

ПАТОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМЫ ВЕРХНЕДЕВОНСКИХ КОНОДОНТОВ

Бикбаев А.З., Снигирева М.П.

Патологические формы конодонтов – формы, имеющие различные отклонения от нормального строения, обусловленные болезнями – известны давно [Hass, 1941; Lindstrom, 1964; Muller, Nogami, 1971; Ziegler, Lindstrom, 1975]. Детальные гистологические исследования, проведенные этими авторами [особенно К.Мюллер и И.Ногами, 1971], выявили феноменальную способность животных- конодонтоносителей восстанавливать нарушенные и даже частично утраченные вследствие механических повреждений те или иные части твердых тканей различных конодонтовых элементов. Главным доказательством феномена регенерации конодонтов являются различные микроструктурные несогласия в распределении формообразующих ламелл фосфатного состава, фиксирующих последовательность роста твердых тканей. В настоящее время выделяется пять основных типов регенерационных явлений конодонтовых тканей [Weddige, 1990] (рис.1): цементация, реювенация (омоложение), переглазировка (остеклование), компенсация и рост протуберанцев (выростов различной формы, образованных от вторичных центров роста). К. Веддиге первым обратил внимание на важность изучения патологий конодонтов, справедливо заметив: “Филогенетическая таксономия пренебрегает патологическими формами, чтобы сконцентриро-

вать внимание на обильном нормальном состоянии и понять значение популяций.”, указав при этом, что патологии, “...эти свежие следы функций конодонтовой жизни могут пролить свет на все те проблемы, которые не проясняются полностью изучением нормальных образцов [Weddige, 1990]. Анализ около ста экземпляров патологических форм конодонтов из различных разрезов нижнего – среднего девона Германии, Чехии и, в незначительной мере, Новой Зеландии позволил К.Веддиге выделить и систематизировать конодонтовые патологии и предложить функциональную модель органа питания конодонтового животного на примере рода *Polygnathus*, в которой указана пространственная локализация возможных конодонтовых патологий в структуре конодонтового аппарата. Номенклатура патологий, предложенная К.Веддиге, включала 13 латинизированных названий, отражающих специфику конкретных патологий: *Abrasio* (истирание), *Accessio* (дополнение), *Decompositio* (разложение, распад), *Deflectio* (изгиб), *Depressio* (вмятие), *Diminutio* (уменьшение), *Duplicatio* (удвоение), *Fractio* (дробление), *Fusio* (слипание), *Impressio* (сдавливание), *Jugatio* (образование дополнительных орнаментаций около главного зубца на внутренней стороне Pa и Pb-элементов), *Mutilatio* (искажение) и *Occlusio* (смыкание – несоответствие

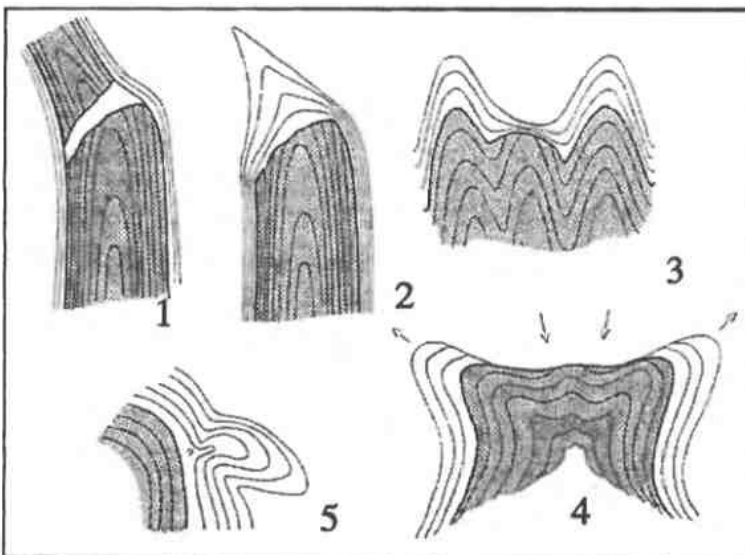


Рис.1. Типы регенерационных явлений у конодонтов (Непрерывными линиями показана ламеллярная структура. Более ранние по образованию структуры показаны штриховкой) (по Weddige, 1990).

1 – Цементация; 2 – Реювенация; 3 – Переглазировка; 4 – Компенсация; 5 – Рост протуберанцев.

зон смыкания у парных Ра-элементов). Эти патологии, за исключением Abrasio, были выделены в 3 генетические группы: аксидентные (травматические) – Deflectio, Fractio, Diminutio, Duplicatio, Impressio; рудиментарные (остаточные) – Accessio, Jugatio, и дегенеративные – Fusio, Depressio, Occlusio, Mutilatio, Decompositio.

Данная статья основана на фактическом материале, полученном в процессе изучения разрезов верхнедевонских отложений по Международному проекту РФФИ-ННИО “Палеонтология, седиментология и стратиграфическая корреляция девонских отложений Урала” в 1998-2000гг. Из-за обилия фактического материала, который пока еще находится в стадии обработки и требует ультратонких гистологических исследований с применением как световой, так и электронной микроскопии, статья носит предварительный характер. Однако, уже имеющиеся результаты, полученные с помощью только световой микроскопии, позволяют сделать определенные выводы и наметить перспективы исследований в этом направлении.

Коллекции конодонтов, содержащие патологические экземпляры, были получены при обработке проб в основном из трех разрезов верхнедевонских отложений западного склона Среднего Урала: “Кривой рог” (р.Вильва близ города Гремячинска) в интервале конодонтовых зон *Upper falsiovalis – linguiformis*; “Баронская” и “Сулем” (бассейн р.Чусовая) в интервале конодонтовых зон *Upper falsiovalis – crepida*. Все три разреза различаются по своей лито-фациальной характеристике, мощности отложений и степени нарушенности последовательности, по содержанию конодонтов и степени их сохранности. Разрезы “Баронская” и “Сулем”, представленные, в основном, отложениями, соответственно, депрессионного и переходного типов, характеризуются карбонатными турбидитами и повышенными мощностями, осложнены тектоническими и подводно-оползновыми нарушениями, характеризуются нестабильными содержаниями конодонтов (от нескольких десятков до двух тысяч экземпляров на килограмм породы) с различной степенью сохранности, черного цвета (индекс окраски ИОК = 5). Разрез “Кривой рог”, в отличие от разрезов “Баронская” и “Сулем”, представлен менее глубоководными, преимущественно карбонатными отложениями, до уровня конодонтовой подзоны нижняя *rhenana* - с богатой бен-

тосной и пелагической фауной, выше – доломитизированными известняками с маломощной пачкой относительно глубоководных доломитовых ламинитов в нижней части подзоны верхняя *rhenana*. Разрез в изученном интервале практически ненарушен, общая мощность интервала не превышает двадцати метров. До уровня подзоны нижняя *rhenana* содержания конодонтов в пробах колеблются от нескольких сотен до двух тысяч экземпляров на килограмм, конодонты имеют хорошую сохранность, часто прозрачные и полупрозрачные, преимущественно медово-желтого цвета (ИОК=1-1,5). Вверх по разрезу содержания конодонтов сокращаются, а их сохранность ухудшается за счет тонких кремнистых пленок и сетчатых выделений, покрывающих поверхность конодонтов. В биофациальном отношении разрез характеризуется последовательным изменением вверх по разрезу от анцироделлид-мезотаксисовой до полигнатид-пальматолеписовой биофаций с подчиненным значением икриодид и анцирогнатид. Высокие содержания конодонтов и их хорошая сохранность предопределили высокую детальность опробования. Так, в нижней части изученного интервала общей мощностью около 8м нами было отобрано более 50 проб. Это позволило выявить в нижней части подзоны нижняя *rhenana*, возможно уникальный по своему значению, горизонт с повышенным содержанием патологических форм конодонтов, о чем будет сказано ниже.

Патологические формы конодонтов разреза “Кривой рог” распространены по всему интервалу более-менее равномерно. В перерасчете на тысячу конодонтов содержание патологических форм в пробах на этом этапе изученности колеблется от 4 до 40 экземпляров, что, в целом, несмотря на различие фациальных характеристик отложений, согласуется с данными по мелководным франским отложениям Главного Девонского Поля Русской платформы, где содержания конодонтовых элементов со следами регенерации изменяются от 0,1% до 7%, составляя в среднем 2% [Журавлев, 2002]. Патологиями характеризуются различные виды как рамиформных, так и пектиниформных конодонтов примерно в равных соотношениях, с небольшим доминированием тех или других в конкретных пробах. Основные стратиграфические уровни с несколько повышенным содержанием патологических форм в разрезе “Кривой рог” соответствуют верхней части подзоны

Uppri falsiovalis нижней части зоны *transitans*, нижней подзоны *rhonana* и нижней части верхней подзоны *rhonana*. В изученном интервале установлены патологии: Abrasio, Accessio, Decompositio, Deflectio, Diminutio, Duplicatio, Fractio, Fusio и два новых вида патологий, которые мы именуем, – Deformatio и Transpositio.

Патологические формы конодонтов разрезов “Баронская” и “Сулем” представлены значительно меньшим количеством экземпляров, чем разрез “Кривой рог”. Даже в выборках в 2500 конодонтов количество патологических форм не превышает 10 экземпляров. Это связано, вероятно, с недостаточной детальностью опробования и худшей сохранностью конодонтов в целом. Тем не менее стратиграфические уровни патологий, выявленные в этих разрезах, приблизительно совпадают с таковыми в разрезе “Кривой рог” и относятся к подзонам нижняя и верхняя *rhonana*, что дает надежду при детализации исследований синхронизировать все три разреза по критерию патологической изменчивости. Список патологий из этих разрезов включает патологии Accessio, Deflectio, Diminutio, Duplicatio, Deformatio. Кроме того в разрезе “Баронская” из нижнефаменского интервала получены два новых типа патологий – Perforatio и Teratio. Таким образом общий список патологий из трех разрезов включает патологии: Abrasio, Accessio, Decompositio, Deflectio, Diminutio, Duplicatio, Fractio, Fusio и четыре новых вида патологий – Deformatio, Transpositio, Perforatio и Teratio. Ниже приводится краткое описание указанных патологий.

Патология Abrasio. Выделена К. Веддиге для *Pa*-элементов *Polygnathus linguiformis* *Hinde* из отложений зоны *partitus* формации Лаух (нижний эйфель). Диагностический признак: механическое сглаживание карины и боковых ребер в медианной части платформы. В нашей коллекции этот диагностический признак зафиксирован у наиболее поздних представителей вида *Palmatolepis semichatovae* *Ovnatanova* 1976. Данный вид, характеризующийся субтреугольной широко-округлой, скульптурированной мелкими бугорками платформой, резко выраженной боковой лопастью, сигмоидальным гребнем и незначительным превышением внешней стороны платформы над внутренней, обнаруживает в районе невыраженного главного зубца и на внешней стороне платформы у многих, преимущественно зрелых, экземпляров отчетливую сглаженную область с

реликтами скульптуры в ее краевых частях (табл., фиг. 1-4) Материал: 90 экземпляров. *Примечание:* Материал получен из двух смежных слоев из отложений подзоны нижняя *rhonana*. Верхний слой при выборке 4500 конодонтов содержит 700 экземпляров вида *Palmatolepis semichatovae*, из которых 83 образца характеризуются патологией Abrasio при общем количестве патологических форм 176 экземпляров. При общем содержании патологических форм около 4%, содержание патологии Abrasio для вида *Palmatolepis semichatovae* составляет около 12%. В вышележащих слоях этот вид отсутствует. По данным [Ziegler, Sandberg, 1990] филогенетически вид *Palmatolepis semichatovae* является тупиковой ветвью, произошедшей от вида *Palmatolepis rhonana brevis* Ziegler et Sandberg 1990 и исчезающей в середине подзоны нижняя *rhonana*. Возможно, вышеуказанный факт резкого увеличения патологических форм одного вида перед его исчезновением документирует событие вымирания.

Патология Accessio. Характеризуется появлением дополнительных скульптурных элементов (добавочных знаков - по К. Веддиге) на внешних флангах *Pa* и *Pb*-элементов, обычно в области сочленения свободного листа и платформ. В основе этой патологии лежит такое явление как вырост протуберанцев (см. выше, рис. 1-5). В нашей коллекции редкая патология. Материал: 7 экземпляров *Pa* и *Pb*-элементов родов *Mesotaxis*, *Palmatolepis*, *Polygnathus*.

Патология Decompositio. Характеризуется распадом и превращением поверхностных скульптурных элементов платформы в иглоподобные, или тонкие разветвленные, напоминающие бахрому, структуры у *Pa* и *Pb*-элементов *Skeletognathus norissi* [Uyeno, 1967] из пограничных средне-верхнедевонских отложений, у фаменских *Pseudopolygnathus accicularis*, *Mehlina strigosus* [Branson, Mehl, 1934] и некоторых рамиформных элементов родов *Ancyrognathus* или *Scaphignathus*. В нашей коллекции эта патология представлена двумя ювенильными *Pa* и *Pb*-элементами *Polygnathus* sp. с уровня близкого к основанию зоны *transitans*, характеризующимися иглоподобными структурами утолщенного свободного листа близ его сочленения с платформой у *Pa*-элемента (табл., фиг. 6) и аналогичными структурами платформенной части над базальной полостью у *Pb*-элемента

Патология Deflectio. Характеризуется

сигмоидальным отклонением стержневидных S-элементов, или Pa-элементов, или изгибом, иногда почти по радиусу, отдельных зубцов. На таблице, фиг.9 показан сигмоидально изогнутый S-элемент с дополнительной патологией Duplicatio на конце. Образец происходит из отложений подзоны нижняя *rhenana* разреза “Кривой рог”. Материал: 12 экземпляров различных форм проявления патологии.

Патология Diminutio. Характеризуется уменьшением размера зубцов, регенерируемых после обламывания у различных элементов. Наблюдаются случаи многократной регенерации обломанных зубцов, при которой каждый восстановленный зубец имеет меньший диаметр, чем предыдущий (табл., фиг.10). Образец фиг.10 происходит из отложений подзоны нижняя *rhenana* разреза “Кривой рог”. В редких случаях наблюдается регенерация двух зубцов меньшего диаметра на месте одного сломанного, что сближает такие случаи патологии Diminutio с патологией Duplicatio. Материал: 77 экземпляров.

Патология Duplicatio. Характеризуется удвоением морфологических признаков при регенерации механически расщепленных на ранних стадиях онтогенеза чаще всего концевых частей различных конодонтовых элементов – Pa-элементов полигнатид (табл., фиг. 7), пальматолепид (табл., фиг. 8), реже рамиформных S-элементов (табл., фиг. 9) и Pb-элементов. Образец фиг. 7 происходит из отложений основания зоны *transitans* разреза “Кривой рог”. Образец фиг.8 происходит из отложений подзоны нижняя *rhenana* разреза “Сулем”. Образец фиг. 8 происходит из отложений подзоны нижняя *rhenana* разреза “Кривой рог”. Материал: 14 экземпляров.

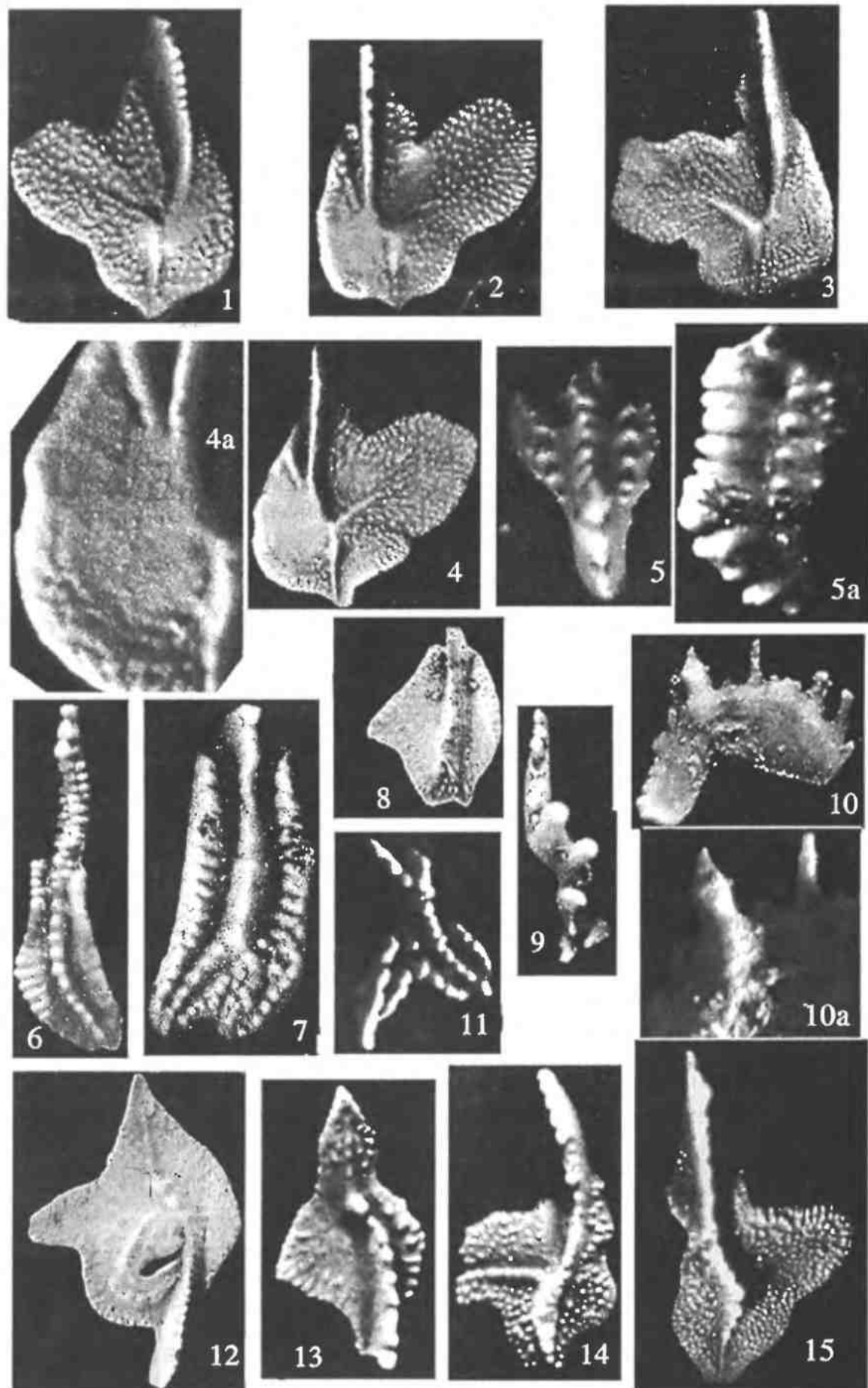
Патология Fractio. Характеризуется прижизненным дроблением, вплоть до образования коленообразных изломов, различных частей различных рамиформных элементов, реже Pb-элементов с последующей цементацией трещин и изломов. Особенно четко такие патологии диагностируются на прозрачных и полупрозрачных образцах. Иногда у некоторых экземпляров различных Pa-элементов хорошей сохранности наблюдаются тонкие внутренние трещины, не проявленные на стекловатой поверхности конодонтов, что, возможно, служит доказательством их прижизненного образования. Материал: 19 экземпляров.

Патология Fusio. Характеризуется одно-

временным остеклованием нескольких (обычно двух – трех) рядом стоящих обломанных зубцов у Pb-элементов. При этом вновь образованный элемент выглядит как один зубец. Также, как и при патологии Fractio, такие экземпляры хорошо диагностируются в прозрачных и полупрозрачных образцах. Материал: 7 экземпляров.

Патология Deformatio. Данная патология выделяется впервые. Derivatio nominis: от латинского deformatio – искажение. Диагноз: под этим названием выделяются патологические формы конодонтовых Pa – элементов рода *Palmatolepis*, характеризующиеся различными прижизненными искажениями общего облика платформы независимо от их этиологии. Не исключено, что данной патологией могут быть охарактеризованы конодонты других родов, обладающие уплощенной листовидной платформой (роды *Klapperina* и *Mesotaxis*). Примеры этой патологии приведены в таблице - фиг. 3, фиг. 13, фиг. 14, фиг. 15. Из них, образцы указанные на фиг. 3 и фиг. 15 происходят из отложений подзоны нижняя *rhenana*, а образец фиг. 14 – из отложений подзоны верхняя *rhenana* разреза “Кривой рог”. Образец фиг. 13 происходит из нижефаменских отложений подзоны нижняя *triangularis* разреза “Баронская”. Материал: 14 экземпляров. Замечание: Предлагаемое название синонимично названию Mutilatio (искажение), установленному К.Веддиге для специфичной и, по-видимому, редкой патологии Pa – элементов *Polygnathus linguiformis alveolus*, характеризующихся дегенеративным искажением заднего конца платформы. Поскольку в нашей коллекции патологией охарактеризованы конодонты различных видов рода *Palmatolepis*, а форма ее проявления является более общей, чем форма проявления патологии Mutilatio, следует считать предлагаемое название валидным.

Патология Transpositio. Данная патология выделяется впервые. Derivatio nominis: от позднелатинского transpositio – перестановка. Диагноз: под этим названием выделяется патологическая форма, представленная единственным уникальным экземпляром *Ancyrodella sp.*, который характеризуется отломанным практически от основания свободным листом с неотчетливыми признаками регенерации на месте отлома, утолщенной платформой с мощным, несколько удлиненным задним концом, на котором резко выделяются высокие уплощенные зубцы, по высоте и морфологии сходные с очер-



- Фиг.1 – 4 Патология Abrasio. Фиг.1 – 4 - увеличение 40, фиг. 4а – увеличение 120.
 Фиг.5 Патология Transpositio. Фиг.5 - увеличение 50, фиг.5а – увеличение около 55.
 Фиг.6 Патология Decompositio. Увеличение 100.
 Фиг.7 – 9 Патология Duplicatio. Фиг.7 – увеличение 60, фиг.8 – увеличение 30, фиг.8 – увеличение 80.
 Фиг.10 Патология Diminutio. Фиг.10 - увеличение 60, фиг.10а – увеличение 100.
 Фиг.11 Патология Teratio. Увеличение 100.
 Фиг.12 Патология Perforatio. Увеличение 40.
 Фиг.13 – 15, 3 Патология Deformatio. Фиг.13 – увеличение 60, фиг.14, 15, 3 – увеличение 40.

таниями свободного листа (табл., фиг. 5). Эта особенность строения, отсутствующая у нормальных экземпляров анцироделл, позволяет сделать предположение, что после потери свободного листа его функции были переадресованы вновь сформированным зубцам на противоположном конце платформы. Данный образец происходит из отложений основания зоны *transitans* разреза “Кривой рог”.

Патология Perforatio. Данная патология выделяется впервые. Derivatio nominis: от латинского perforare – пробуривать. Диагноз: под этим названием выделяется патологическая форма, представленная единственным уникальным экземпляром *Palmatolepis triangularis* – *Palmatolepis perlobata* (переходный морфотип), который характеризуется наличием на верхней половине внутренней стороны платформы остаточного после залечивания щелеобразного отверстия размером 0,2 x 0,03 мм, примыкающего к каринальному гребню под углом 45 градусов и оконтуренного слабобугорчатым парпетом шириной 0,1-0,15 мм (табл., фиг. 12). Данный образец происходит из нижнефаменских отложений зоны средняя *triangularis* разреза “Баронская”.

Патология Teratio. Данная патология выделяется впервые. Derivatio nominis: от греческого teras – урод, чудовище. Диагноз: под этим названием выделяется патологическая форма, представленная единственным уникальным ювенильным экземпляром, представляющим конодонтовую тератоморфу, образованную срастанием по типу сиамских близнецов двух полигнатусовых платформ, обладающих общим свободным листом, раздвоенным в передней части (табл., фиг. 11). Данный образец происходит из нижнефаменских отложений подзоны нижняя *triangularis* разреза “Баронская”.

Таким образом, анализ изложенного ма-

териала показывает, что изучение патологий конодонтов заостряет внимание кондонтологов на целом ряде специфических проблем экологического, функционального, морфоструктурного, систематического, биофациального и стратиграфического направлений: образ жизни и питания – наличие однотипных по своему характеру патологий у различных родов конодонтов свидетельствует об общности условий и характера их питания, в то же время модели биофациальных зональностей предполагают подразделение образа жизни и, соответственно, питания для различных родов. Характер питания и органы питания – наличие патологии Abrasio и патологий травматического характера свидетельствует об открытости твердых элементов органа питания по отношению к пище и внешней среде, тогда как микроретикуляционные структуры на поверхности конодонтовых элементов говорят о противоположном – о их закрытости мягкими тканями секретирующего эпителия; характер микроскульптуры и систематика – использование микроскульптуры в качестве видообразующего признака приводит иногда к выделению новых видов с большим стратиграфическим весом, в то время как патологические формы свидетельствуют в пользу зависимости микроскульптуры от внешних условий. Это далеко не полный перечень специфических “конодонтовых” проблем. Но, учитывая “стратиграфическую” специфику конодонтов, встает другая проблема, решение которой может способствовать целям и задачам стратиграфической и геологической корреляции, а именно – существуют ли уровни с высокой “патологичностью” конодонтов? Представленные здесь предварительные результаты предполагают скорее положительный, чем отрицательный ответ на этот вопрос.

Список литературы

Журавлев А В. Гистология и микроскульптура позднепалеозойских конодонтовых элементов // С.-Пб.: НПФ «Геосервис Плюс», 2002. 83 с.

Hass, W.H. Morphology of conodonts // Journal of Paleontology, Tulsa /Okla, 1941. V.15 (1). P. 71-81.

Lindström, M. Conodonts // Amsterdam, London, New York (Elsevier), 1964. 196 pp.

Möller, K. J. & Nogami, Y. Über den Feinbau der Conodonten // Mem. Fac. Sci., Kyoto Univ. Ser. Geol. Miner. Kyoto, 1971. V. 38. P. 1-87.

Weddige, K. Pathological Conodonts // Courier Forschungsinstitut Senckenberg. Frankfurt a.M., 1990. № 118. P. 563-589.

Ziegler, W. & Lindström, M. Fortschrittsbericht Conodonten // Paläont. Z. Stuttgart, 1975. № 49. P. 565-598.

Ziegler, W. & Sandberg, C A. The Late devonian Standard Conodont Zonation // Courier Forschungsinstitut Senckenberg. Frankfurt a. M., 1990. № 121. 115 p.