne za sytuację, w której platforma stała się organem przystosowawczo obojętnym lub nawet szkodliwym. Niemniej jednak godnym podkreślenia jest kolejny fakt obrazujący, że ewolucja konodontów podporządkowana jest tym samym prawom co ewolucja innych, dobrze poznanych grup zwierząt.

---

ЕЖИ ТРАММЕР

## НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ И ОТМИРАНИЯ ТРИАСОВЫХ КОНОДОНТОВ

### *Резюме*

Триасовые конодонты, обитавшие в Германском бассейне вымерли на рубеже раковинного известняка и кейпера (ладинский, лангобардский века). Гибель же тетических конодонтов приходится на конец норийского века. В одном и другом случаях гибели конодонтов предшествовали удивительно сходные явления. В эволюции пластинкообразных конодонтов как Германского бассейна, так и Тетиса, перед стадией отмирания наблюдались следующие признаки (Text-fig. 1). 1. Эволюция, в сравнении с более ранними периодами застоя, совершается быстро. 2. Происходит филогенетическое уменьшение размеров конодонтов, 3. Наблюдается процесс рудиментации пластинки (фиг. 1), до полного ее исчезновения, что можно рассматривать в качестве стремления к вторичному превращению пластинкообразных конодонтов в ветвистые, 4. Постепенно удлиняются зубы карины, 5. Эволюция происходит путем фетализации. В германском бассейне перед гибелью существовала лишь одна популяция пластинкообразных конодонтов, в Тетисе же развивалось несколько таких популяций. Эволюция последних совершалась параллельно. Знаменателен факт, что наиболее долго существовала та популяция, у которой процесс рудиментации пластинки был доведен до конца. Эволюция ветвистых конодонтов в это время происходила в указанных бассейнах совершенно другим путем. Одни ветвистые таксоны существовали в неизменном виде в течение всего периода, предшествовавшего отмиранию, другие проявляют эволюцию, однако весьма замедленную. Обитавши в то время ветвистые конодонты представляли консервативные формы, существовавшие с нижнего триаса и даже с перми.

Можно дать следующее объяснение вышеуказанных явлений. В период гибели конодонтов в ладинском веке Германского бассейна и норийском веке Тетиса происходили сильные фациальные колебания, отражающие общее изменение среды в бассейнах, которые очевидно сильно сократили зоны обитания. В такой обстановке менее специализированная группа (носители ветвистых конодонтов), обладающая большей способностью приспособления, имела больше шансов сохранения, чем более специализированная группа носителей пластинкообразных конодонтов. Ветвистые конодонты за весь период, предшествовавший отмиранию, существовали в неизменном виде или изменялись в замедленном темпе потому, что их морфологическая норма соответствовала конкретным условиям данной среды. Морфологическая норма пластинкообразных конодонтов не давала возможности приспособления к новым условиям. Для сохранения эта группа должна была терять специализацию. Как упоминалось, эволюция описанных пластинкообразных конодонтов шла по пути фетализации, а именно неотения и родственная ей фетализация представляют пути, по которым происходит „отход от специализации” (см. Де Беер 1958). Все норийские пластинкообразные группы Тетиса стремились „лишиться специализации” (стремление к потере пластинки и перетворению снова в ветвистые конодонты). Тот факт, что наиболее долго просуществовали пластинкообразные конодонты, которые наиболее последовательно отошли от ранее выработанной специализации, свидетельствует о том, что механизм „отхода от специализации” был действенным процессом приспособления к новым условиям среды. Однако, эта группа, несмотря на потерю специализации, существовала короче чем ветвистые линии. По-вероятности, ей не удалось даже стремительной эволюцией сравниться с первично неспециализированными ветвистыми группами. Таким образом ветвистые конодонты существовали дольше всех пластинкообразных конодонтов, так даже самые прогрессивные группы последних не смогли сравниться с ними в деспециализации (частный случай выживания менее специализированных форм). В то же время, наиболее деспециализированная группа пластинкообразных существовала дольше других линий пластинкообразных благодаря наиболее полной деспециализации.

Периоды относительного застоя в развитии пластинкообразных конодонтов (анизийский век Германского бассейна, карнийский — Тетиса), предшествовавшие рассмотренным здесь периодам быстрой эволюции, можно связывать с большим однообразием условий среды.

Вышеприведенное объяснение согласуется со взглядами Симпсона (1953) и Кузницкого и Урбанека (1970), утверждающими, что усиленная дифференциация группы перед их отмиранием происходит под влиянием изменений условий среды, в которых существующая морфологическая норма теряет свои способности приспособления. Не подтверждается в то же время гипотеза Шиндевольфа (1950), согласно которой в конечную стадию развития группы происходит дегенерация и вырождение последних представителей ряда. Этот факт, что в Тетисе наиболее долго сохранялись пластинкообразные конодонты, которым удалось полностью преобразить пластинку, свидетельствует о том, что процесс рудимен-

тации платформы не является проявлением старческой дегенерации группы, а напротив — обозначает признак приспособления.

В связи с тем, что нет достоверных данных относительно биологии конодонтоносных животных, приходится без ответа оставить вопрос о том, какую роль играет потеря этими животными пластинки или удлинение зубов и какие конкретные условия среды влияют на то, что пластинка становится ненужным органом. Следует, однако, отметить, что эволюция конодонтов подчиняется тем же законам, каким подчиняется эволюция других, хорошо изученных животных.

---