

**ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПЛАТФОРМЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ  
*PALMATOLEPIS PROVERSA* ZIEGLER, 1958 (CONODONTA)  
ИЗ ФРАНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ Р. КОЖЫМ (ПРИПОЛЯРНЫЙ УРАЛ)**

© 2014 г. М. А. Матвеева, А. В. Журавлев

Институт геологии Коми НЦ УрО РАН  
167982, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, 54  
E-mail: [matatveeva@geo.komisc.ru](mailto:matatveeva@geo.komisc.ru)

Поляргео  
199106, г. Санкт-Петербург, 24-Линия, 7-9  
E-mail: [micropalaeontology@gmail.com](mailto:micropalaeontology@gmail.com)

Поступила в редакцию 21.03.2014 г.

Рассмотрена обусловленная онтогенезом внутривидовая изменчивость платформенных элементов *Palmatolepis proversa* Ziegler, 1958 на основе морфологических и биометрических данных. Выполнено сравнение морфологических особенностей правых и левых элементов *Palmatolepis proversa*.

Ключевые слова: франский ярус, конодонты, *Pa* элемент, онтогенез.

## ВВЕДЕНИЕ

Конодонты вида *Palmatolepis proversa* Ziegler играют важную роль в биостратиграфии франского яруса. Их первое появление служит одним из маркеров подошвы доманикового горизонта Западного склона Урала (зона *punctata* стандартной конодонтовой шкалы) [3]. Изучение морфологических особенностей и внутривидовой изменчивости конодонтовых элементов этого вида имеет практическое значение для повышения достоверности био-стратиграфических построений.

Цель данной работы состоит в описании внутривидовой изменчивости платформенных элементов *Pa. proversa*, обусловленной онтогенезом.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом послужила коллекция конодонтов, собранная в разрезе средней части доманикового горизонта (подзона нижняя *hassi*) на р. Кожым [1]. В коллекции присутствуют как правые, так и левые *Pa* элементы *Pa. proversa*, по которым удалось построить онтогенетические ряды. При этом под “онтогенезом” понимается изменение конодонтового элемента в процессе индивидуального развития конодонтоносителя. Большое количество экземпляров *Pa. proversa* хорошей сохранности, представленное в образце Кж107а/23 [1], позволило различить элементы, которые отвечают ранним, средним и поздним стадиям онтогенеза. Построенные онтогенетические ряды для правых и левых элементов определили характер появления видовых признаков и их становление.

Ранее установлено, что размер элемента напрямую зависит от количества пакетов ламелл (и собственно ламелл) [2] и пропорционален индивидуальному возрасту. Таким образом, размер элемента (общая длина и длина заднего отростка) может использоваться в качестве индекса “индивидуального возраста”.

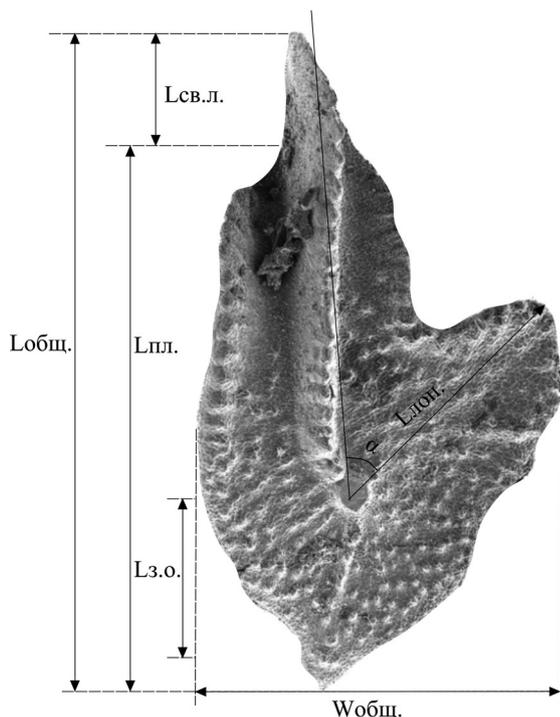
В настоящей работе был исследован онтогенез с помощью биометрических и морфологических методов. Для сравнения были привлечены и правые и левые элементы. Были измерены биометрические параметры *Pa*-элемента *Pa. proversa*, характеризующие основные особенности строения элементов (рис. 1, табл. 1, 2). Всего было измерено 10 правых и 6 левых элементов хорошей сохранности. Для выделения онтогенетических стадий учитывались и морфологические признаки. У рассматриваемого вида морфологические особенности платформы появляются постепенно в течение онтогенеза. На ранних стадиях характерная для вида форма и рельеф платформы выражены слабо (табл. II, фиг. 1). Остальные признаки появляются на средних стадиях. Так, для правых элементов были выделены 2 стадии онтогенеза – средняя (табл. I, фиг. 1–5, причем 1 – менее развитой средней стадии) и поздняя (табл. I, фиг. 6–10). Для левых элементов были установлены 3 стадии онтогенеза – ранняя (табл. II, фиг. 1 – более развитой ранней стадии), средняя (табл. II, фиг. 2–3) и поздняя (табл. II, фиг. 4–6).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате замеров угла между свободным листом и боковой лопастью для всех форм ви-

**Таблица 1.** Измеренные параметры у правых элементов *Palmatolepis proversa* Ziegler  
**Plate 1.** The measurements of dextral elements of *Palmatolepis proversa* Ziegler

№ конодонта на фототаблице I	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Лобщ., мм	0.63	0.76	0.76	0.77	0.85	1.20	1.30	1.35	1.37	1.52
Wобщ., мм	0.35	0.35	0.44	0.44	0.50	0.76	0.85	0.73	0.80	0.87
Ллоп., мм	0.26	0.33	0.33	0.35	0.35	0.55	0.63	0.60	0.60	0.66
Лсв.л., мм	0.10	0.13	0.08	0.10	0.12	0.10	0.12	0.12	0.15	0.12
Лпл., мм	0.53	0.63	0.68	0.67	0.73	1.10	1.18	1.22	1.22	1.40
Лз.о., мм	0.17	0.23	0.21	0.21	0.25	0.32	0.41	0.44	0.40	0.43
$\alpha$ (св.л.–главный зубец.)	52	54	52	53	59	53	48	45	49	49



**Рис. 1.** Измерения Pa-элемента *Palmatolepis proversa* Ziegler.

Лобщ. – общая длина элемента, Лсв.л. – длина свободного листа, Лпл. – длина платформы, Ллоп. – длина лопасти, Лз.о. – длина заднего отростка, Wобщ. – ширина платформы,  $\alpha$  – угол между свободным листом и боковой лопастью.

**Fig. 1.** Measurements of Pa-element of *Palmatolepis proversa* Ziegler.

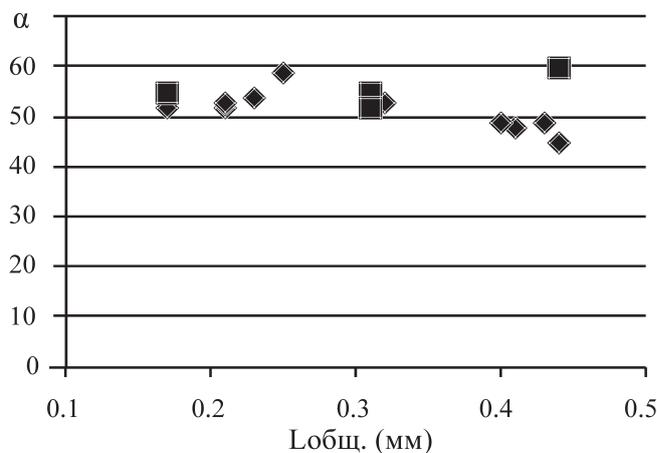
Лобщ. (L) – length of element, Лсв.л. (Lfb) – length of free blade, Лпл. (Lpl) – platform length, Ллоп. (Ll) – lobe length, Лз.о. (Lpr) – length of posterior process, Wобщ. (Wpl) – platform width.  $\alpha$  – angle between free blade and lateral lobe.

да *Pa. proversa* было установлено, что боковая лопасть и осевой гребень образуют острый угол, равный у правых элементов 49–59°, а у левых – 52–60° (рис. 2). Как видно из графика, угол достаточно стабилен в онтогенезе и практически не зависит от размеров конодонтового элемента, как на ранних,

**Таблица 2.** Измеренные параметры у левых элементов *Palmatolepis proversa* Ziegler

**Plate 2.** The measurements of sinistral elements of *Palmatolepis proversa* Ziegler

№ конодонта на фототаблице II	1	2	3	4	5	6
Лобщ., мм	0.56	–	–	1.01	1.05	1.50
Wобщ., мм	0.32	0.35	0.35	0.57	0.57	1.00
Ллоп., мм	0.23	0.32	0.33	0.42	0.45	0.72
Лсв.л., мм	0.05	–	0.15	0.15	0.17	0.25
Лпл., мм	0.52	0.53	–	0.86	0.88	1.25
Лз.о., мм	0.17	–	–	0.31	0.31	0.44
$\alpha$ (св.л.–главный зубец.)	55	–	–	55	52	60



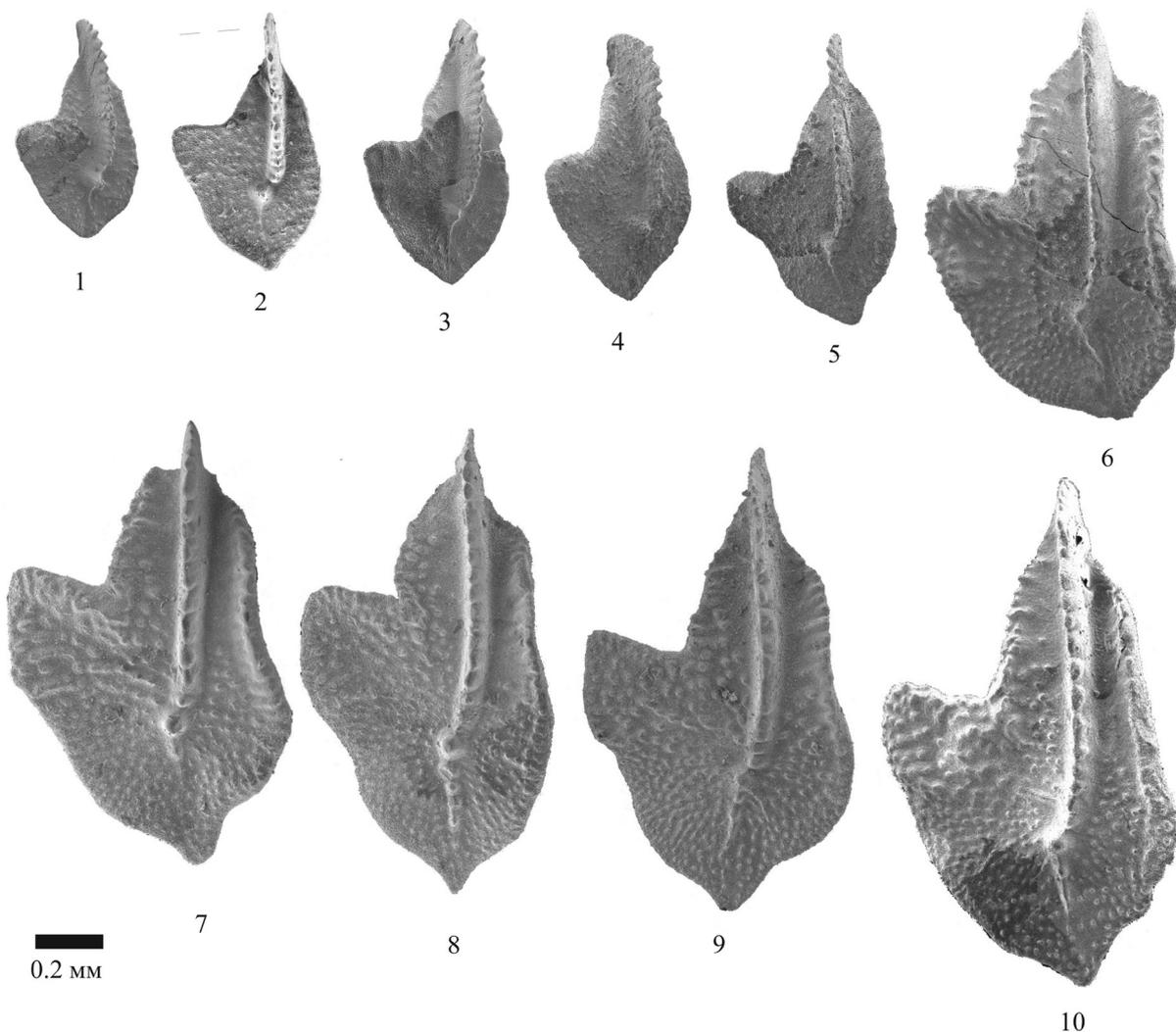
◆ правые элементы      ■ левые элементы

**Рис. 2.** График зависимости Лобщ. от  $\alpha$  для левых и правых элементов *Palmatolepis proversa* Ziegler.

**Fig. 2.** Plot of dependence L on  $\alpha$  (fb–casp-l) of sinistral and dextral elements of *Palmatolepis proversa* Ziegler.

так и на поздних стадиях. Таким образом, этот признак может успешно применяться при диагностике всех возрастных стадий, включая и “ювенильные”.

Темпы роста *Pa. proversa* можно оценить по ширине и длине конодонтового элемента. Правые формы характеризуются большим (более бы-



**Таблица I.** Местонахождение экземпляров, показанных на таблицах I, II – Приполярный Урал, р. Кожым, обн. 107а, обр. Кж107а/23; верхний девон, франский ярус, мендымский горизонт, зона early rhenana.

Фиг. 1–10. Онтогенетический ряд правых элементов *Palmatolepis proversa* Ziegler: 1 – № 492/3-16, 2 – № 492/2-23, 3 – № 492/3-20, 4 – № 492/3-19, 5 – № 492/3-18, 6 – № 492/3-15, 7 – № 492/2-23, 8 – № 492/2-15, 9 – № 492/2-16, 10 – № 492/3-14.

**Plate I.** The exemplars shown on the plates I, II are came from Subpolar Urals, the Kozhym River, outcrop 107a, sample Кж107а/23; the Upper Devonian, Frasnian Stage, Mendym horizon, Early rhenana Zone.

Figs. 1–10. Ontogenetic succession of the dextral elements of *Palmatolepis proversa* Ziegler: 1 – № 492/3-16, 2 – № 492/2-23, 3 – № 492/3-20, 4 – № 492/3-19, 5 – № 492/3-18, 6 – № 492/3-15, 7 – № 492/2-23, 8 – № 492/2-15, 9 – № 492/2-16, 10 – № 492/3-14.

стрым) увеличением длины элемента по отношению к ширине, что ведет к изменению пропорций платформы в онтогенезе: платформа становится относительно уже (рис. 3). По левым элементам данных недостаточно, однако имеющиеся хорошо укладываются в зависимость, установленную по правым. Характер зависимостей ширины платформы и длины лопасти от длины элемента позволяет предположить, что у элементов длиной менее 0.1 мм платформа отсутствовала, а лопасть появлялась одновременно с появлением платформы (рис. 3, 4).

У *Pa. proversa* (табл. I, II) на ранней стадии развития отчетливо выделяется лопасть с узким передним синусом. Поверхность платформы мелко скульптурированная или не имеет бугорковой скульптуры. У всех форм средней стадии по краю платформы расположены многочисленные бугорки. Примечательно, что для левых форм характерно более грубое скульптурирование платформы на средних стадиях, чем у правых. У старческих форм увеличивается число бугорков по краям платформы, где они сливаются и образуют длинные ребра, почти достигающие главного зубца. *Pa. proversa*, изображенный на табл. I (фиг. 5),

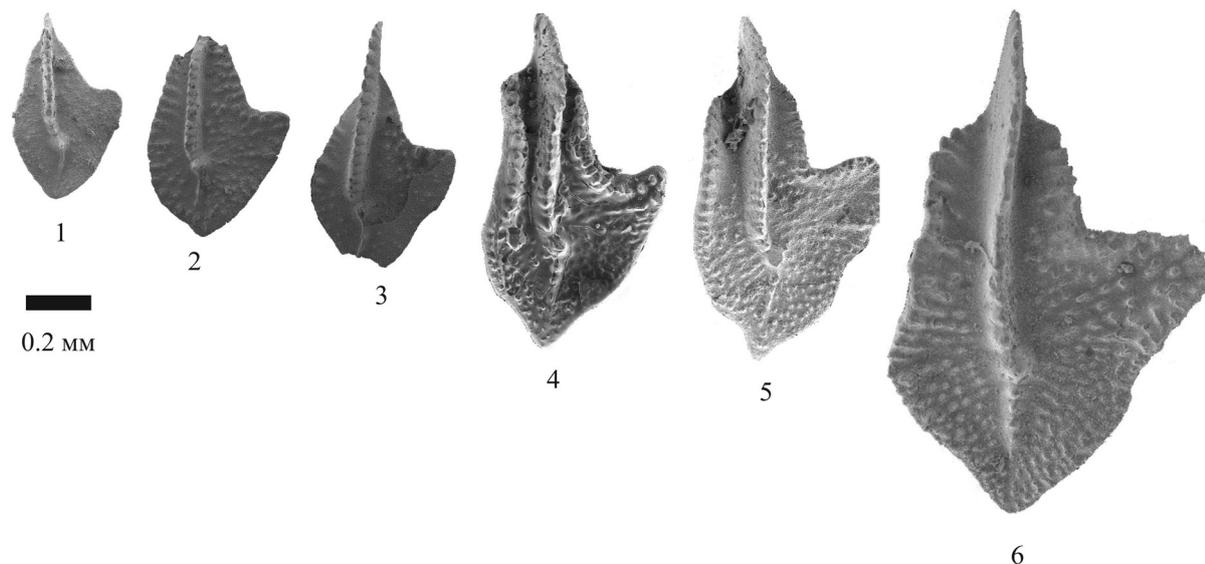


Таблица II.

Фиг. 1–6. Онтогенетический ряд левых элементов *Palmatolepis proversa* Ziegler: 1 – № 492/3-17, 2 – № 492/3-24, 3 – № 492/3-25, 4 – № 492/2-5, 5 – № 492/2-6, 6 – № 492/2-13.

## Plate II.

Figs. 1–6. Ontogenetic succession of the sinistral elements of *Palmatolepis proversa* Ziegler: 1 – № 492/3-17, 2 – № 492/3-24, 3 – № 492/3-25, 4 – № 492/2-5, 5 – № 492/2-6, 6 – № 492/2-13.

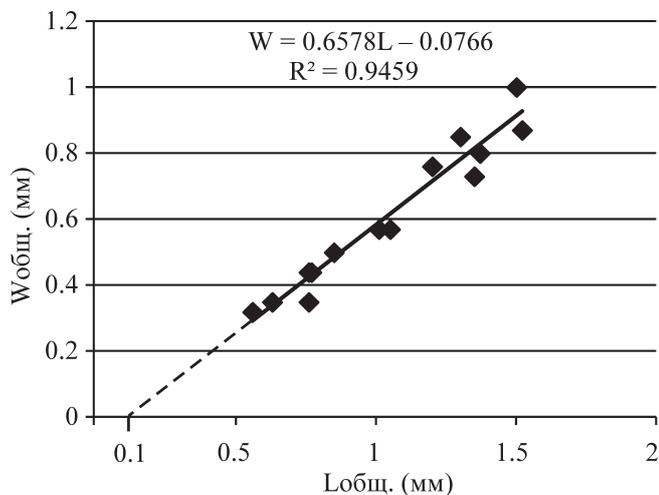


Рис. 3. График зависимости Лобщ. от Wобщ. у *Palmatolepis proversa* Ziegler

Fig. 3. Plot of dependence L on Wpl of *Palmatolepis proversa* Ziegler.

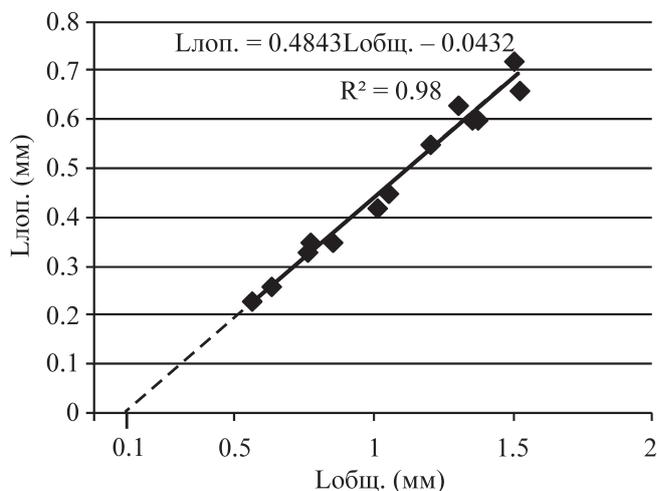


Рис. 4. График зависимости Лобщ. от Ллоп. у *Palmatolepis proversa* Ziegler.

Fig. 4. Plot of dependence L on Ll of *Palmatolepis proversa* Ziegler.

возможно, патологически измененный, за счет неправильной формы. Как оказалось, большая часть экземпляров *Pa. proversa* в обр. Кж107а/23, относятся к средней и поздней стадиям онтогенеза. У них у всех четко проявляется сходство в строении лопасти, карины, хорошо видны постепенные изменения скульптуры на поверхности.

### *Palmatolepis proversa* Ziegler, 1958

Табл. I, фиг. 1–10; табл. II, фиг. 1–6  
*Palmatolepis proversa*: Ziegler, 1958, с. 62–63, табл. 3, фиг. 11, 12; Klaper, Ziegler, 1973, с. 289, табл. – *Palmatolepis* 2, фиг. 5 (переиллюстрация голо- типа); Ziegler, Sandberg, 1990, с. 46, табл. 4, фиг. 1–2,

5–7; Ovnatanova, Kononova, 2008, с. 1099, табл. 10, фиг. 1–8, фиг. 1 (переиллюстрация голотипа).

Описание. Платформа *Pa* элемента неправильно-треугольная, с заостренной, направленной вперед крупной лопастью. Лопасть оконтурена глубоким, обычно узким передним синусом, причленяется к осевому гребню под углом 48–60°. Задний конец платформы слабо заостренный, опущен вниз. Боковые края платформы в передней части приподняты в виде ростра. Осевой гребень немного сигмоидально изогнут, не доходит до конца платформы. Задний гребень состоит из 2–7 бугорков. Свободный лист составляет 1/7–1/6 длины осевого гребня. Поверхность платформы равномерно покрыта бугорками, более крупными у форм поздних стадий онтогенеза. В передней части по краям платформы бугорки сливаются, образуя длинные ребрышки.

Возрастная изменчивость. Изменчивость выражается в степени выраженности скульптуры на платформе: для левых форм средней стадии свойственна более грубая орнаментированная поверхность и отчетливо выраженные краевые ребрышки.

Материал. Более чем 100 экземпляров.

Местонахождение. Приполярный Урал, р. Кожым, обн. 107а, обр. 24, 23а, 23, 22.18; франский ярус, зоны Late hassi-Early rhenena.

#### ВЫВОДЫ

Таким образом, установлено, что угол между свободным листом и боковой лопастью в онтоге-

незе *Palmatolepis proversa* Ziegler стабилен и не зависит от размеров элемента. Поэтому этот признак может успешно применяться при диагностике всех возрастных стадий, особенно “ювенильных”.

Из зависимости ширины платформы и длины лопасти от длины элемента мы можем предположить, что конодонты вида *Palmatolepis proversa* Ziegler не имели платформы при длине элемента меньше 0.1 мм. Вероятно также, что боковая лопасть появлялась одновременно с появлением платформы.

Из сравнения морфологических особенностей можно сказать, что левые *Pa* элементы имеют более скульптурированную поверхность, чем правые, уже на ранних стадиях.

*Работа выполнена при поддержке молодежной программы Президиума УрО РАН № 14-5-НП-37.*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Матвеева М.А.* Конодонтовая характеристика франских отложений разреза р. Кожым (Приполярный Урал) // Вестник ИГ Коми НЦ УрО РАН. 2013. № 7. С. 17–22.
2. *Zhuravlev A.V.* Ontogeny and trophic types of some Tournaisian Polygnathacea (Conodonta) // Courier Forsch. Institut Senckenberg 1995. 182. P. 307–321.
3. *Ziegler W., Sandberg C.A.* The Late Devonian standard conodont zonation // Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 1990. 121. 115 p.

*Рецензент В.В. Черных*

### The ontogenetic changes of platform elements of the *Palmatolepis proversa* Ziegler, 1958 (Conodonta) from the Frasnian deposits of the Kozhym River (Subpolar Urals)

M. A. Matveeva\*, A. V. Zhuravlev\*\*

\*Institute of Geology, Komi Science Centre, Urals Branch of RAS

\*\*Polargeo Inc.

Intraspecific variability caused by ontogeny of the platform elements of *Palmatolepis proversa* Ziegler, 1958 is examined on the basis of morphological and biometric data. The morphological features of the right and left *Pa* elements of *Palmatolepis proversa* are compared.

Key words: Frasnian Stage, conodonts, *Pa* element, ontogeny.