

О.П. Шиловский^{1, 2}, А.С. Бакаев³, Д.В. Киселева⁴

¹ – Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань

² – Музей естественной истории Татарстана, г. Казань
nau@hotmail.ru

³ – Палеонтологический институт РАН, г. Москва

⁴ – Институт геологии и геохимии УрО РАН, г. Екатеринбург

Первая находка кладки ископаемых яиц пермских тетрапод Котельничского местонахождения, Кировская область

Самыми интересными и редкими следами жизнедеятельности организмов (ихнофоссилий) считаются окаменевшая яичная скорлупа, ископаемые яйца и яйца с сохранившимися эмбриональными скелетами внутри [Stein et al., 2019]. Исследование ископаемых яиц и эмбрионов может дать информацию о репродуктивной биологии, онтогенезе, физиологии и эволюционных взаимоотношениях вымерших организмов [Piñeiro et al., 2012].

Среди анамний (рыб и амфибий) могут сохраняться только яйца некоторых хрящевых рыб, в частности акул, благодаря своей плотной оболочке. Гораздо лучше сохраняются яйца амниот. Самый древний известный амниотический эмбрион происходит из ранней перми Южной Америки и принадлежит мелкой водной парарептилии *Mesosaurus* [Piñeiro et al., 2012]. Мезозавры, по всей видимости, не выходили на сушу и были «яйцезиживородящими». При подобном способе размножения яйцо, обладающее очень тонкими покровами, вынашивается в теле матери, получая кислород и воду через оболочку, но питаясь содержимым желточного мешка.

Наиболее древние, свободно развивающиеся яйца известны с ранней юры [Stein et al., 2019], принадлежат завроподоморфам и покрыты кальцинированной скорлупой. Твердая кальцинированная скорлупа сильно повышает шансы яйца быть фоссилизированным и остаться в летописи. Крайне редко в ископаемом состоянии сохраняются яйца с кожистой оболочкой [Unwin, Deeming, 2008]. Среди современных рептилий такая оболочка широко распространена у большинства чешуйчатых (змеи и ящерицы). По всей видимости, первые, свободно развивающиеся яйца тоже были покрыты тонкой кожистой оболочкой и имели крайне низкую вероятность сохраниться в ископаемом состоянии на протяжении столь длительного времени. Большинство находок ископаемых яиц с эмбрионами внутри служат практически единственным способом определения яйцекладущего животного [Unwin, Deeming, 2008] благодаря наличию твердой скорлупы из биоминерализующегося кальцита.

Целью данной работы стало обоснование морфологических, анатомических и геохимических особенностей состава, структуры и степени сохранности клеточных структур первой находки ископаемых яиц пермского возраста, найденных на территории палеонтологического заказника «Котельничское местонахождение парейазавров» на основе сравнительного анализа с достоверными копролитами и гистологией ребра парейазавра [Kiseleva et al., 2019]. Исследована находка 2017 г., представляющая собой скопление (кладку) эллипсоидальных, яйцевидно симметричных на концах ихнофоссилий. Материал изучен на световом оптическом цифровом микроскопе Axio imager vario a2m, СЭМ Carl Zeiss AURIGA CrossBeam с ЭДС Oxford instruments Inca X-Max

(КФУ, оператор Б. Галиуллин). Перед исследованием образцы и шлифы напылялись углеродом.

Для изготовления шлифов разработана и успешно опробована новая методика, заключающаяся в изготовлении двухцветных «таблеток» из небольших образцов (до 5 мм) (автор О.Ю. Андрушкевич). При этом необходимая ориентированная плоскость распила (для последующей шлифовки) совпадает с цветной границей в «таблетке». Подобная методика значительно сокращает время формирования препарата и позволяет контролировать необходимую плоскость шлифовки. На микроскопическом уровне исследованы оболочка, внутренняя структура и костные фрагменты ископаемых яиц, а также гистология ископаемого ребра парейазавра для сравнения.

В отложениях ванюшонковской пачки найдено скопление ихнофоссилий вытянутой, цилиндрической, эллипсоидальной форм, иногда с зауженными яйцевидно симметричными концами, подобных копролитам. Важным тафономическим отличием их от копролитов является именно скопление (рис. 1а), сконцентрированное в одном месте (ямка, норка), а не единичные, разбросанные по слою находки, что свойственно копролитам. Наблюдается различная степень деформации внешней поверхности, на которой имеются остатки красно-фиолетовой оторочки. Внутреннее содержимое отличается от вмещающих красно-коричневых пород ярким красно-бурым цветом. На внешней поверхности иногда также проступают костные остатки. У многих объектов внутри содержимого имеются сохраненные кости и костные фрагменты, располагающиеся как локализованно, так и анатомически последовательно (рис. 1б). Остатки

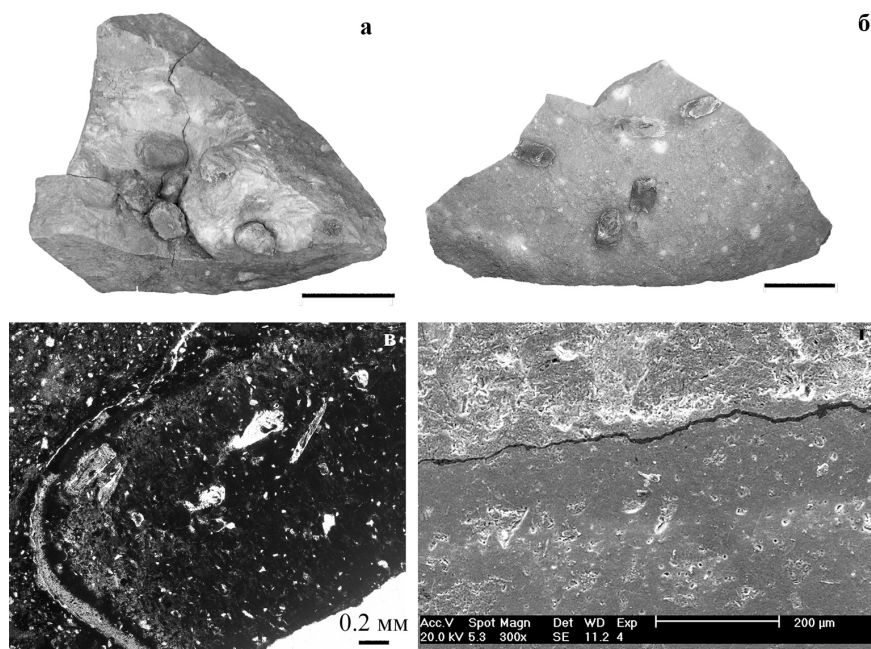


Рис. 1. Скопление (кладка) ископаемых яиц (а); б – вид с обратной стороны, видны локальные костные фрагменты и кости в анатомической последовательности; в – шлиф яйца, оболочки, кости и породы; г – СЭМ фото оболочки: видна разная плотность породы, оболочки и внутреннего содержимого яйца. Рис. а и б – масштаб линейки 2 см.

красно-фиолетового слоя на поверхности объектов, отличающегося по цвету и структуре, могут быть интерпретированы как фрагменты кожистой оболочки яйца (рис. 1в, г).

В составе оболочки и внутренней части фиксируются интенсивные колебания фосфат-ионов, обусловленные наличием апатита, а также интенсивные колебания Fe-O в Fe_2O_3 . Интенсивность колебаний фосфат-ионов убывает в направлении к границе с оболочкой и практически исчезает в ней, что подтверждается данными ЭДС картирования по фосфору. В то же время, интенсивность колебания Fe-O возрастает в направлении оболочки и становится в ней максимальной. Наличие Al, Fe и Ca в оболочке может свидетельствовать об образовании глинистых минералов. Один из возможных вариантов fossilization кожистой скорлупы является процесс полного замещения оболочки глинистыми минералами после ее растворения [Unwin, Deeming, 2008].

Установленные особенности дают возможность утверждать, что впервые в пермских отложениях найдена ископаемая кладка яиц тетрапод. Отличительной особенностью извлеченных костей из внутренней субстанции яйца является их превосходная сохранность – никаких следов абразии и бактериальной мацерации, которые свойственны костям, испытавшим воздействие процессов пищеварения. Исследование шлифов костей на световом микроскопе показало наличие первичной костной ткани (рис. 2а), которая появляется во время эмбриогенеза и характеризуется неупорядоченным

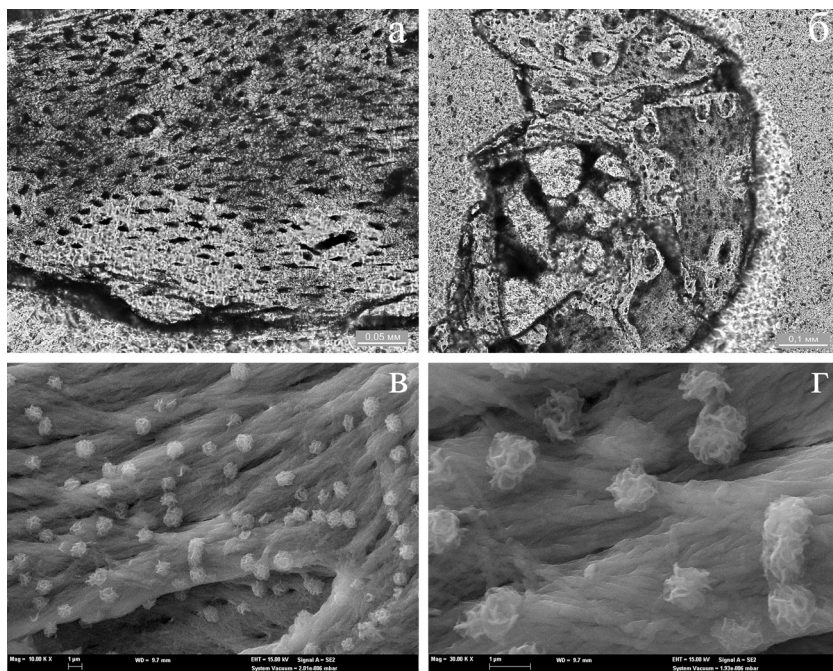


Рис. 2. Первичная кость из внутренней субстанции яйца со множеством остеоцитов в лакунах (а); первичные остеоны и неупорядоченная структура первичной кости из вмещающей породы около яйца (б); СЭМ-изображение неупорядоченных коллагеновых волокон с остеобластами эмбриональной костной ткани (в); остеобласты на поверхности формирующейся костной балки (г).

расположением коллагеновых волокон, присутствием первичных остеонов и относительно большим содержанием остеоцитов [Ленченко, 2019]. Присутствие только первичных остеонов указывает на то, что кости принадлежат ювенильной особи или эмбриону. Неполная сохранность скелетов может объясняться их неполным окостенением.

Тот факт, что кости выступают на поверхность объектов, объясняется дегидратацией в процессе диагенеза, приведшей к уменьшению размеров самих яиц, деформации их поверхности и разрыву оболочки. Все это сказалось на различной степени сохранности как самих яиц, так и их содержимого, что косвенно подтверждается нахождением разрозненных эмбриональных костей во вмещающей породе около яиц (рис. 2б).

СЭМ подтвердила первичную костную ткань. На полученных изображениях отчетливо видны неупорядоченные спутанные коллагеновые волокна (рис. 2в), а также псевдоморфозы по клеткам костной ткани (остеобластам) (рис. 2г), обеспечивающим остеогенез скелета эмбриона. В отличие от бактериальных клеток, чья клеточная оболочка жестко определяет их морфологию (кокки, бациллы и т. д.), изученные клетки имеют сложную форму (см. рис. 2г) за счет имеющихся выростов на поверхности – псевдоподий.

Таким образом, подтверждено наличие первичной костной ткани, которая появляется во время эмбриогенеза. Установлено обилие клеток костной ткани, интерпретируемых как остеобласты, на неупорядоченных коллагеновых волокнах во внутренних полостях костного матрикса, что говорит об интенсивном остеогенезе скелета эмбриона, что с учетом тафономии исследованной находки позволяет утверждать о первой находке кладки ископаемых яиц пермских тетрапод.

Литература

- Ленченко Е.М. Цитология, гистология и эмбриология: учебник для академического бакалавриата. М.: Юрайт, 2019. 355 с.
- Piñeiro G., Ferigolo J., Meneghel M., Laurin M. The oldest known amniotic embryos suggest viviparity in mesosaurs // *Historical Biology*. 2012. Vol. 24 (6). P. 620–630.
- Kiseleva D., Shilovsky O.P., Shagalov E. Composition and structural features of two Permian parareptile (*Deltavjatia vjatkensis*, Kotelnich Site, Russia) bone fragments and their alteration during fossilization // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2019. Vol. 526. P. 28–42.
- Stein K., Prondvai E., Huang T., Baele J.-M., Sander P. M., Reisz R. Structure and evolutionary implications of the earliest (Sinemurian, Early Jurassic) dinosaur eggs and eggshells // *Scientific Reports*. 2019. 9 (1).
- Unwin D.M., Deeming C.D. Pterosaur eggshell structure and its implications for pterosaur reproductive biology // *Zitteliana*. 2008. P. 199–207.