

УДК 56.565

ПАТОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ АРХЕОЦИАТ

© 2019 г. Н. А. Скорлотова*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисьяка РАН, Москва, Россия

*e-mail: naskor@paleo.ru

Поступила в редакцию 18.04.2018 г.

После доработки 24.04.2018 г.

Принята к публикации 26.04.2018 г.

Одной из уникальных групп скелетных организмов нижнего кембрия являются археоциаты – группа, начавшая и закончившая свое существование в раннем кембрии. На археоциатах выявлены этапы их закономерного развития. В продольном сечении кубков можно проследить онтогенетические стадии развития от ювенильного кубка до окончательного становления видовых признаков. Эта особенность позволяет изучать онтогенетические преобразования в группе, выявлять различные гетерохронии и другие закономерности, которые могут быть напрямую связаны с расшифровкой эволюции археоциат. В статье приводится обзор повреждений у археоциат из разных регионов, включая новые данные. Показано, что деформации и патологические изменения, берущие свое начало в томмотское время (зона *Nochoroicyathus sunnaginicus*), могли так или иначе проявиться в общей эволюции группы.

DOI: 10.1134/S0031031X19020119

Проблеме изучения патологических изменений у археоциат было посвящено немало работ (Вологдин, 1948, 1957; Журавлева, 1955, 1960; Розанов, 1960а, и др.). Для археоциат характерно закономерное появление элементов скелета, а также явления гетерохронии. Выявление значения патологических изменений является актуальным направлением, позволившим лучше понять некоторые особенности эволюции группы.

Для работы использовались шлифы из коллекций А.Ю. Розанова, В.В. Миссаржевского, В.Д. Фомина, Н.А. Скорлотовой, хранящиеся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисьяка РАН (ПИН РАН).

В просмотренном материале был найден ряд образцов, в морфологии которых наблюдались различные деформации. Эти деформации были разбиты на группы. Чаще всего подвержена деформациям форма кубка; из-за стесненных условий кубки могут иметь вмятины, быть сдавленными. Однако обычно легкое сдавливание не влияет на изменения в морфологии.

К первой группе деформаций отнесены археоциаты с синаптикулами или интерсептальными пластинками между перегородками. В нормальном состоянии формы, у которых наблюдаются хорошо сформированные синаптикулы, встречаются с атдабанского времени (табл. III, фиг. 1, см. вклейку), когда синаптикулы являются массовым морфологическим признаком родового уровня (роды *Sibirecyathus*, *Isiticyathus*, *Gordonifungia*,

Afiacyathus и др.). Ни в томмотских, ни в тойонских отложениях достоверные формы с синаптикулами не обнаружены.

Однако в ряде случаев синаптикулы появляются в месте повреждения кубка и выполняют здесь функцию укрепления каркаса. У рода *Carinacyathus* (экз. ПИН, № 1924/241-76) наблюдаются синаптикулы в месте искривления наружной стенки (табл. III, фиг. 2). В норме синаптикул у рода *Carinacyathus* нет. Часть найденных кубков с синаптикулами в интерваллюме, скорее всего, лишь указывают на укрепление основных структур в случае повреждений на наружной (табл. III, фиг. 3) и внутренней стенках (табл. III, фиг. 4). Так как залечивание интерваллюма проходило с помощью синаптикул даже у тех форм, у которых при нормальном развитии они отсутствовали, вероятно, археоциаты использовали заложенные генетические возможности для залечивания повреждений и поддержания каркаса.

Ф.А. Журавлева (1960) отмечала: “у наиболее древних суннагинских археоциат встречены соединительные межперегородочные (интерсептальные) пластинки (*Nochoroicyathus sunnaginicus*), они соединяют смежные перегородки и не отличаются от них ни толщиной, ни размерами пор, но высота этих пластинок очень мала и встречаются они редко”. Такие пластинки имеют поры, тогда как синаптикулы их лишены. Появление интерсептальных пластинок является реакцией кубка на повреждения.

При залечивании различных частей кубка археоциаты нередко использовали пузырчатую ткань. Так, у *Tomocyathus operosus*, экз. ПИН, № 4297–3448/5, из Горной Шории, в шлифе видны сохранившиеся обломки перегородок и внутренней стенки, которые скреплены большим количеством пузырчатой ткани, значительно менее развитой в других частях кубка (табл. III, фиг. 5). Со стороны центральной полости все подвергшиеся разрушению интерсептальные камеры перекрыты вновь образовавшейся внутренней стенкой, которая уже не обнаруживает звездчатого строения, характерного для неповрежденной части кубка. Скелетные элементы, непосредственно примыкающие к зоне повреждения, значительно утолщены и лишены пористости. В этом случае реакция организма на повреждения выразилась в образовании более обильных пленок пузырчатой ткани, утолщении соседних с повреждением элементов и образовании новой внутренней стенки. В итоге наблюдается изоляция поврежденной части кубка и образование новой стенки (Розанов, 1960б).

Стереоплазма у археоциат — явление довольно частое, является признаком неблагоприятного развития кубка в процессе роста и появляется в местах повреждения кубков, как правило, при повреждении наружной стенки. Чаще всего пленки стереоплазмы на кубках встречаются в биогермных фациях как результат залечивания или результат близкого расположения группы кубков. Однако стереоплазма также укрепляет основание кубка, облегает каблук, что создает дополнительное усиление каркасной конструкции (Журавлева, 1960) (табл. III, фиг. 6). Кроме того, свободноплавающая личинка, опускаясь на дно, покрывалась пленками стереоплазмы, образуя каблук и прирастая, таким образом, к субстрату. В некоторых случаях появление стереоплазмы, вероятно, носило патологическое последствие для археоциат, так как плотные слои надежно закупоривали поры как наружной и внутренней стенок, так и перегородок, не давая возможность нормального тока воды (табл. III, фиг. 7, 8).

На деформации или патологии похожи терсии — длинные трубчатые образования, искривленные или ветвящиеся, часто обрастающие соседние кубки. Иногда эти выросты могут преобразовываться в кубки нормального строения (табл. III, фиг. 9).

Помимо этих деформаций, можно выделить повреждения, связанные с обрастанием препятствий из внешнего пространства, между перегородками и осадком в центральной полости (табл. III, фиг. 10). Перегородки и стенки плавно огибали препятствие, сохраняя при этом нормальный ток воды; поскольку видны следы зале-

чивания, таким образом, кубок продолжал функционировать после деформации.

В ряде случаев деформации могли быть вызваны опрокидыванием кубка на бок. По предположениям Журавлевой (1960), большинство неправильных археоциат удерживали свое вертикальное положение за счет вмещающих пород, и в случае твердого субстрата, археоциаты, достигнув определенного роста, могли падать и продолжать жить в лежачем положении. На это указывает частичная деформация интерваллюма и оставшийся след соприкосновения наружной стенки с грунтом (табл. IV, фиг. 1, 2, см. вклейку). Интерваллюм в этом месте становится более уплощенным, а скелетные элементы укрепляются за счет разрастания перегородок, синаптикул и интерсептальных пластин.

Выпячивания части стенок в центральную полость тоже связаны с повреждениями. Про разрастания интерваллюма в сторону наружной и внутренней стенок, а также про так называемые пластинчатые выросты в центральной полости подробно писала Журавлева (1960). Случаи образования в центральной полости различных выпячиваний и вторичных образований, связанных с патологиями и деформациями, не редки. Случай заполнения центральной полости “внутренним органом” — “мягкими тканями” был описан А.Г. Вологдиным (1948). Им был описан экземпляр археоциата из колл. Т.М. Дембо с р. Кия с “частично сохранившейся структурой мягких тканей и внутренним органом, служившим целям ассимиляции и обмена”. Однако при дальнейшем изучении данного материала Розановым была доказана малая вероятность существования такого органа. Им были рассмотрены случаи образования вторичного интерваллюма, исключаяющие возможность заполнения центральной полости мягкими тканями (Розанов, 1960а).

А.Б. Масловым (1957) был описан кубок с ветвящимися каналами на внутренней стенке, представляющими собой губчатую массу. Этот образец был отнесен им к *Regulares*, семейству *Ethmophyllidae*, а сложно устроенная система каналов на внутренней стенке принята за “мягкое тело” или “внутренний орган” (Маслов, 1957). Впоследствии этот вид был отнесен к семейству *Loculicyathidae*, и уже не “мягкое тело”, а каналы на внутренней стенке стали систематическим признаком, позволившим отнести данный экземпляр к группе *Loculicyathus* (Debrenne, Zhuravlev, 1992).

Нередко в центральной полости могли возникать скелетные элементы, характерные для интерваллюма, или же мог образовываться второй интерваллюм, благодаря разрастанию перегородок и дополнительных скелетных элементов (Okulitch, 1946; Журавлева, 1960).

Нередко встречаются образцы (табл. IV, фиг. 3), в центральной полости которых обнаруживается образование, отвечающее по своему строению интерваллюму, но не замкнутое в кольцо. Дополнительный интерваллюм тесно связан со старым и возник при выпячивании тела археоциата в центральную полость, вследствие повреждения наружной стенки и разрушения изначального интерваллюма. Аналогичные изменения видны на продольных срезах кубков *Coscinocyathus isointervallum* Zhur. и *Erismacoscinus oymuranicus* A. Zhur. (табл. IV, фиг. 4, 5). У *Coscinocyathus isointervallum* Zhur. (экз. ПИН, № 5499/5237) выпячивание внутренней стенки в центральную полость связано с повреждением наружной стенки. У данного экземпляра произошло увеличение ширины интерваллюма за счет удлинения перегородок и днищ, и образовывался новый интерваллюм, а из-за разделения внутренней стенки новый интерваллюм отделяется в центральную полость. На внутренней стенке нового интерваллюма сохранены козырьки, что соответствует изначальной морфологии.

Подобное изменение наблюдалось у *Clathriscoscinus inopinatus* (Розанов, 1960б). На первой стадии новый интерваллюм не отделяется от старого и происходит лишь увеличение его ширины за счет удлинения перегородок в 1.5–2 раза. Затем интерваллюмы разделены лишь внутренней стенкой кубка; позднее происходит полное обособление нового интерваллюма с образованием новой стенки, построенной по типу наружной. В шлифе наблюдается постепенное изменение в строении стенки, меняющей свой облик с внутренней на наружную (табл. IV, фиг. 6). В результате внутри кубка образовался новый неполный интерваллюм с теми же признаками рода и вида.

Похожее явление было описано у *Membranaocyathus gerinae* Roz., 1960, у которого образование нового узкого интерваллюма разделило центральную полость. Это образование имело две зачаточные перегородки, и было значительно уже (0.4–1 мм) основного интерваллюма. Одна из стенок соответствовала строению внутренней стенки, другая – наружной. В местах сопряжения старого интерваллюма с новыми образованиями происходит утолщение скелетных элементов интерваллюма. Подобные образования в центральной полости могли заменять отмершую часть кубка (табл. IV, фиг. 8).

Также залечивание могло происходить с помощью разрастания днищ и перегородок. Обломки перегородок срстаются, появляются вторичные параллельные и поперечные пластинки, соединенные с обломками вторичной скелетной тканью. Наружная стенка также могла восстанавливаться, хотя и нередко функцию разрушенной стенки брали на себя днища или перегородки –

соединяясь, они образовывали локулы (табл. IV, фиг. 1). Днища достаточно пластичны, и нередко можно увидеть, что они разно ориентированы внутри кубка.

Водоросли и археоциаты были связаны не только общностью требований к внешним условиям, но, очевидно, и частичным симбиозом. При этом археоциаты по-разному реагировали на присутствие различных водорослей. Они никогда не встречаются совместно со строматолитами. Известен случай, где строматолиты подавили рост кубков археоциат. Рост их замедлился настолько, что цианобактерии смогли обрасти кубки археоциат (Wood et al., 1993). Исключительно редко археоциаты были связаны с онколитами (надбиогермные слои; Журавлева, 1960) и очень часто с водорослями *Renalcis* и *Epiphyton*. Особенно благоприятно было существование с *Renalcis* (*R. jacuticus* Korde). Эта водоросль принимала участие в сооружении биогермов, “обрастая” кубки, заполняя пространство между ними, но не образовывала сама зарослей или слоевищ. *Renalcis* были многочисленны в томмотское время. Один из типов биогермов – водорослево-археоциатовый, преобладающую роль в них играют водоросли рода *Epiphyton*. Водорослевые биогермы достигали высоты до 2.0 и более метров, при диаметре 15–30 см. Археоциаты встречаются среди таких колоний лишь отдельными экземплярами, и лишь в редких случаях обнаружено их массовое скопление (Зеленов, 1959). Очень характерен такого типа водорослево-археоциатовый биогерм на левом берегу р. Лены, в 2 км выше д. Юдай. Водорослевые колонии, являющиеся пороодообразующими в нижней части биогерма, в средней части дают место археоциатам, а вверху снова вытесняют последние. В присутствии более глубоководного *Epiphyton* археоциаты встречаются часто, но все же водоросль подавляла их рост и развитие (Журавлева, 1960). Вероятно, как современные водоросли, выделяющие химические вещества, так и *Epiphyton* могли выделять вещества, подавляющие не только рост археоциат, но и вызывающие различные их деформации – растворение, искривление стенок, неравномерный рост днищ, искривление перегородок. Известно несколько случаев, когда одиночные археоциаты селились на колониях *Epiphyton*, однако уже после гибели водоросли, когда водоросль была покрыта тоненькой известковой корочкой (табл. IV, фиг. 9).

Современные морские водоросли оказывают очень сильное воздействие на рост, размножение и выживание кораллов и коралловых рифов. Так как в нижнем кембрии не было настоящих рифов, прямую аналогию проводить невозможно, однако на современном материале отмечено прямое губительное действие водорослей на рост и развитие кораллов (Birrell et al., 2005, 2008).

Несмотря на то, что скелет археоциат был известковым, он достаточно пластичен. Способность к восстановлению поврежденных частей “тела” связана с разнообразием морфологических структур, которые археоциаты используют в своем развитии. Археоциаты использовали все возможные варианты залечивания повреждений, и эти варианты не выбиваются из признаков, которые заложены в морфологических особенностях группы, и не исключено, что появление разного рода залечиваний на ранних этапах развития группы привело к возникновению впоследствии устойчивых морфологических признаков (особенностей), таких как появление синаптикул и дополнительных образований на внутренней и наружной стенке.

* * *

Работа поддержана программой фундаментальных исследований Президиума РАН № 17 “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов”, подпрограмма (1) “Развитие жизненных и биосферных процессов” и грантами РФФИ № № 17-04-00324 и 16-05-00615.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вологдин А.Г.* К строению тела правильных археоциат по данным изучения *Archaeocyathus demboi* // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1948. № 1. С. 93–100.
- Вологдин А.Г.* К строению внутреннего органа археоциат // Докл. АН СССР. 1957. Т. 114. № 5. С. 1105–1108.
- Журавлева И.Т.* К познанию археоциат Сибири // Докл. АН СССР. 1955. Т. 104. № 4. С. 626–629.
- Журавлева И.Т.* Археоциаты Сибирской платформы. М.: Наука, 1960. 327 с.
- Зеленов К.К.* Литология кембрийских отложений северного склона Алданского массива // Тр. ГИН АН СССР. 1959. Вып. 8. С. 59.
- Маслов А.Б.* О новом представителе семейства *Ethmophyllidae* Okulitch, 1943 из кембрия Читинской области с сохранившимся внутренним органом // Докл. АН СССР. 1957. Т. 117. № 2. С. 307–309.
- Розанов А.Ю.* Систематическое значение образований внутренней полости археоциат и индивидуального развития их кубков // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1960а. Т. 35. Вып. 4. С. 151.
- Розанов А.Ю.* Новые данные об археоциатах Горной Шории // Докл. АН СССР. 1960б. Т. 131. № 3. С. 663–666.
- Birrell C.L., McCook L.J., Willis B.L.* Effects of algal turfs and sediment on coral settlement // Mar. Pollution Bull. 2005. V. 51 P. 408–414.
- Birrell C.L., McCook L.J., Willis B.L., Diaz-Pulido G.A.* Effects of benthic algae on the replenishment of corals and the implications for the resilience of coral reefs // Oceanogr. and Mar. Biol. Annual Rev. 2008. V. 46. P. 25–63.
- Debrenne F., Zhuravlev A.Yu.* Irregular Archaeocyaths: Morphology, Ontogeny, Systematics, Biostratigraphy, Palaeoecology. P.: CNRS, 1992. 212 p.
- Okulitch V.J.* Intervallum structure of *Cambrocyathus amourensis* // J. Paleontol. 1946. V. 20. № 3. P. 275–276.
- Wood R., Zhuravlev A.Yu., Tseren C.* The ecology of Lower Cambrian buildups from Zuune Arts, Mongolia: implications for early metazoan reef evolution // Sedimentology. 1993. V. 40. P. 829–858.

Объяснение к таблице III

- Фиг. 1. *Isitiicyathus ultra* (Korshunov, 1969), экз. ПИН, № 5499/5236, поперечный срез кубка с синаптикулами; среднее течение р. Лена, обн. Ой-Муран; атдабанский ярус, зона *Fransuasacyathus lemontovae*.
- Фиг. 2. *Carinacyathus mirabilis* (Zhuravleva, 1955), экз. ПИН, № 1924/241-76, косо-продольный срез кубка, появление синаптикул в связи с деформацией наружной стенки; Хакасия, Сухие Солонцы; санаштыггольский гор.; сб. В.В. Миссаржевского, 1960 г.
- Фиг. 3. *Nochoroicyathus aldanicus* Zhur., 1960, экз. ПИН, № 5370/53, часть продольного сечения кубка, синаптикулы образованы при деформации наружной и внутренней стенки; среднее течение р. Алдан, обн. Дворцы; томмотский ярус, зона *N. sunnaginicus*.
- Фиг. 4. *N. sunnaginicus* (Zhur., 1960), экз. ПИН, № 5370/54, поперечный срез кубка; синаптикулы, связанные с повреждением наружной стенки; среднее течение р. Алдан, обн. Дворцы; томмотский ярус, зона *N. sunnaginicus*.
- Фиг. 5. *Tomocyathus operosus* Roz., 1960, голотип ПИН, № 4297–3448/5, часть косо-продольного сечения кубка; Горная Шория, р. Мрас–Су, полевой стан выше устья Узаса; нижний кембрий, базаихский горизонт.
- Фиг. 6. *Nochoroicyathus* sp., экз. ПИН, № 5499/5237, продольный срез кубка; слои стереоплазмы, покрывающие перегородки, наружную и внутреннюю стенки; среднее течение р. Лена; атдабанский ярус, зона *F. lemontovae*.
- Фиг. 7. *Cambrocyathelus dotatus* (Roz., 1969), экз. ПИН, № 5370/71, поперечный срез кубка; Хакасия, Сухие Солонцы; санаштыггольский горизонт.
- Фиг. 8. *Nochoroicyathus* sp., экз. ПИН, № 5499/2272, поперечный срез кубка, слои стереоплазмы на наружной стенке и части интерваллов; среднее течение р. Лены, руч. Бадынгайя; томмотский ярус, зона *Dokidocyathus regularis*, хатынская пачка.
- Фиг. 9. *Nochoroicyathus* sp., экз. ПИН, № 5499/2273, поперечный срез кубка с терсиевыми выростами; среднее течение р. Лены, русло руч. Бадынгайя; томмотский ярус, зона *Dokidocyathus regularis*, хатынская пачка, биогерм.
- Фиг. 10. *Clathricoscinus sanashtykgolensis* Borodina et Osadchaja, 1979; экз. ПИН, № 5370/70, фрагменты кубков из колл. В.Д. Фомина; Хакасия, Сухие Солонцы; санаштыггольский горизонт.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1. *Nochoroicyathus sunnaginicus* (Zhur., 1960), экз. ПИН, № 5370/55, фрагмент поперечного сечения; среднее течение р. Алдан, обн. Дворцы; томмотский ярус, зона *N. sunnaginicus*.

Фиг. 2, 3. *N. vulgaris* Zhur., 1960: 2 — экз. ПИН, № 5499/2274, фрагмент поперечного сечения; 3 — экз. ПИН, № 5499/2275, фрагмент поперечного сечения, образование второго интерваллюма; среднее течение р. Лены, биогерм в русле руч. Бадынгайя; томмотский ярус, зона *Dokidocyathus regularis*, хатынгская пачка.

Фиг. 4. *Coscinoicyathus isointervallum* Zhur., 1960, экз. ПИН, № 5499/5237, продольный срез через кубок; выпячивание интерваллюма в центральную полость; среднее течение р. Лены, обн. Ой-Муран; ?атдабанский ярус, зона *Fransuasaecyathus lermontovae*.

Фиг. 5. *Erismascosinus oymuranicus* A. Zhur., экз. ПИН, № 5499/5238, продольный срез кубка; выпячивание стенки в центральную полость, эффект “дополнительного интерваллюма”; среднее течение р. Лены, обн. Ой-Муран; атдабанский ярус, зона *Fransuasaecyathus lermontovae*.

Фиг. 6. *Clathricosinus inopinatus* Rozanov, 1960, голотип ПИН, № 4297/12-14, косо-поперечный срез кубка; Горная Шория, р. Мрас—Су, ключ Пьянковский; нижний кембрий, верхи базаихского горизонта.

Фиг. 7. *Coscinoicyathus? fimbriellatus* Vojarinov, 1979, экз. ПИН, № 5370/72, косо-поперечный срез кубка из колл. В.Д. Фолина; Хакасия, Сухие Солонцы; санаштыкгольский горизонт.

Фиг. 8. *Membranacyanthus repinae* Rozanov, 1960, голотип ПИН, № 4297/3448-4; Горная Шория, р. Мрас—Су, 1.5 км выше по течению от устья Мазаса; нижний кембрий, верхи базаихского горизонта.

Фиг. 9. *Coscinoicyathus* sp.?, экз. ПИН, № 5370/73, ювенильный кубок на колонии водорослей *Eriphyton*; Хакасия, Сухие Солонцы; санаштыкгольский горизонт.

Pathological Changes of Archaeocyathids

N. A. Skorlotova

One of the unique groups of skeletal organisms of the lower Cambrian is archaeocyathids—a group that began and ended its existence in the early Cambrian. The stages of regular development are identified on archaeocyathids. In the longitudinal section of the cups can be traced ontogenetic stages of development from juvenile cup to the final formation of species features. This trait allows to study ontogenetic transformations in the group, to reveal different heterochronies and other regularities that can be directly connected with the decoding of the evolution of archaeocyathids. An overview of injuries in archaeocyathids from different regions, including new data is given in the article. It is shown that deformations and pathological changes originating in the Tommotian time (*Nochoroicyathus sunnaginicus* zone) could somehow manifest themselves in the general evolution of the group.

Keywords: archaeocyathids, Lower Cambrian, Cambrian, pathology, deformation



