

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОРОДСКОЙ ДВОРЕЦ ТВОРЧЕСТВА ЮНЫХ
ЛАБОРАТОРИЯ ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ И БИОМОНИТОРИНГА «ЭФА»

**Особенности износа зубов представителей
Poroleperiformes из девонских отложений р.Лемовжа,
Ленинградская область**

Работу выполнил:

**Невский Виктор Владимирович ,
ГБОУ 116, 9 класс**

Руководитель:

**Колчанов Вениамин Вадимович,
педагог доп. образования,
СПБГДТЮ**

Санкт-Петербург

2022

Оглавление

Введение	3
Обзор Литературы	5
Материал и методы	6
Результаты	7
Обсуждение.....	12
Выводы	14
Благодарности.....	14
Список литературы	15

Введение

Девонский период является одним из ключевых моментов в эволюции позвоночных. Именно в девоне происходит активная радиация всех классов рыб. Наибольших масштабов эти процессы достигают в среднем девоне, в особенности среди представителей класса лопастеперых рыб (*Sarcopterygii*): появляются и быстро достигают значительного многообразия крупные современные клады *Dipnomorpha* и *Tetrapodomorpha*.

Одним из наиболее интересных местонахождений среднедевонского возраста в Ленинградской области являются обнажения р. Лемовжа.



Рис.1. Географическое положение среднедевонских отложений на территории р. Лемовжа (Волосовский район, Ленинградская область, Россия) (карта с сайта [google/maps.com](https://www.google.com/maps)). Территория сбора материала указана красной окружностью.

Данные обнажения состоят из двух крупных пластов: глинисто-мергельно-доломитовых пород наровского горизонта и косослоистых красных песчаников аракулякского горизонта (Геология СССР, 1971). Ископаемые остатки в плотных породах наровского горизонта представлены фрагментами скелетов, часто в сочленении, различных среднедевонских рыб. Ископаемые остатки в породах аракулякского горизонта представлены изолированными

чешуями, зубами или костями тех же рыб. Несмотря на то, что ископаемые остатки костей в сочленении, характерные для наровского горизонта, дают гораздо больше информации для изучения, изолированные остатки зубов и чешуй из аракюлакского горизонта, также могут быть использованы для изучения как морфологических, так и палеобиологических особенностей примитивных саркоптеригий.

Большинство исследований по ископаемым среднего девона сосредоточены на группах, входящих в состав Tetrapodomorpha, как предковых форм для первых наземных позвоночных. В то же время эволюция и биология примитивных среднедевонских представителей Dipnomorpha, а именно многочисленных Porolepiformes (Поролепиформы), остается малоизученной.

Значительная часть изолированных зубов Porolepiformes из отложений аракюлакского горизонта р. Лемовжа, найденных во время экспедиций Лаборатории экологии и биомониторинга ЭФА в 2017-2019 году, обладают хорошо сохранившимися зонами износа со следами естественной истертости. Изучение характера этой истертости может пролить свет на некоторые особенности палеобиологии среднедевонских представителей Porolepiformes, такие как рацион и характер(тип) питания.

Целью данной работы является определение особенностей износа зубов среднедевонских представителей Porolepiformes из отложений р. Лемовжа, Ленинградская область.

Для этого были поставлены следующие задачи:

- 1) Определить принадлежность изучаемого материала
- 2) Определить характер стертости зубов
- 3) Определить причины стирания данных зубов

Обзор Литературы

Общие сведения о Porolepiformes

Отряд Porolepiformes представляет собой консервативную группу, включающую небольшое количество родов распределенных по двум семействам Porolepididae и Holoptychiidae (Long, 2011). Мелкие и крупные особи, населявшие соленые и континентальные водоемы девона. Форма тела вальковатая. Голова короткая и относительно широкая. Судя по внешнему облику, скорее всего, относятся к подстерегающим придонным хищникам, обладавшим электрорецепцией (Long, 2011).

Череп представлен двумя блоками обладающими слабой подвижностью. Парасфеноид обычно не достигает этмоидной области.

Нижняя челюсть широкая и овальная в поперечном сечении. Имеется три короноидных ямы. На infradentalia могут присутствовать вырезки сенсорных ям, вероятно, предназначенных для электрорецепции. Передний конец челюсти занят парасимфизной пластинкой. Имеется одна симфизная кость, представленная парасимфизной пластинкой, иногда присутствуют другие симфизные кости между ветвями нижней челюсти.

Озубление на парасфеноиде представлено длинным срединным гребнем, покрытым однорядно расположенными дентиклями, либо полем шагрени разной протяженности. В небной области присутствует две парные небные ямы (Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран, 2004).

Анатомические термины

При описании зубов в данной работе применяются анатомические термины положения, связанные с направлением поверхности зуба относительно центра ротовой полости. Лабиальная сторона – поверхность зуба, направленная от центра ротовой полости, к «щеке». Лингвальную сторона – поверхность зуба, направленная внутрь ротовой полости, к «языку».

Поверхностью истирания или зоной износа в данной работе называется любая часть поверхности зуба, поврежденная в результате его прижизненного использования. Поверхности истирания, образующиеся за счет взаимодействия между зубами, то есть в результате окклюзии – называются окклюзионными поверхностями.

Материал и методы

Материал, используемый в данной работе, представлен изолированными симфизным и нёбными зубами представителей *Porolepiformes*, обнаруженными в аракюлакском горизонте отложений р. Лемовжа.

Все окаменелости, используемые в данной работе, были найдены в ходе экспедиций Лаборатории экологии и биомониторинга ЭФА в 2018-2019гг. с помощью просеивания и промывки девонского песчаника, а также во время поверхностного сбора окаменелостей из осыпей.

Все образцы хранятся в коллекции кафедры зоологии позвоночных СПбГУ.

Результаты

Систематическая часть

Sarcopterygii Romer ,1955

Dipnomorpha Ahlberg,1991

Porolepiformes Berg,1937

Porolepididae Woodward,1891

Porolepididae indet.

Материал: изолированные небные зубы, симфизный зуб в сочленении с частью парасимфизной пластинки.

Описание: Небные зубы конусовидной формы, округлые в сечении, ближе к вершине – почти овальные сдавленные в лингвально-лабиальном направлении; вершина у целых, нестертых, зубов слегка загибается на лингвальную сторону.

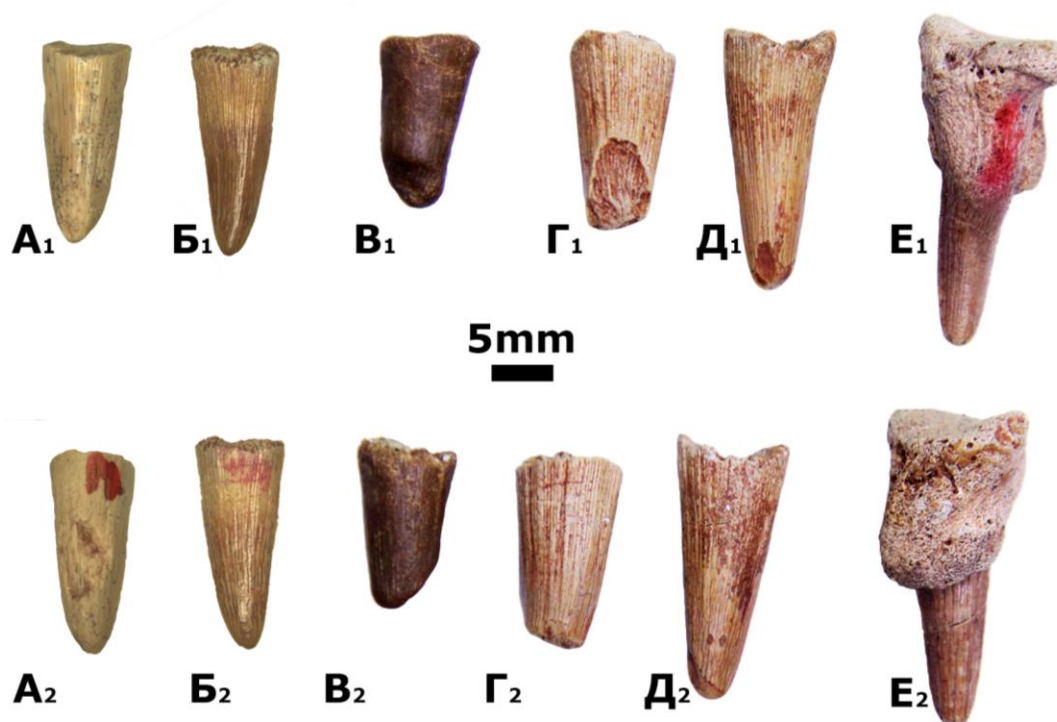


Рис. 2. Зубы *Porolepididae* indet. из отложений аракулакского горизонта р. Лемовжа. А – Д: Небные зубы :А - №1, Б - №2, В - №3, Г - №4, Д - №5, Е – Симфизный зуб, №6; Вид с лингвальной – 1, и с лабиальной – 2, стороны.

Внешняя поверхность покрыта рядами небольших вертикальных гребней и тонких бороздок, как с лингвальной, так и с лабиальной сторон. По передней и задней кромке зуба проходят укрупненные гребневидные кили, более выраженные в верхней части.

Симфизный зуб (рис. 3) имеет слабоизогнутую S-образную форму. Два продольных кия слабо выражены по всей вертикали зуба. Внешняя поверхность, как и у небных зубов несет ряд тонких борозок с обеих сторон. Симфизный зуб располагается на парасимфизной пластинке. С лабиальной стороны перед зубом на пластинке проходит гребень, на котором имеются округлые маленькие ямки, предназначенные для размещения краевых зубов верхней челюсти при закрытии рта.

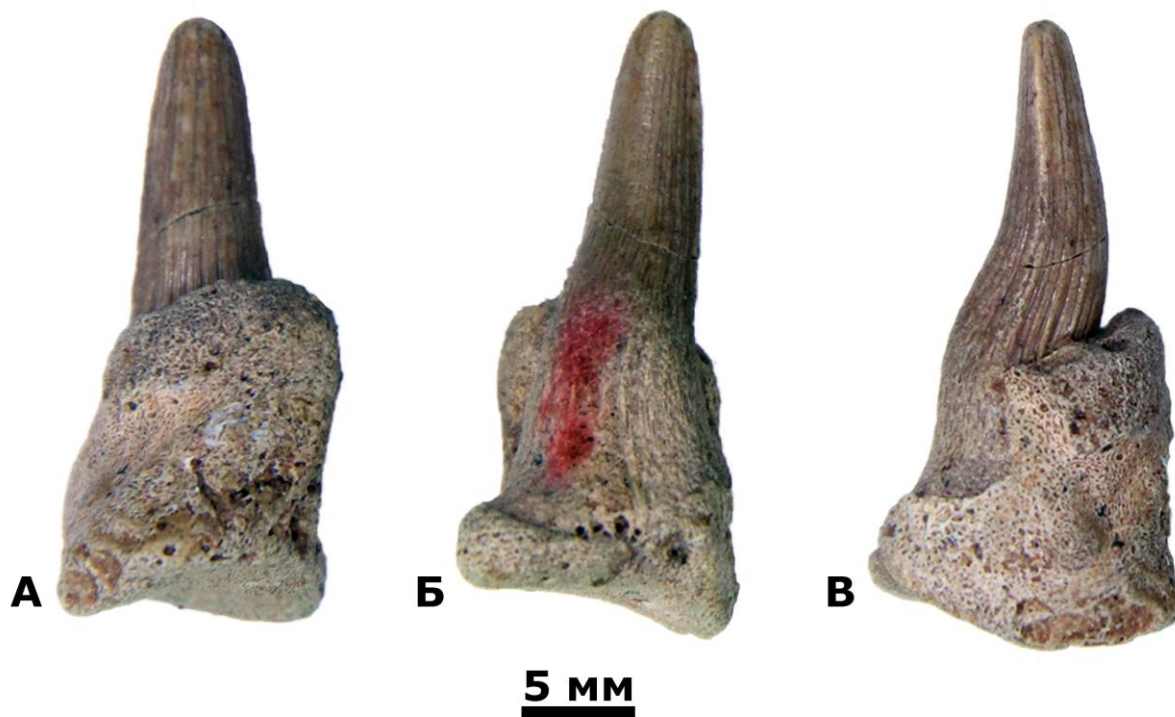


Рис.3. Симфизный зуб №1 в сочленении с парасимфизной пластинкой, А – лабиально, Б – лингвально, В – латерально.

Характер стертости

Большинство из изученных зубов имеют поверхности истирания сложной формы. Размеры и расположение этих поверхностей отличаются у зубов с разной степенью стертости.

Для наименее стертых небных зубов характерно наличие небольших сходных по форме ромбовидных зон износа, расположенных на вершине зуба (рис.3).

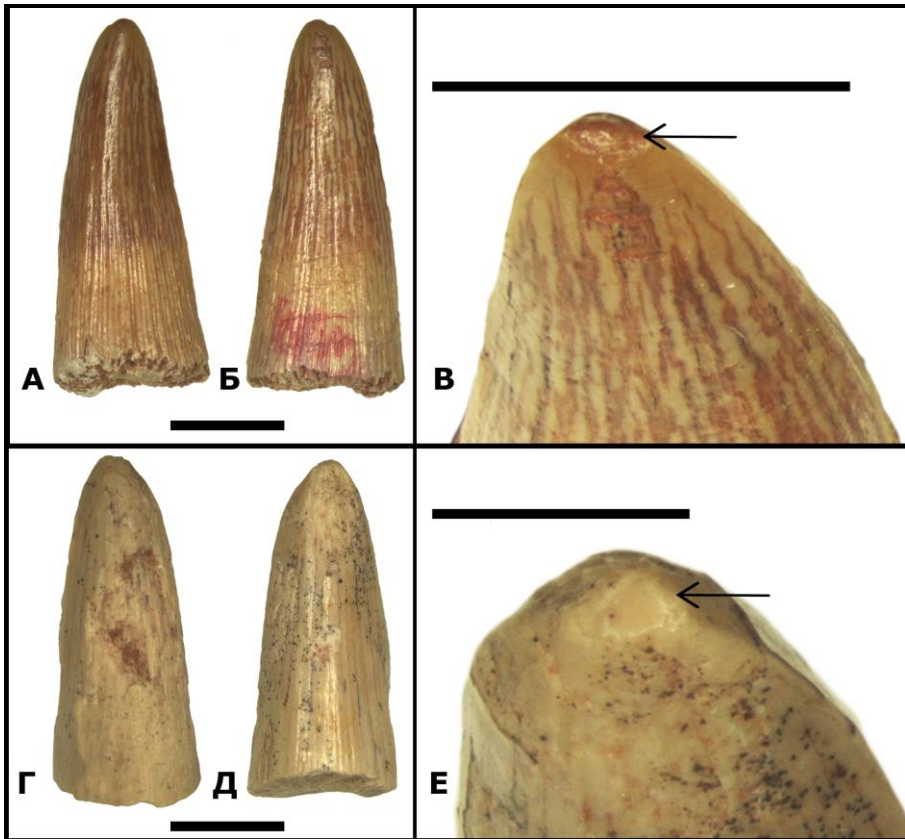


Рис.4. Небные зубы с слабой степенью стёртости. А – зуб №2, вид с лингвальной стороны, Б – зуб №2, вид с лабиальной стороны, В – зуб №2, зона износа на вершине, Г – зуб №1, вид с лингвальной стороны, Д – зуб №1, вид с лабиальной стороны, Е – зуб №1, зона износа на вершине. Черная линия на всех изображениях - 5мм.

У более стертых небных зубов эти зоны износа заходят на лингвальную сторону и имеют форму эллипсов, растянутых от вершины к основанию зуба (рис. 5). Кроме того, на таких зубах заметны небольшие зоны износа в верхней части на лабиальной стороне.

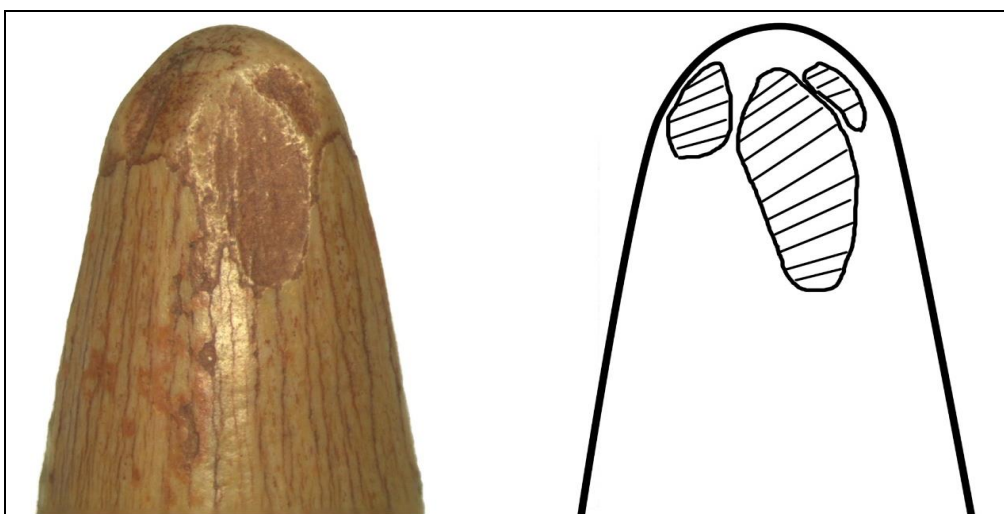


Рис. 5. Зона износа на лингвальной поверхности небного зуба № 5

Наиболее сильно стертые нёбные зубы имеют крупные зоны износа как с лингвальной, так и с лабиальной сторон. Эти зоны износа имеют форму полукруга, хорда которого расположена вдоль антерио-постериальной оси зуба. Зона износа на лингвальной поверхности при этом значительно больше (рис. 6).

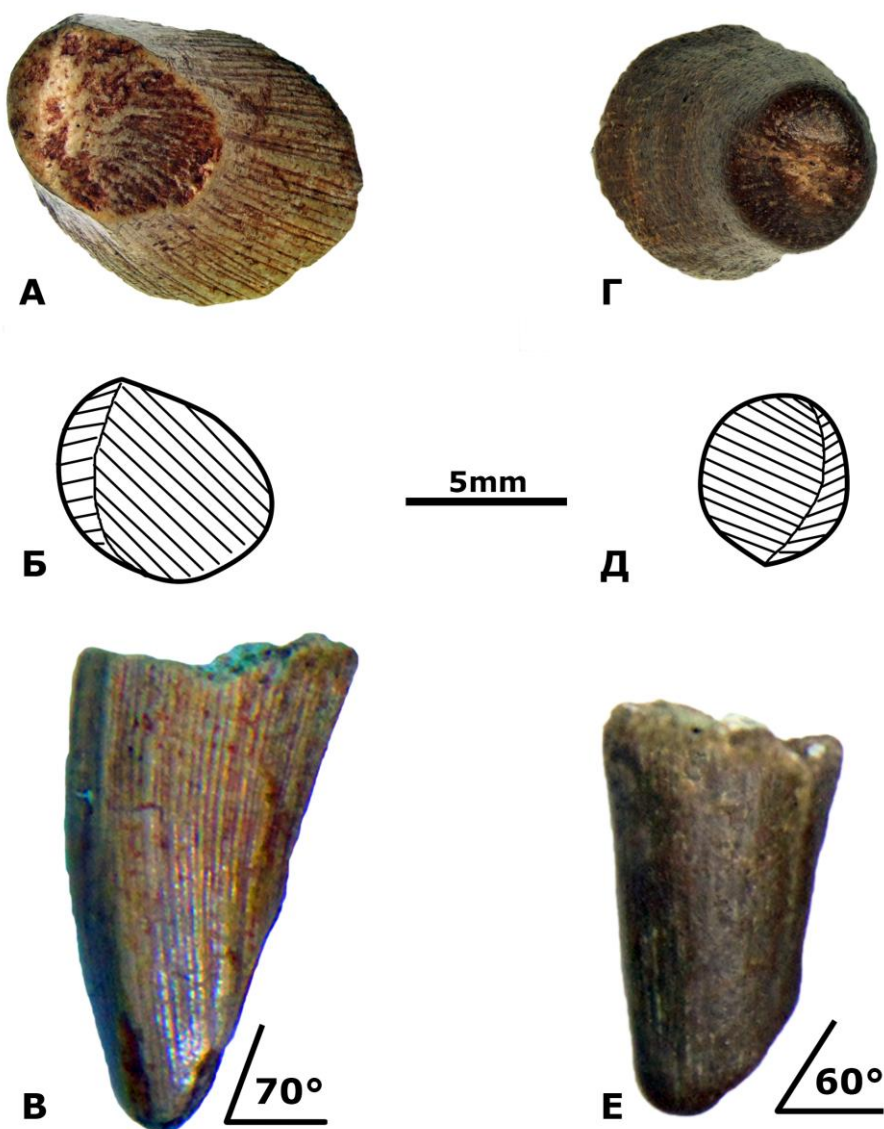


Рис. 6. Поверхности износа на сильно стертых нёбных зубах. А – зуб №4, вид сверху; Б – интерпретация вида фасетки истирания зуба №4; В – вид на латеральную поверхность зуба №4 с указанием угла наклона окклюзионной поверхности; Г – зуб №3, вид сверху; Д – интерпретация вида фасетки истирания зуба № 3; Е - вид на латеральную поверхность зуба №3 с указанием угла наклона окклюзионной поверхности.

Степень стертости симфизного зуба достаточно высокая, стертые участки имеются на всей поверхности зуба. Наиболее крупная зона износа расположена на вершине зуба и не имеет определенной формы (рис. 7).

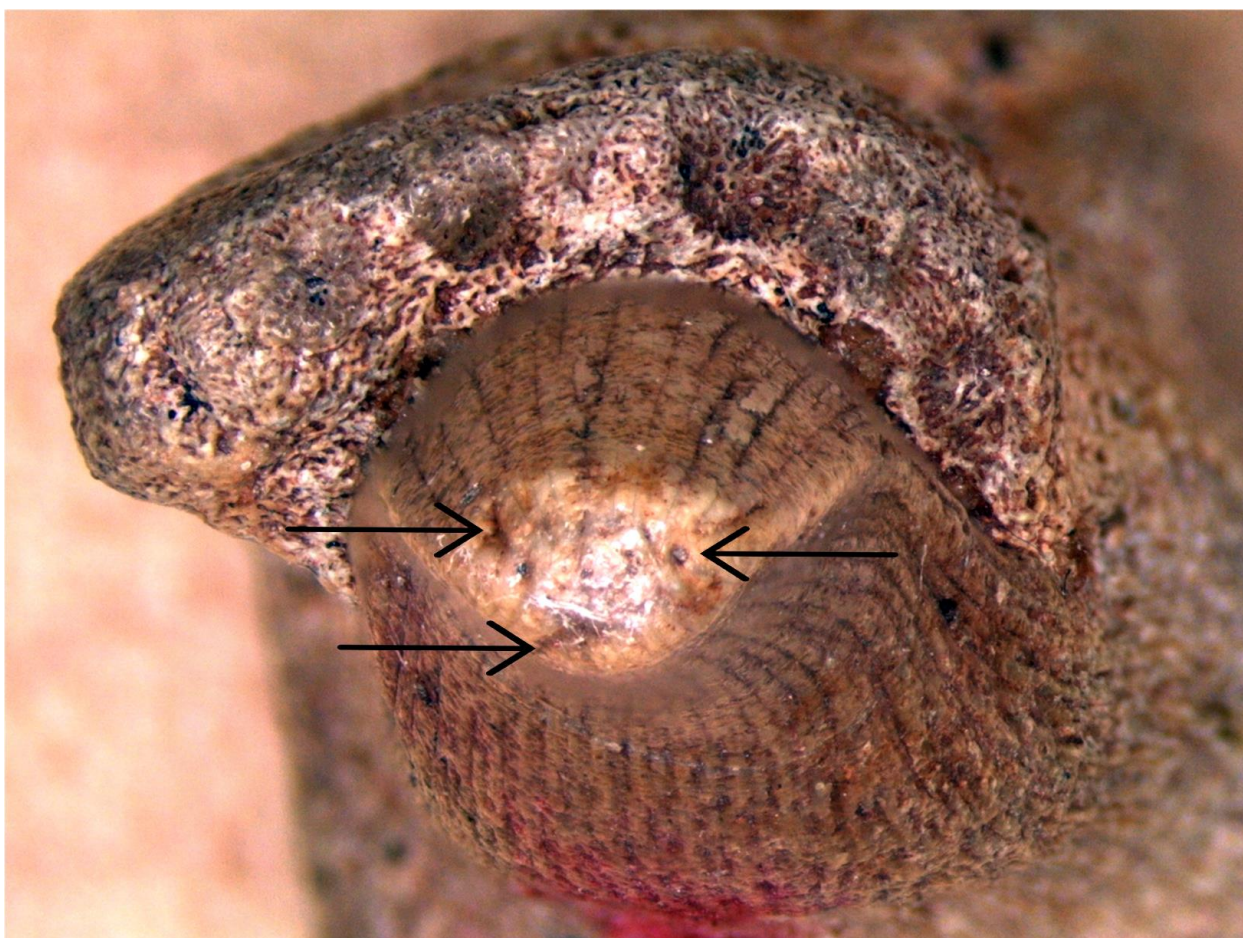


Рис.7. Зоны истирания на поверхности симфизного зуба (№6).

Обсуждение

Зоны износа на зубах различных челюстноротых могут появляться вследствие питания твердой пищей, наличия сложных паттернов перетирания растительной пищи или за счет окклюзии зубов друг с другом.

Представители *Porolepiformes* доминировали в ихтиофаунах среднего девона наряду с крупными панцирными рыбами и двоякодышащими, занимая нишу крупных и среднеразмерных хищников. В их рацион входили мелкие саркоптеригии, акантоды и панцирные бесчелюстные – добыча с твердыми покровами (Long, 2011), на что и указывает наличие простых по форме зон износа на вершинах слабо истертых нёбных зубов.

Однако, наиболее стертые зубы, описанные в данной работе, имеют более сложную зону истирания, которая могла образоваться только в результате окклюзии зубов верхней и нижней челюсти.

Представленные в работе нёбные зубы обладают различными вариациями поверхностей износа разных размеров, демонстрируя различные стадии процесса истирания. Относительно новые зубы обладают лишь небольшими зонами износа: быстро развивающаяся зона на вершине зуба, связанная с ударным воздействием на твердую пищу, и несколько небольших участков на лингвальной и лабиальной сторонах зуба, связанные с окклюзионными взаимодействиями. По мере использования зуба эти зоны увеличиваются и в конечном итоге сливаются в площадку сложной формы, как видно на зубах №5 и №6. Данные зубы имеют сходные размеры, и, несмотря на отличия в степени стертости, обладают сходным углом наклона этой площадки (60-70°). Такое сходство зон истирания может указывать на идентичность процесса истирания у всех представителей данного вида *Porolepididae* (по крайней мере, для представителей из палеофауны отложений Лемовжи). Кроме того, это сходство также подтверждает окклюзионную природу данного процесса, так как случайные ударные взаимодействия с твердыми покровами добычи привели бы к более случайной форме поверхностей истирания, как это видно на примере симфизного зуба, описанного в данной работе.

Степень стертости симфизного зуба достаточно высокая, с шероховатыми зонами истирания, сосредоточенными как на самой вершине, так и в верхней части боковых поверхностей. Такое расположение поверхностей истирания говорит о том, что зуб стирался главным образом за счет ударного взаимодействия с покровами добычи.

Симфизная спираль поролепиформ не обладала высокой подвижностью, как например, у более примитивных лопастеперых рыб (*Onychodontiformes*) или хрящевых рыб из отряда *Eugeneodontiformes* (таких как *Helicoprion*) ().

Onychodontiformes (Ониходонтиды) обладали высоким интеркраниальным кинетизмом и высокоподвижной симфизной спиралью в челюсти, однако у них отсутствовали массивные небные и короноидные зубы. Это позволяло им наносить быстрые и сильные укусы (Andrews, et al., 2006), но в тоже время не позволяло им охотиться на более защищенную добычу из-за недостаточной прочности такой конструкции черепа.

Если говорить о представителях *Eugeneodontiformes* – *Helicoprion* обладал ограниченной подвижностью симфизной зубной спирали. Согласно Ramsay et al. (2015), у животных с твердыми покровами была тенденция выскальзывать из пасти *Helicoprion*, как раз за счет наличия зубной спирали, поэтому он был более приспособлен поедать пищу с мягкими покровами. Согласно современным представлениям, *Eugeneodontiformes* являются родственной группой современным Цельноголовым (*Holocephali*) (Tapanila et al., 2013), одним из основных эволюционных трендов которых является переход к голостилии и дурофагии.

У представителей *Porolepiformes* симфизная зубная спираль не обладала подвижностью, но при этом они обладали массивными короноидными и небными зубами лабиринтодонтного типа, что позволяло выдерживать большие нагрузки при укусе и охотиться на более защищенную добычу. Характер стертости небных и короноидных зубов подтверждает тот факт, что в рацион поролепиформ входила добыча с твердыми покровами. Зубы симфизной спирали при этом могли использоваться как для захвата и удержания более мелкой добычи – моллюсков и ракообразных, подобно тому, как это делают современные зубатки (*Anarhichas*), так и для произведения мощного укуса при охоте на крупную добычу, на что и указывает характер стертости симфизного зуба, изученного в данной работе.

Ближайшими современными родственниками поролепиформ являются *Dipnoi* (двоякодышщие) (Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран, 2004). Современные двоякодышщие представлены единственным отрядом *Ceratodontiformes* (Рогозубообразные), которые являются дурофагами. Переход к дурофагии произошел достаточно рано в эволюции двоякодышщих, уже девонские формы обладали акинетичным черепом и специализированными зубными пластинами.

Таким образом, мы можем выявить интересную эволюционную тенденцию у рыб, обладающих подвижной симфизной зубной спиралью, к её замещению на неподвижные зубные пластинки, развитию акинетичного черепа и перехода к специализированной дурофагии.

Выводы

1. Зубы, изученные в работе принадлежат *Porolepididae* indet.
2. Поверхности износа на изученных зубах являются как следствием окклюзии, так и механического воздействия твердой пищи.
3. Характер износа изученных зубов *Porolepididae* indet. указывает на то, что в рацион данных хищных рыб на постоянной основе входила добыча с развитыми покровными окостенениями.

Благодарности

Благодарю моего научного руководителя Вениамина Вадимовича Колчанова за консультации и помощь при написании работы, предоставленный материал, приобретенные навыки и знания в процессе работы.

Также выражаю признательность Павлу Петровичу Скучасу за приобретенные знания и помощь в работе.

Список литературы

- 1) Геология СССР. Том I. Ленинградская, Псковская и Новгородская области. Геологическое описание/ Селиванова В. А., Кофман В. С.. - «Недра», М., 1971г.
- 2) Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы/ Афанасьева О.Б., Воробьева Э.И., Курочкин Е.Н., Новицкая Л.И., Татаринов Л.П.- М.:ГЕОС,2004.-436с.+100с.прил. . ISBN5-89118-368-7
- 3) Andrews, S. M., Long, J. A., Ahlberg, P. E., Barwick, R. & Campbell, K. 2006 The structure of the sarcopterygian *Onychodus jandemarrain*. sp. from Gogo, Western Australia: with a functional interpretation of the skeleton. Trans. R. Soc. Edinb. Earth Sci.96, 197–307
- 4) Ramsay, Jason & Wilga, Cheryl & Tapanila, Leif & Pruitt, Jesse & Pradel, Alan & Schlader, Robert & Didier, Dominique. 2015. Eating with a saw for a jaw: Functional morphology of the jaws and tooth-whorl in *Helicoprion davisii*. Journal of morphology. 276. 10.1002/jmor.20319. 5)
- 5) Long, John A, 2011, The Rise of Fishes - 500 Million years of Evolution, 2nd edition, University of New South Wales Press.
- 6) Tapanila L.; Pruitt J.; Pradel A.; Wilga C.; Ramsay J.; Schlader R.; Didier D. 2013. "Jaws for a spiral-tooth whorl: CT images reveal novel adaptation and phylogeny in fossil *Helicoprion*". Biology Letters. 9 (2): 20130057. doi:10.1098/rsbl.2013.0057