

## НОВАЯ ГИПОТЕЗА О ПРИЧИНАХ ФОРМИРОВАНИЯ ПАЛЕОПАТОЛОГИИ FORMA AEGRA AUGATA

Е.А. Пархоменко<sup>1</sup>, А.А. Мироненко<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Самарское палеонтологическое общество, Самара  
*kolibri82@yandex.ru*

<sup>2</sup> Геологический институт РАН, Москва  
*paleometro@yandex.ru*

Различные палеопатологии и аномалии развития часто встречаются на раковинах мезозойских аммонитов. Для удобства их изучения в середине XX в. была предложена (Hölder, 1956) классификация, основанная на формальных типах патологий (forma aegra, сокр. f.a.: от латинского “aegra” – «больной»). К настоящему времени выделено 42 таких типа. Причины возникновения большей части из них хорошо изучены: это атаки хищников, приводившие к повреждению раковины или края мантии, которые отражались на дальнейшем росте, а также поселение эпибионтов, которое приводило к искривлению более поздних оборотов раковины. Однако вопрос о природе некоторых вариантов аномалий остается открытым по сей день.

Одной из самых загадочных палеопатологий является forma aegra augata. Этот тип аномалий характеризуется высокими и узкими выростами-протуберанцами, расположенными строго на вентральной части раковины аммонита, появлению которых не предшествует никакое видимое повреждение. Как правило, они встречаются на раковинах с узкой вентральной стороной и хорошо выраженным килем. Первые находки такого типа палеопатологий относили к f.a. inflata, типу, первоначально объединявшему все варианты аномальных вздутий (Keupp, 1976). В 2000 г. Крегер выделил f.a. augata из состава f.a. inflata (Kröger, 2000), указав, что в рамках последней нужно объединять только те вздутия, которым предшествует видимое повреждение раковины.

Абсолютное большинство исследователей, изучавших палеопатологию f.a. augata, объясняли ее возникновение паразитизмом и полагали, что выступы-протуберанцы образованы аномальным разрастанием вентральной скульптуры аммонитов из-за деятельности паразитов (Keupp, 1976; De Baets et al., 2021). Однако в течение долгого времени все исследования f.a. augata базировались лишь на единичных находках различной таксономической принадлежности. Только в 2007 г. вышла первая публикация, посвященная изучению

массовых находок f.a. augata (Larson, 2007). Ее автор изучил коллекцию раковин *Quenstedtoceras* из разреза Дубки в Саратовской области, состоявшую из нескольких сотен образцов с палеопатологиями, и пришел к выводу, что f.a. augata вызывалась не паразитами, а поселением небольших эпибионтов на киле аммонитов. Однако им не было приведено ни одной фотографии эпибионта, находящегося под характерными для f.a. augata протуберанцами, а небольшие двустворки-эпибионты были обнаружены лишь под значительно более пологими деформациями оборотов раковин.

Для решения вопроса о природе f.a. augata, авторами была изучена коллекция аммонитов *Quenstedtoceras* из карьера Дубки, имеющих характерные признаки данного типа палеопатологии. Исследование проводилось при помощи рентгеновского микротомографа и сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) в ПИН РАН. В результате томографического исследования было показано, что на внутренних оборотах раковин с f.a. augata отсутствуют какие-либо обрастатели, хотя на изученных для сравнения раковинах с пологими «горбами» хорошо видны замурованные между оборотами эпибионты: двустворки и трубки серпулид. Таким образом, гипотеза о связи f.a. augata с эпибионтами была опровергнута. Кроме того, было показано, что элементы скульптуры на поверхности протуберанцев сохраняют нормальные размеры и формирование f.a. augata связано не с их вздутием, как считали многие исследователи (Keupp, 1976; Kröger, 2000), а с искривлением вентральной части раковины.

Изучение поверхности протуберанцев под сканирующим электронным микроскопом позволило разделить ее на три участка, соответствующих трем стадиям формирования выступов. Непосредственно перед протуберанцем часто наблюдается изменение микроскульптуры: возникают поперечные ребрышки, пережимы, а в конце данного участка практически всегда

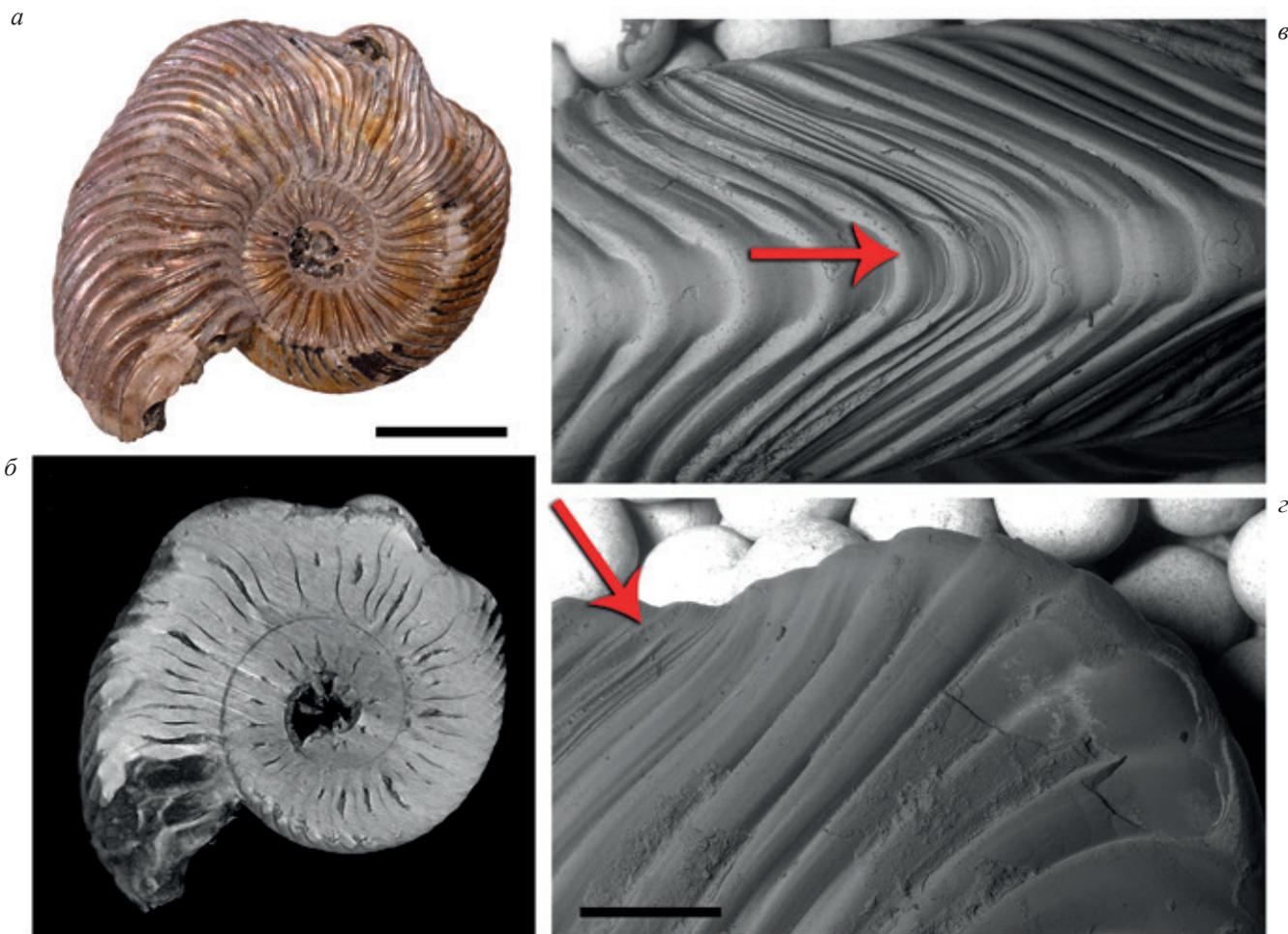


Рис. 1. *a* – *Quenstedtoceras lamberti* с f.a. *augata*, *б* – томографический срез по центральной оси раковины того же аммонита, показывающий отсутствие эпибионтов и строение протуберанцев, *в*, *г* – СЭМ-снимки поверхности протуберанцев, стрелка показывает начало предварительной стадии их формирования.

виден изгиб вентральной стороны раковины в наружном направлении. Стадия, на которой происходило формирование этого участка, названа предварительной. На задней части самого протуберанца (соответствует стадии его роста) всегда располагается совершенно нормальная микроскульптура. На перегибе и в передней части протуберанца, которые соответствуют возвращению к нормальному росту раковины (компенсаторная стадия), видны следы механической деформации эластичного периостракума.

Важно отметить, что хотя ранее протуберанцы f.a. *augata* неоднократно называли «патологическими опухолями», на них отсутствуют какие-либо признаки патологических или воспалительных процессов (которые часто видны на посттравматических f.a. *inflata*). Небольшие аномалии, расположенные перед протуберанцем, связаны скорее с изменением скорости роста

раковины, чем с какими-либо патологическими явлениями. На стадии роста протуберанца какие-либо аномалии скульптуры вообще отсутствуют, а механическая деформация периостракума на компенсаторной стадии явно производилась самим моллюском в целях возвращения к росту в нужном направлении. Отсутствие следов патологических процессов ставит под сомнение гипотезу о связи f.a. *augata* с паразитизмом.

Авторами была предложена новая гипотеза, согласно которой протуберанцы формировались при механической деформации передней части эластичного периостракума в ходе строительства вентрального выступа (рострума) раковины. У аммонитов, как и у других моллюсков, в ходе роста раковины первым формировался органический периостракум, который в дальнейшем служил субстратом для формирования минерализованной стенки раковины. Искривление

периостракума в результате травм или деятельности паразитов в дальнейшем отражалось на форме стенки раковины (Mironenko, 2016). Палеопатология f.a. *augata* встречается почти исключительно на аммонитах с вентральным килем, устье которых отличалось наличием вентрального выступа – рострума. В ходе роста этого выступа на его конце должен был формироваться очень узкий участок периостракума. В дальнейшем происходила его минерализация, однако если рост периостракума сильно обгонял ход этого процесса, то передняя часть ростра оказывалась гибкой и могла изгибаться наружу в ходе работы мускульной воронки аммонита. В дальнейшем минерализация шла уже по искривленному субстрату; так и формировались протуберанцы. Большинство находок f.a. *augata* у *Quenstedtoceras* приходится на стадию роста, предшествовавшую формированию конечной жилой камеры, возможно, в это время у них мог иметь место дисбаланс между увеличением длины рострума и скоростью его кальцификации, что приводило к более частым деформациям.

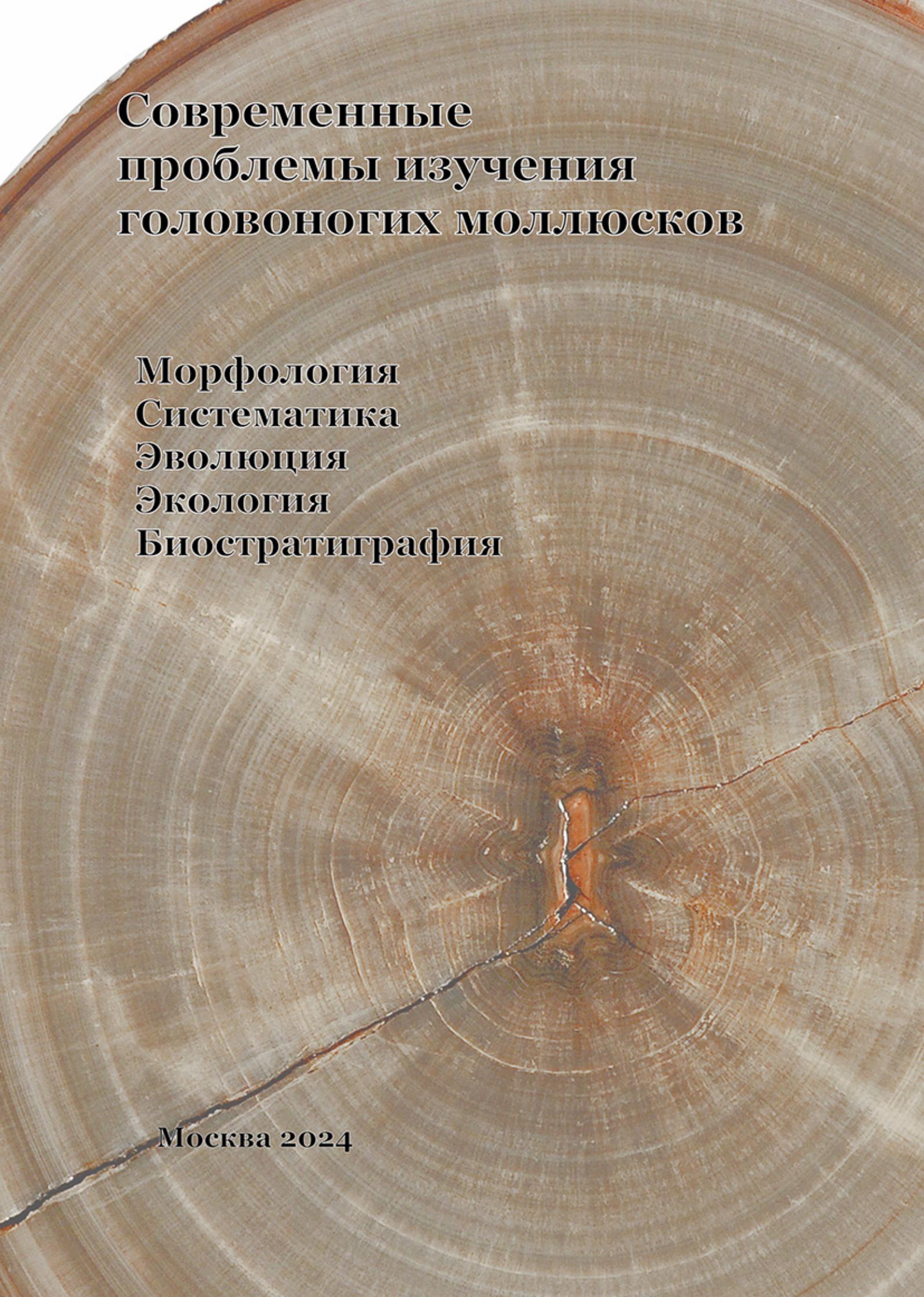
### Список литературы

- De Baets K., Hoffmann R., Mironenko A.* Evolutionary history of cephalopod pathologies linked with parasitism. The Evolution and Fossil Record of Parasitism: Coevolution and Paleoparasitological Techniques 2021. P. 203–249.
- Hölder H.* Über Anomalien an jurassischen Ammoniten // Paläontol. Z. 1956. № 30. P. 95–107.
- Keupp H.* Neue Beispiele für den Regenerationsmechanismus bei verletzten und kranken Ammoniten // Paläontol. Z. 1976. № 50. P. 70–77.
- Kröger B.* Schalenverletzungen an jurassischen Ammoniten ihre paläobiologische und palökologische Aussagefähigkeit // Berliner Geowiss. Abh. E. 2000. № 33. P. 1–97.
- Larson N.* Deformities in the Late Callovian (late Middle Jurassic) ammonite Fauna from Saratov, Russia. Cephalopods – Present and Past: new insights and fresh perspectives. 2007. P. 344–374.
- Mironenko A.A.* A new type of shell malformation caused by epizoans in Late Jurassic ammonites from Central Russia // Acta Palaeontol. Pol. 2016. № 61. P. 645–660.

## A NEW HYPOTHESIS ON THE FORMATION OF THE FORMA AEGRA AUGATA PALEOPATHOLOGY

**E.A. Parkhomenko, A.A. Mironenko**

Among the paleopathologies of Jurassic ammonites, one of the most enigmatic types is forma *aegra augata*. This anomaly is represented by tall, narrow protuberances on the ventral wall of the shell. There are no signs of trauma preceding these features. Previously, the appearance of f.a. *augata* was explained either by the presence of parasites in the mantle edge or by epibionts on the penultimate whorl of the shell. A study of Callovian ammonites *Quenstedtoceras* with f.a. *augata* using micro-CT scan and SEM refuted these hypotheses. No epibionts, signs of parasites, or pathological processes were found in the protuberances. We propose a new hypothesis according to which f.a. *augata* arose due to mechanical deformation of the anterior edge of the elastic periostracum at the tip of the ventral rostrum at the shell aperture.



**Современные  
проблемы изучения  
ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ**

**Морфология  
Систематика  
Эволюция  
Экология  
Биостратиграфия**

**Москва 2024**

**Российская академия наук  
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка**

**Кафедра палеонтологии геологического факультета  
Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова**

**Палеонтологическое общество при РАН**

**Секция палеонтологии Московского общества  
испытателей природы**

**СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ  
ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ.  
МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА, ЭВОЛЮЦИЯ,  
ЭКОЛОГИЯ И БИОСТРАТИГРАФИЯ**

**Выпуск 7**

**Москва, 2024**

ISBN 978-5-903825-57-8

УДК 564.5

Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания (Москва, 28–30 октября 2024 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, В.В. Митта и С.В. Николаевой. М.: ПИН РАН. 2024. 112 с., 55 ил. ISBN 978-5-903825-57-8

Contributions to current cephalopod research: Morphology, Systematics, Evolution, Ecology and Biostratigraphy. Proceeding of conference (Moscow, 28–30 October, 2024); Russian Academy of Sciences, Borissiak Paleontological Institute; eds T.B. Leonova, V.V. Mitta, S.V. Nikolaeva

В сборнике опубликованы материалы, представленные на совещании «Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия». В статьях рассмотрены вопросы эволюции, филогенеза, морфогенеза, экогенеза, систематики, биостратиграфии, биогеографии, морфологии и методики исследования ископаемых и современных головоногих моллюсков. В мемориальном разделе дана краткая информация о научном пути выдающихся исследователей цефалопод прошлого в связи с юбилейными датами.

Сборник адресован научным сотрудникам, преподавателям ВУЗов, аспирантам, студентам старших курсов, специализирующимся по палеонтологии и зоологии беспозвоночных.

© Коллектив авторов, 2024

© ПИН РАН, 2024

© Обложка М.С. Бойко,  
фото М.П. Шерстюкова

ISBN 978-5-903825-57-8