

УДК 56.016

МОРФОЛОГИЯ, ГИСТОЛОГИЯ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ РА ЭЛЕМЕНТОВ *SIPHONODELLA QUADRUPLICATA* (BRANSON ET MEHL) (КОНОДОНТЫ, РАННИЙ КАРБОН)

© 2014 г. А. В. Журавлев

ПОЛЯРГЕО

199106, г. Санкт-Петербург, 24 линия, 3–7

E-mail: micropalaeontology@gmail.com

Поступила в редакцию 10.12.2013 г.

Рассмотрены видовые признаки, особенности гистологии и онтогенетических изменений конодонтовых элементов *Siphonodella quadruplicata* (Branson et Mehl). Важными для диагностики вида на всех стадиях онтогенеза представляются пропорции платформы, асимметрия переднего края платформы, угол между передним и задним отростками около 153° , и хорошо развитые массивы параламеллярной ткани. Отмечено несовпадение нижних границ турнейских биозон *Siphonodella crenulata* и *Siphonodella quadruplicata*.

Ключевые слова: конодонты, гистология, морфология, онтогенез, ранний карбон.

ВВЕДЕНИЕ

Раннекаменноугольные конодонты *Siphonodella quadruplicata* (Branson et Mehl) используются в биостратиграфии глубоководных отложений в качестве вида-индекса зоны в верхнетурнейском подъярусе. Находки этого вида известны в Северной Америке, Европе, и Азии, палеогеографически они приурочены к экваториальной и северной тропической зонам. Широкое географическое распространение вида способствует использованию первого появления *S. quadruplicata* для межрегиональных и глобальных корреляций.

Стратиграфическая значимость *Siphonodella quadruplicata* обуславливает актуальность расширения морфологической базы для диагностики этого вида, в том числе на различных стадиях онтогенеза и на материале различной сохранности. Задача данной работы состоит во всесторонней морфологической характеристике *Siphonodella quadruplicata* и выработке комплекса надежных видовых признаков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили коллекции автора из нижнего карбона северной части Урала и Пай-Хоя, содержащие более 900 *Pa* элементов *Siphonodella quadruplicata*. При изучении морфологических и гистологических характеристик использовалась световая и электронная микроскопия, а также рентгеновская микротомография.

Форма и орнаментация конодонтовых элементов и их изменения в онтогенезе оценивались по электронно-микроскопическим изображениями и

фотографиям, сделанным на световом микроскопе. По фотографиям проводились и биометрические измерения (измерено более 600 *Pa* элементов).

Для изучения распределения твердых тканей применялись шлифовки, шлифы и иммерсионные препараты конодонтовых элементов, а также рентгеновские микротомограммы. Рентгеноматомографические исследования проводились на микротомографе Skyscan 1174 (Горный институт, г. Санкт-Петербург) и экспериментальном микротомографе (ЗАО “Полярго”, Санкт-Петербург), с пространственным разрешением 7 мкм и 6 мкм, соответственно.

МОРФОЛОГИЯ

Первоначальное описание *Siphonodella quadruplicata* (Branson et Mehl) очень краткое, в нем дано лишь сравнение с *Siphonodella sexplicata* (Branson et Mehl) [5, стр. 295–296]. В качестве основного отличительного признака отмечено присутствие не более двух ростральных гребней на каждой стороне ростра, в отличие от трех у *Siphonodella sexplicata*. Первописание *Siphonodella sexplicata*, которая была позже включена в вид *Siphonodella quadruplicata* в качестве поздних возрастных стадий [10], более подробное. В нем указана характерная орнаментация внешней стороны платформы поперечными ребрами, внутренней – слабо упорядоченными в поперечные ряды, или неупорядоченными бугорками. Голотип при описании указан не был, отмечено лишь четыре синтипа, для которых приведены фотографии [5, табл. 24, фиг. 18–21]. Из этих синтипов Дж. Клаппером [7] был выбран голотип, от-

вещающий экземпляр, изображенном на фиг. 18 [5, табл. 24]. В статье Дж. Клаппера [7] устанавливается близкое современному понимание вида. В диагнозе указаны следующие признаки: бугорки на внутренней стороне платформы, поперечные ребра на внешней стороне; от 3 до 5 ростральных гребней не продолжающихся далеко назад от главного зубца; самый длинный, внутренний гребень на внешней стороне не достигает края платформы.

В работе, посвященной ревизии и филогении сифоноделл, Ч. Сэндберг с соавторами [10] уточнили диагноз *Siphonodella quadruplicata* и заложили основу современного понимания этого вида. Платформенные элементы *Siphonodella quadruplicata* характеризуются типичной для эволюционно-продвинутых сифоноделл морфологией (рис. 1): тонкой уплощенной платформой, ornamentированной на внешней стороне поперечными ребрами, а на внутренней – бугорками; развитыми ростральными гребнями; коротким свободным листом и низкой изогнутой кариной; маленькой базальной ямкой, расположенной в средней части платформы, и тонким килем.

Диагностическими признаками вида служат: большое (более двух) количество асимметрично расположенных субпараллельных ростральных гребней, не смыкающихся с краем платформы; орнаментация листовидной платформы поперечными ребрами на внешней стороне и хаотично расположенными, или упорядоченными в поперечные ряды, бугорками на внешней. Ростральные гребни располагаются только в передней части элемента и практически не заходят в его заднюю половину.

Большая часть указанных признаков появляется у *Pa* элементов лишь на поздних стадиях онтогенеза. Ранние онтогенетические стадии платформенных элементов очень близки по морфологии к предковым формам: *Siphonodella hassi* Ji и *Siphonodella duplicata* Branson et Mehl. Кроме того, следует отметить, что три и более ростральных гребней отмечаются и у других представителей рода. Примером могут служить формы, относимые по морфологии платформы и ростральных гребней к *Siphonodella obsoleta* Hass, однако обладающие ростром из трех и более ростральных гребней. Такие формы встречается достаточно часто и повсеместно. В качестве примера можно привести экземпляры, изображенные в работах Дж. Клаппера [7, Pl. 1, fig. 25], Р. Мусон и Дж. Талента [9, Fig. 11.4]), Н. Бардашевой с соавторами [4, Pl. 3, fig. 18]. У *Siphonodella obsoleta* увеличение числа ростральных гребней происходит на поздних стадиях онтогенеза, при длине *Pa* элемента более 1 мм.

ГИСТОЛОГИЯ

Платформенные элементы *S. quadruplicata* образованы несколькими типами твердых тканей. Как

и у большинства представителей рода, преобладает ламеллярная ткань, которая составляет нижнюю часть платформы и свободного листа, а также, частично, срединный гребень (рис. 1). Интерламеллярная ткань присутствует в свободном листе, и, в виде “септы”, в передней осевой части срединного гребня. Кроме того, тонкие пропластки интерламеллярной ткани разделяют пакеты ламелл в платформе, образуя полосы, параллельные линиям роста. На ранних стадиях онтогенеза (длина элемента до 0.4–0.5 мм) интерламеллярная ткань присутствует в ядрах зубцов свободного листа и карины. Белое вещество формирует ядра зубцов срединного гребня только в месте перехода платформы в ростр (рис. 1). В остальных частях срединного гребня и свободного листа структуры из белого вещества отсутствуют.

Параламеллярная ткань образует боковые части зубцов свободного листа, крупные структуры в верхней части платформы, и формирует ядра зубцов задней части карины (рис. 1, 2). Характерные структуры, образованные параламеллярной тканью в платформе, появляются на ранних стадиях онтогенеза, и далее оформляются в плотные массивы (рис. 2). Следует отметить, что различные онтогенетические стадии *Pa* элементов весьма сходны по гистологическим признакам.

Следует отметить, что гистологические признаки платформенных элементов сходны у всех эволюционно продвинутых сифоноделл (*Siphonodella hassi*, *Siphonodella quadruplicata*, *Siphonodella obsoleta*, *Siphonodella coopei*). Видоспецифичными для *Siphonodella quadruplicata* являются хорошо развитые массивы параламеллярной ткани в платформе, около карины и ростральных гребней (рис. 2).

ОНТОГЕНЕЗ

Изучение коллекции сифоноделл из разрезов Пай-Хоя, Северного и Приполярного Урала позволило реконструировать онтогенетические ряды и некоторые закономерности изменения морфологии *Pa* элементов *Siphonodella quadruplicata* в онтогенезе.

Привязка тех или иных морфологических изменений к индивидуальному “возрасту” элемента осуществлялась через количество ламелл в ламеллярной ткани конодонтовых элементов и связанную с ним длину заднего отростка [11]. Для практических целей использовались не отдельные ламеллы, толщина которых составляет лишь несколько (обычно 2–3) микрон, а пакеты ламелл, разделенные слоями интерламеллярной ткани. Толщина таких пакетов достигает десятков и даже первых сотен микрон, что делает возможным их изучение оптическими методами при небольших увеличениях [11].

Pa элементы *Siphonodella quadruplicata* в среднем состоят из 7–8 пакетов ламелл, а максимально – из 21 пакета ламелл. При этом каждому пакету ла-

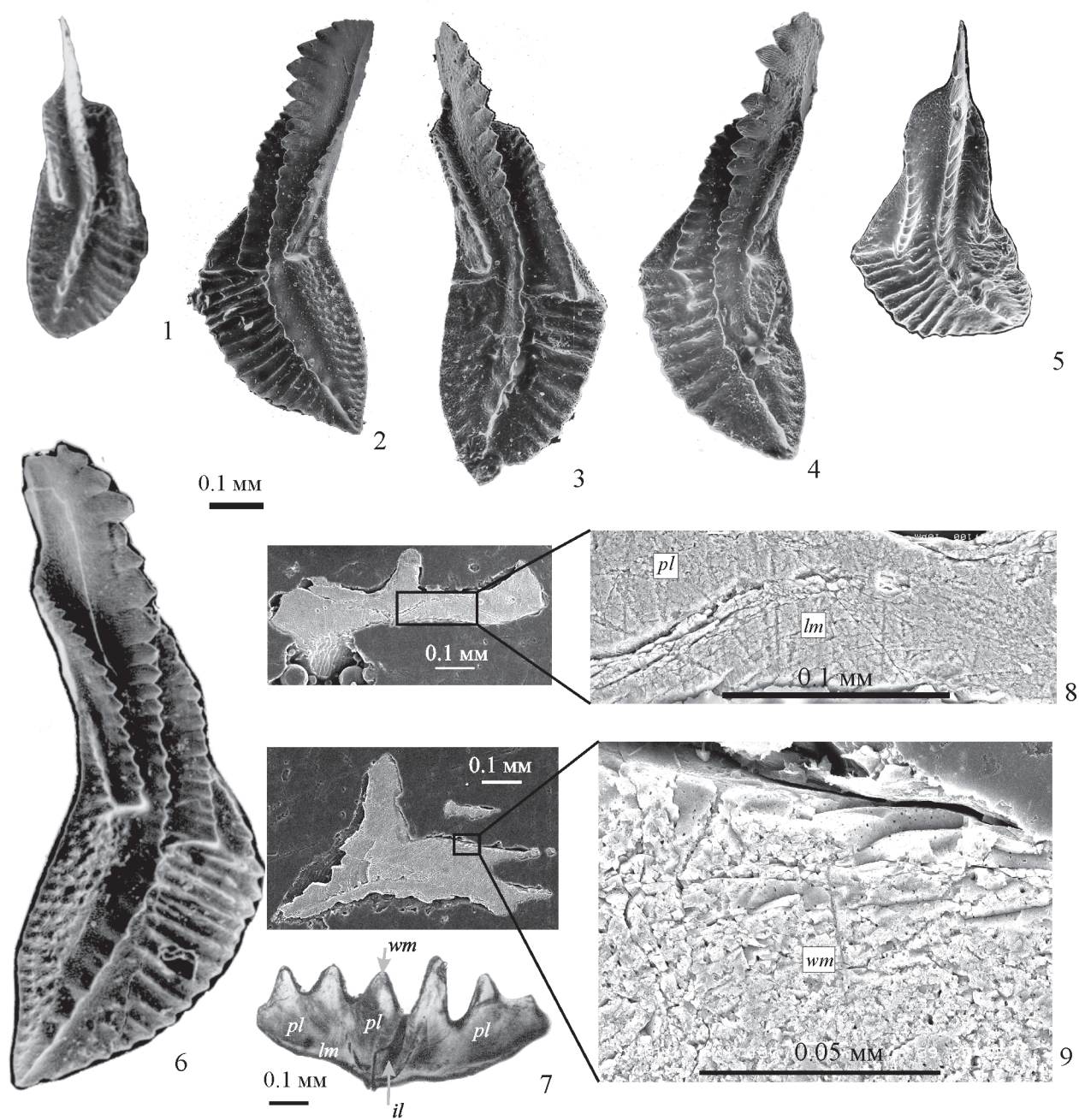


Рис. 1. Внешний вид и распределение твердых тканей *Pa* элементов *Siphonodella quadruplicata* (Branson et Mehl) из турнейского яруса, зоны quadruplicata, ручей Константинов, Приполярный Урал.

1 – правый ювенильный элемент, экз. 332/Tn-20, обр. Tn-20/94; 2 – левый элемент, экз. Tn20-4, обр. Tn-20-4/99; 3 – правый элемент, экз. 332/7k-6, обр. Tn-20-4/99; 4, 5 – левый элемент, экз. 332/7k-5, обр. Tn-20-4/99; 6 – правый элемент, экз. 332/Tn-20-4, обр. Tn-20-4/99; 7 – поперечный шлиф через переднюю часть платформы, обр. Tn-19a/99, турнейский ярус, зона quadruplicata, ручей Константинов, Приполярный Урал; 8 – поперечная пришлифовка задней части платформы, обр. Tn-19e/99, турнейский ярус, зона quadruplicata, ручей Константинов, Приполярный Урал; 9 – косая пришлифовка передней части платформы, обр. Tn-19e/99, турнейский ярус, зона quadruplicata, ручей Константинов, Приполярный Урал. Обозначения основных типов тканей: *lm* – ламеллярная, *pl* – параламеллярная, *wm* – “белое вещество”.

мелл соответствует увеличению длины заднего отростка, в среднем, на 0.02–0.07 мм (рис. 3).

Ювенильные экземпляры *S. quadruplicata* (в *Pa* элементе до 3–4 пакетов ламелл) весьма сходны с тако-

выми других видов продвинутых сифоноделл (рис. 1). В онтогенезе до взрослой стадии происходит пропорциональный рост платформы и незначительное сокращение относительных размеров свободного ли-

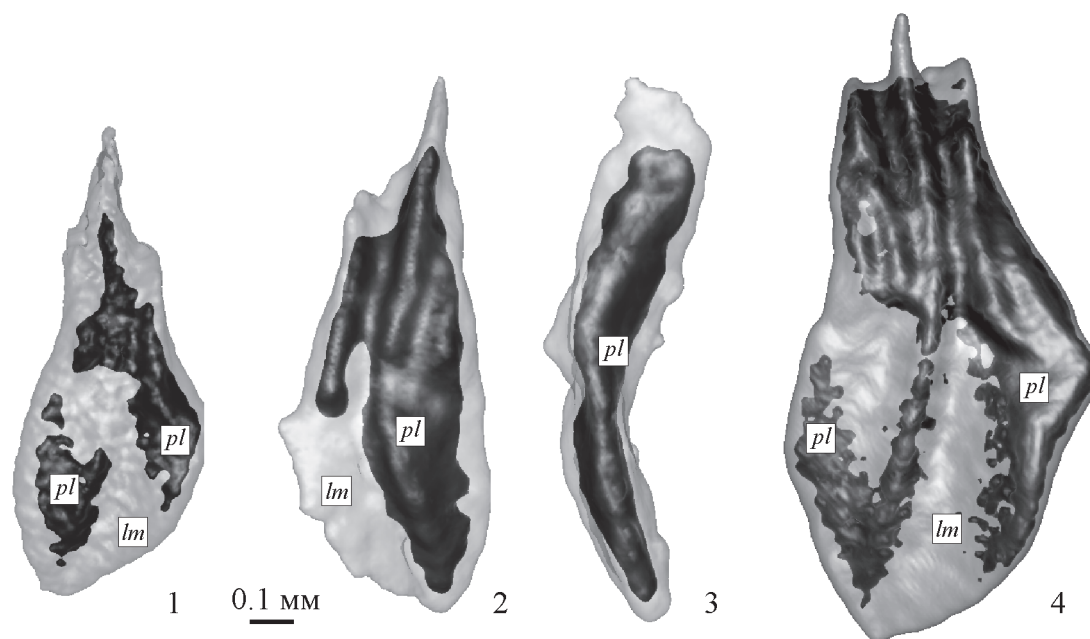


Рис. 2. Распределение параламеллярной ткани в Ра элементах *Siphonodella quadruplicata* по результатам рентгеновской томографии.

Все экземпляры из разреза на руч. Константинов, Приполярный Урал. 1 – правый элемент на ранней стадии онтогенеза, обр. Тп201А; 2, 3 – левый элемент на средней стадии онтогенеза, обр. Тп-19е/99; 4 – правый элемент на поздней стадии онтогенеза, обр. Тп-19а/99.

ста (рис. 1, 3). К взрослой стадии могут быть отнесены платформенные элементы, состоящие из 5–8 пакетов ламелл. При переходе от взрослых к геронтическим стадиям (элементы состоят более чем из 8 пакетов ламелл) появляются дополнительные ростральные гребни, которые, хотя и являются видовым признаком, вовсе не присущи всем возрастным стадиям.

В целом, реконструируется следующая последовательность морфологических преобразований *Pa* элементов в онтогенезе: сначала формировался внутренний ростральный гребень и поперечная ребристость на внешней стороне платформы (элемент состоит из 3–4 пакетов ламелл), затем – бугорчатость на внутренней стороне платформы (элемент состоит из 5–6 пакетов ламелл). Последними появлялись дополнительные ростральные гребни (элемент состоит из 8 пакетов ламелл). Таким образом, основной видовой признак (дополнительные ростральные гребни), отличающий *Siphonodella quadruplicata* от предковой формы *Siphonodella hassi* Ji, появлялся только на относительно поздних стадиях онтогенеза. Количество таких элементов в комплексах составляет около 50% от общего количества представителей данного вида (измерено более 600 элементов).

Кроме того, в онтогенезе *Pa* элементов *Siphonodella quadruplicata* (Branson et Mehl) наблюдается интересная ситуация – левые элементы облада-

ют, как правило, более развитой орнаментацией по сравнению с правыми того же размера и, таким образом, при близких размерах несут признаки более поздних стадий онтогенеза.

Угол изгиба осевого гребня элемента демонстрирует отсутствие тренда в онтогенезе и составляет, в среднем, 153° (количество измерений 40). У левых элементов среднее значение этого угла несколько меньше, чем у правых (151° и 155° , соответственно).

Важными для диагностики вида представляются следующие, мало изменяющиеся в онтогенезе, признаки: пропорции платформы (соотношение ширины и длины платформы около 0.4; длина свободного листа составляет пятую часть от длины платформы; базальная ямка располагается в средней части элемента), особенности асимметрии переднего края платформы (внешняя сторона шире внутренней) и, в меньшей мере, угол между передним и задним отростками (около 153°) (рис. 3). Именно на эти признаки можно опираться при диагностике ювенильных форм и материала плохой сохранности. В сочетании с гистологическими характеристиками данный набор признаков позволяет идентифицировать платформенные элементы *Siphonodella quadruplicata* и на рентгеновских микротомограммах, без извлечения из породы [12].

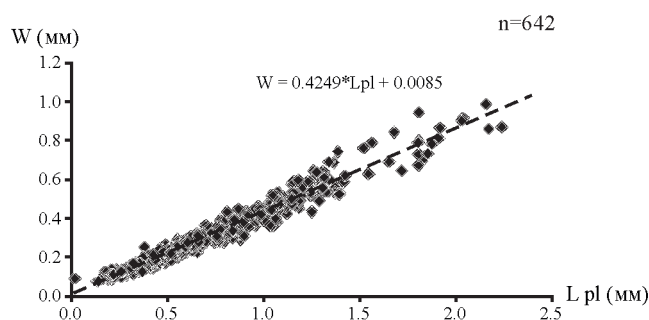
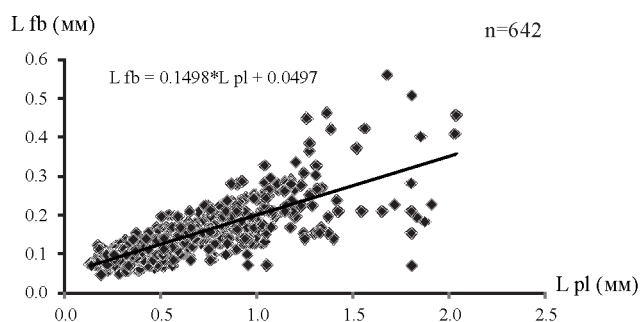
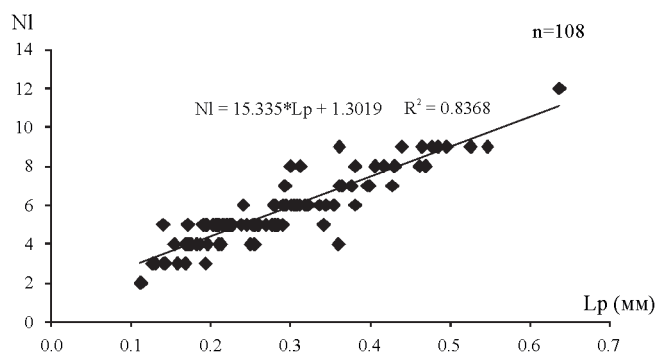


Рис. 3. Биометрические зависимости для платформенных элементов *Siphonodella quadruplicata*.

NI – количество пакетов ламелл в элементе, Lp – длина заднего отростка, Lfb – длина элемента, Lpl – длина платформы, W – ширина платформы, n – количество измеренных элементов.

СТРАТИГРАФИЧЕСКИЙ ДИАПАЗОН ВИДА

Стратиграфический интервал распространения *Siphonodella quadruplicata* (Branson et Mehl) охватывает одноименную зону и приблизительно сопоставляется с черепетским горизонтом Восточно-Европейской платформы и западного склона Урала. Нижняя граница интервала совпадает с уровнем среднетурнейского глобального события [2, 11], что может служить дополнительным доказательством ее изохронности в различных осадочных бассейнах.

Зона *Siphonodella quadruplicata* была впервые выделена в разрезах Северной Америки [6]. Ее примерным стратиграфическим эквивалентом в европейских разрезах являлась зона *Siphonodella crenulata*. При этом, несовпадение уровней первого появления *Siphonodella quadruplicata* и *Siphonodella crenulata* отмечалось еще Ч. Сэнедбергом с соавторами [10] и подтверждается на пелагических разрезах Приполярного Урала [1]. Таким образом, зоны *Siphonodella quadruplicata* и *Siphonodella crenulata* не являются стратиграфически эквивалентными, и формальная замена одной зоны на другую представляется некорректной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Журавлев А.В. Конодонты верхнего девона–нижнего карбона северо-востока Европейской России. С.-Пб: ВСЕГЕИ, 2003. 85 с.
2. Журавлев А.В. Следы среднетурнейского биотического события на севере Урала // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2003. Т. 78, вып. 1. С. 26–32.
3. Журавлев А.В. Возможности использования компьютерной микротомографии для изучения конодонтовых элементов // Литосфера. 2013. № 2. С. 163–166.
4. Bardasheva N.P., Bardashev I.A., Weddige K., Ziegler W. Stratigraphy and conodonts of the Lower Carboniferous of the Shishkat section (southern Tien Shan, Tajikistan) // Senckenbergiana lethaea. 2004. V. 84, № 1-2. P. 225–301.
5. Branson E.B., Mehl M.G. Conodonts from the Bushberg sandstone and equivalent formations of Missouri // The University of Missouri Studies. 1933. V. VIII, № 4. P. 265–299.
6. Collinson C., Scott A.J., Rexroad C.B. Six charts showing biostratigraphic zones and correlations based on conodonts from the Devonian and Mississippian rocks of the upper Mississippi Valley // Illinois Geol. Survey Circ. 1962. V. 328. 32 p.
7. Klapper G. Upper Devonian and Lower Mississippian conodont zones in Montana, Wyoming, and South Dakota // The University of Kansas, Paleontological contributions. 1966. Paper 3. P. 1–43.
8. Klapper G. Patrognathus and Siphonodella (Conodonta) from the Kinderhookian (Lower Mississippian) of Western Kansas and Southwestern Nebraska State. Geological Surv. Kansas Bull. 1971. V. 202(3). P. 3–14.
9. Mawson R., Talent J.A. Famennian-Tournaisian conodonts and Devonian-Early Carboniferous transgressions and regressions in northeastern Australia // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1997. V. 321. P. 189–234.
10. Sandberg C.A., Ziegler W., Leuteritz K., Brill S.M. Phylogeny, speciation, and zonation of *Siphonodella* (Conodonta, Upper Devonian and Lower Carboniferous) // Newsletters on Stratigraphy. 1978. V. 7, № 2. P. 102–120.
11. Zhuravlev A.V. Ontogeny and trophic types of some Tournaisian Polygnathacea (Conodonta) // Courier Forschungsinstitut Senckenberg. 1995. V. 182. P. 307–312.
12. Zhuravlev A.V. The Mid-Tournaisian Event in the Northern Urals and conodont dynamics // Proceedings of Geologists' Association. 1998. № 109. P. 161–168.

Рецензент В.В. Черных

Morphology, histology, and ontogenetic changes of *Pa* elements of *Siphonodella quadruplicata* (Branson et Mehl) (conodonts, Early Carboniferous)**A. V. Zhuravlev***POLARGEO*

Species features, peculiarities of histology and ontogenetic changes of the conodont elements of *Siphonodella quadruplicata* (Branson et Mehl) are considered. Main diagnostic characters of the species distinguishing in all the ontogenetic stages are the platform proportions, asymmetry of the anterior margin of platform, angle of the anterior and posterior processes junction (about 153°), and well developed massifs of the interlamellar tissue.

Key words: *conodonts, histology, morphology, ontogeny, Early Carboniferous.*