

УДК 56.016.3

РЕГЕНЕРАЦИЯ КОНОДОНТОВЫХ ЭЛЕМЕНТОВ: МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

© 2004 г. А. В. Журавлев

Всероссийский научно-исследовательский геологический институт

Поступила в редакцию 10.11.2002 г.

Принята к печати 06.03.2003 г.

Рассматриваются основные морфологические и гистологические закономерности регенерации конодонтовых элементов на примерах из верхнего девона и нижнего карбона. Показаны существенные различия механизмов регенерации твердых тканей конодонтов и позвоночных.

Явление регенерации корональной части конодонтовых элементов хорошо известно начиная с классических работ В. Ферниша (Furnish, 1938), В. Хасса (Hass, 1941), К. Мюллера и И. Ногами (Müller, Nogami, 1971). Ферниш впервые отметил внутренние несогласия между ламеллами и интерпретировал их как следы прижизненного повреждения и регенерации. Позднее Хасс повторил эти наблюдения и использовал следы регенерации как доказательство центростремительного роста конодонтовых элементов.

У современных организмов известны два типа регенерации тканей – физиологическая и репаративная (Катинас, 1996). Физиологическая регенерация проявляется как постоянное обновление ткани в течение жизни организма, а репаративная – как восстановление ткани в ответ на повреждение. В случае с конодонтовыми элементами к физиологической регенерации можно достаточно условно отнести нарастание вещества конодонтового элемента в периоды роста после периодов активного функционирования. Условность такого отнесения обусловлена периодическим, а не постоянным, характером этого процесса и тем, что фактически происходит не физиологическая замена твердой ткани через резорбцию и секрецию, а ее нарастание после частичного механического истирания. Именно этот тип регенерации описал в свое время Ферниш. К репаративной регенерации явно относятся сращения сломанных зубцов и отростков элементов, а также восстановление утраченных (обломанных) частей зубцов и отростков. Этот тип регенерации подробно рассмотрен в работах Мюллера и Ногами.

Следы репаративной регенерации использовались различными исследователями в функциональных интерпретациях (Donoghue, 1996; Zhuravlev, 1998) и реконструкциях пространственного расположения элементов в аппарате (Zhuravlev, 1998). Однако механизмы и гистологические аспекты регенерации известны значительно хуже.

Цель данной работы – рассмотреть морфологические и гистологические особенности репаративной регенерации корональной части конодонтовых элементов на примере позднедевонских и раннекаменноугольных форм.

Материалом для работы послужили коллекции конодонтовых элементов из среднефранских мелководных отложений Главного девонского поля и нижнекаменноугольных разнофациальных шельфовых отложений Северного Урала. Всего было проанализировано более 800 образцов, в 172 из которых обнаружены конодонтовые элементы со следами регенерации. Распределение элементов со следами регенерации неравномерное: они содержатся в 14–45% образцов из мелководных отложений и в 8% образцов из относительно глубоководных отложений. Содержание регенерированных элементов в образцах составляет в среднем 2–5%.

Следы регенерации наблюдаются на всех типах элементов, но наиболее часто (в процентном отношении к общему количеству элементов данного типа) на А и Рb элементах, а реже всего на I элементах (табл. 1). В какой-то мере это соотношение отражает функциональную дифференциацию элементов – чаще повреждаются и регенерируются режущие Рb и хватающе-удерживающие А элементы (Журавлев, 2002).

Прижизненным повреждениям с последующей регенерацией более всего были подвержены верхние части зубцов, гораздо реже – части листа, стержня или платформы. Для среднефранских рамиформных (S и M) элементов было рассмотрено распределение регенерированных частей не только по типам элементов, но и по положению внутри элемента. Всего проанализировано 33 элемента со следами регенерации, большинство из которых входило в аппарат “Polygnathus” rossicus Zhuravlev (Zhuravlev, 2000). Оказалось, что чаще ломались и восстанавливались зубцы заднего

Таблица 1. Частота встречаемости следов регенерации корональной части конодонтовых элементов (на материале из среднефранских и нижнекаменноугольных отложений)

Типы элементов	M	S	Pb	Pa	A	I
Элементы со следами регенерации	47 (2.7%)	162 (2.1%)	101 (8.1%)	144 (2.7%)	6 (7.0%)	2 (1.2%)
Всего элементов	1751	7825	1241	5343	86	169

стержня и гораздо реже главный зубец и зубцы переднего стержня (табл. 2).

Изучение регенерированных частей конодонтовых элементов показало, что регенерация отражается как в морфологии элемента, так и в распределении твердых тканей и текстур микроорнаментации.

Морфологически зоны регенерации зубцов представляют собой уступ на поверхности элемента (рис. 1а, 1з). В процессе регенерации высота уступа снижается, и он постепенно сглаживается. За счет этого следы завершившейся регенерации трудны для обнаружения.

Регенерация частей платформы, листа или стержня встречается намного реже, чем регенерация зубцов – всего в 0.6% изученных образцов. Морфологически эта разновидность регенерации проявляется в виде швов, изломов или ступенек на платформе или листе (рис. 1а, 1з). В большинстве случаев, если регенерируется значительная часть элемента, она получается меньше оригинальной, часто с аномалиями в морфологии.

Для зон регенерации характерно существенное изменение микроорнаментации. Особенно хорошо это заметно в зонах регенерации зубцов. Они характеризуются регулярной текстурой микроретикуляции, тогда как нормальная поверхность зубцов покрыта линейной или стриатной текстурой (Zhuravlev, 2001; Журавлев, 2002). Регенерация краевых частей платформы Pa элементов также осуществляется через формирование регулярной текстуры микроретикуляции (рис. 1з). Следует отметить, что регулярная и гранулярная текстуры микроретикуляции характерны для любых зон активного роста конодонтового элемента, поскольку они обеспечивают максимальное соотношение секретируемого вещества и площади, на которой эта секреция происходит (Журавлев, 2002).

В распределении твердых тканей регенерация проявляется наиболее ярко. Вне зависимости от

Таблица 2. Частота регенерации зубцов в различных частях S и M элементов аппарата “*Polygnathus*” gossicus Zhuravlev из среднего франа Главного девонского поля

Часть элемента	Передний стержень	Главный зубец	Задний стержень
Количество случаев регенерации зубцов	6 (18%)	7 (21%)	20 (61%)

того, какая ткань слагала поврежденную часть элемента, на первых этапах регенерация происходит за счет ламеллярной ткани (рис. 2в, 2з). При этом в случае регенерации зубца формируется невысокий бугорок, закрывающий поверхность излома (рис. 1б, 2в). На следующей стадии высота бугорка растет, и его форма приближается к первоначальной форме зубца, но рост все еще происходит за счет ламеллярной или параламеллярной ткани. Третья стадия регенерации характерна для зубцов, в которых исходно присутствовало ядро из белого вещества. В противном случае регенерация заканчивается второй стадией. На третьей стадии восстанавливается нормальный рост зубца и начинает формироваться ядро из белого вещества (рис. 1д–1ж, 2д). При этом вторая стадия может быть очень сокращенной, и ламеллярная ткань образует только узкую “шовную зону”, часто практически незаметную (рис. 1е, 1ж).

Белое вещество конодонтовых элементов регенерируется, как правило, за счет белого вещества (рис. 1д–1ж), реже (когда третья стадия регенерации отсутствует) – за счет ламеллярной или параламеллярной ткани (рис. 1в); ламеллярная ткань регенерируется только за счет ламеллярной ткани (Журавлев, 2002).

Существует специфический вариант регенерации конодонтовых элементов, когда происходит срастание сломанных частей. Однако он реализуется крайне редко – в изученной коллекции есть только один S элемент со сросшимся зубцом.

Особенности повреждения и регенерации конодонтовых элементов связаны со спецификой их роста. Предполагается, что он был периодическим и чередовался с периодами функционирования конодонтовых элементов (Bengtson, 1976). В периоды роста элементы втягивались в складку секреторного эпителия, а в периоды функционирования были лишены покрова из мягкой ткани. При этом, поскольку повреждение твердых тканей происходило в основном не в фазу роста элементов, когда они были покрыты секреторным эпителием, а в фазу функционирования, то секреторная ткань повреждалась очень редко. Поэтому регенерация твердых тканей осуществлялась в целом как продолжение нормального роста элемента. Наблюдаемые изменения структур микроорнаментации в зоне регенерации отвечают, скорее всего, не специфическому отклику секреторного эпителия на повреждение коно-

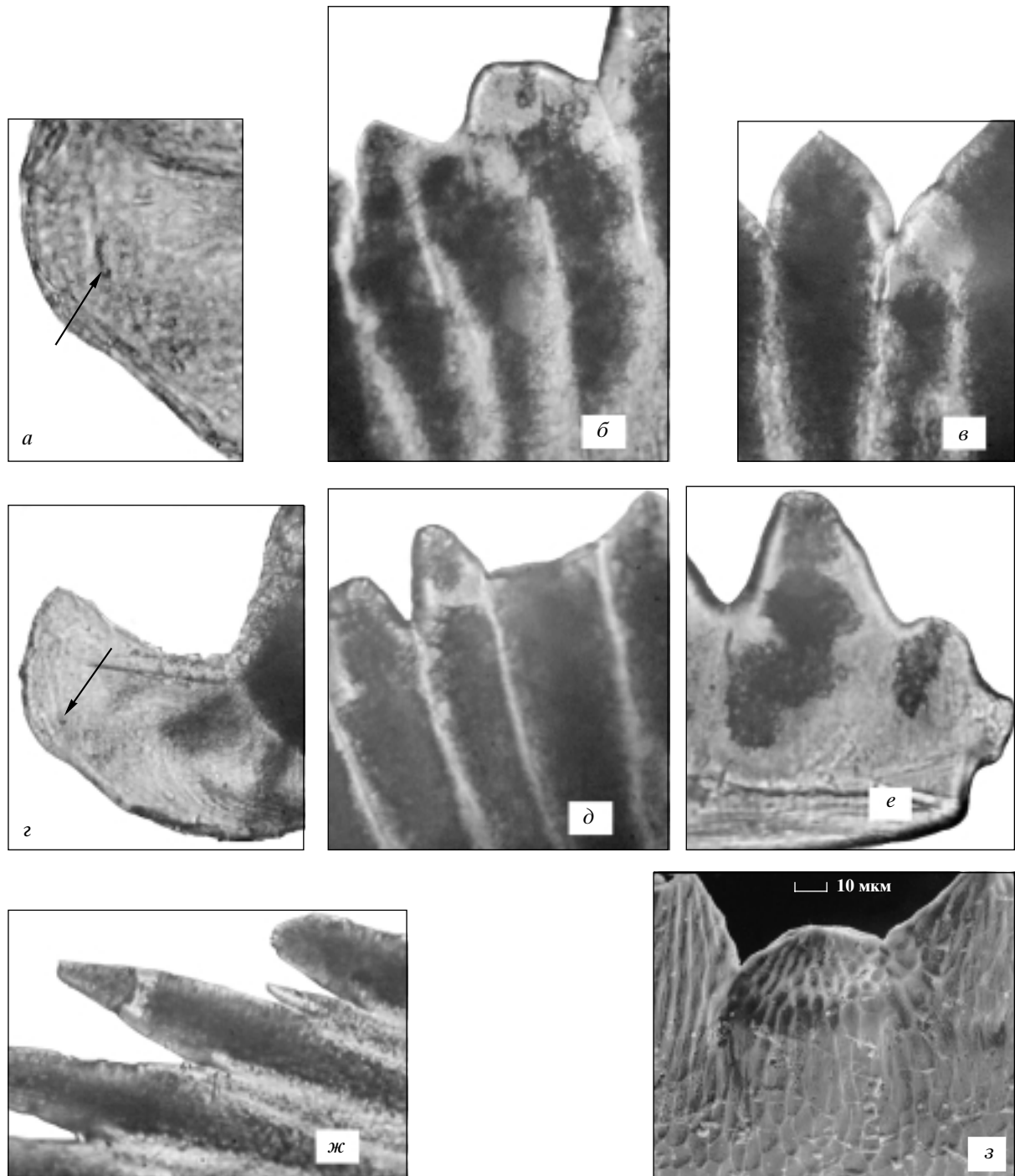


Рис. 1. Следы регенерации корональной части конодонтовых элементов: *a, z* – регенерированная часть платформы *Pseudopolygnathus oxurageus* Lane, Sandberg et Ziegler: *a* – $\times 100$, *z* – $\times 50$; обр. 13v, Северный Урал, р. Подчерем; турне, зона *Siphonodella quadruplicata*; стрелкой показана поверхность регенерации; *б* – первая стадия регенерации зубца в свободном листе “*Polygnathus*” *rossicus* Zhuravlev ($\times 50$); обр. 5102/2; оз. Ильмень; фран, зона *Polygnathus pollocki*; *в* – вторая стадия регенерации зубца в задней части листа *Mehlina gradata* (Youngquist) ($\times 50$); обр. 5132/1C; оз. Ильмень; фран, зона *Polygnathus pollocki*; *д* – третья стадия регенерации зубца в средней части листа *M. gradata* ($\times 50$); обр. 5132/0; оз. Ильмень; фран, зона *Polygnathus pollocki*; *е* – третья стадия регенерации зубца в задней части листа *M. gradata* ($\times 50$); обр. 5132/0; оз. Ильмень; фран, зона *Polygnathus pollocki*; *ж* – третья стадия регенерации зубца Sb элемента ($\times 50$); обр. 1003/6–1; оз. Ильмень; фран, зона *Polygnathus pollocki*; *з* – микроорнаментация в зоне регенерации зубца свободного листа *Siphonodella quadruplicata* (Branson et Mehl) ($\times 500$); обр. 332/Tn20-4; Приполярный Урал, руч. Константинов; турне, зона *Siphonodella quadruplicata*.

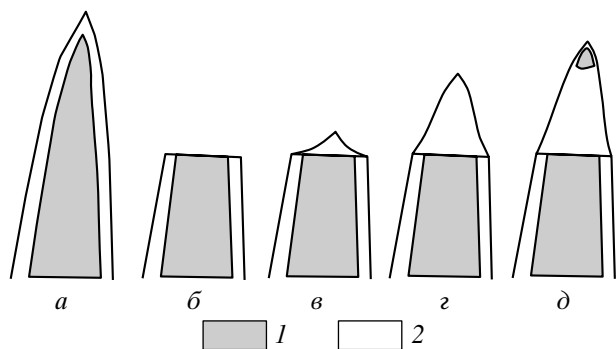


Рис. 2. Схема стадий регенерации зубца конодонтового элемента: *а* – исходный зубец, *б* – обломанный зубец, *в* – первая стадия регенерации, *г* – вторая стадия регенерации, *д* – третья стадия регенерации. Цифрами обозначены: 1 – белое вещество, 2 – ламеллярная и параламеллярная ткани.

донтового элемента, а реакции на изменение (сокращение) поверхности, на которой происходила секрция вещества.

Из рассмотренного механизма регенерации и достаточно высокой частоты встречаемости следов этого явления можно сделать предположение, что повреждения конодонтовых элементов не имели серьезных физиологических последствий для организма-конодонтоносителя (например, отсутствовали воспалительные процессы), что отличает их от повреждений твердых тканей позвоночных (Катинас, 1996). Иной, по сравнению с позвоночными, механизм регенерации твердых тканей конодонтовых элементов является еще одним аргументом в пользу негомологичности твердых тканей позвоночных и твердых тканей корональной части конодонтовых элементов. Для эмали зубов позвоночных, которая рассматривается как наиболее близкий структурный

аналог твердых тканей корональной части конодонтовых элементов (Donoghue, 2001), естественная регенерация вообще не характерна (Klatsky, Fisher, 1953).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Журавлев А. В.* Гистология и микроскульптура позднепалеозойских конодонтовых элементов. СПб: Геосервис-Плюс, 2002. 94 с.
- Катинас Г. С.* Очерки общей гистологии. СПб: Мед. ин-т, 1996. 138 с.
- Bengtson S.* The structure of some Middle Cambrian conodonts, and the early evolution of conodont structure and function // *Lethaia*. 1976. V. 9. № 2. P. 185–206.
- Donoghue P. C. J.* Mammal-like occlusion in conodonts // *ECOS VI Abstr.* Warszawa, 1996. P. 14.
- Donoghue P. C. J.* Microstructural variation in conodont enamel is a functional adaptation // *Proc. R. Soc. London*. B. 2001. № 286. P. 1691–1698.
- Furnish W. M.* Conodonts from the Prairie du Chien (Lower Ordovician) beds of the upper Mississippi Valley // *J. Paleontol.* 1938. V. 12. № 2. P. 318–340.
- Hass W. H.* Morphology of conodonts // *Journ. Paleontol.* 1941. V. 15. № 1. P. 71–81.
- Klatsky M., Fisher R. L.* The human masticatory apparatus: an introduction to dental anthropology. Brooklyn: Dental Items of Interest, 1953. 246 p.
- Müller K. J., Nogami Y.* Über den Feinbau der Conodonten // *Mem. Faculty Sci., Kyoto Univ. Ser. Geol. Mineral.* 1971. V. 38. № 1. P. 1–87.
- Zhuravlev A. V.* Three-dimension functional reconstruction of Polygnathidae conodont apparatus // *Ichthyolith Issues Spec. Publ.* 1998. № 4. P. 58–59.
- Zhuravlev A. V.* A new polygnathid conodont species from the Upper Devonian (Lower Frasnian) of the East European Platform // *N. Jb. Geol. Paläontol. Mh.* 2000. № 12. S. 715–720.
- Zhuravlev A. V.* Variation in the outline and distribution of epithelial cell imprints on the surface of polygnathacean conodont elements // *Lethaia*. 2001. V. 34. № 2. P. 136–142.