

Научная статья  
УДК 562.016:551.735  
DOI: 10.37102/0869-7698\_2023\_231\_05\_8  
EDN: XBGUYQ

## Обзор мировых находок эуконодонтовых животных

Г.И. Гуравская✉, А.П. Касаткина

*Галина Ивановна Гуравская*

кандидат геолого-минералогических наук, старший научный сотрудник  
Дальневосточный геологический институт ДВО РАН, Владивосток, Россия  
bugyi@mail.ru

*Алла Петровна Касаткина*

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник  
Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичёва ДВО РАН, Владивосток,  
Россия  
arkas@mail.ru  
<https://orcid.org/0000-0002-8004-9511>

**Аннотация.** Впервые проведены полные описания и анализ морфологии семи наиболее сохранившихся отпечатков мягких тканей эуконодонтовых животных из мировых коллекций и установлены новые морфологические признаки эуконодонтовых животных, такие как Н-прикрепительный элемент, пищевой мешок, поперечная мускулатура, нервный плексус.

**Ключевые слова:** отпечаток мягких тканей, эуконодонтовое животное, морфологические признаки, описание, нижний карбон, строение, верхний ордовик, силуры

**Для цитирования:** Гуравская Г.И., Касаткина А.П. Обзор мировых находок эуконодонтовых животных // Вестн. ДВО РАН. 2023. № 5. С. 127–143. [http://dx.doi.org/10.37102/0869-7698\\_2023\\_231\\_05\\_8](http://dx.doi.org/10.37102/0869-7698_2023_231_05_8).

**Благодарность.** Мы признательны проф. М.В. Столяровой (кафедра гистологии, Санкт-Петербургский государственный педиатрический медицинский университет) за консультацию по гистологии животных.

**Финансирование.** Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУ ТОИ ДВО РАН по теме № 11 (2021–2023 гг.), регистрационный номер: 210211500052-9.

# Review of the world collections of euconodont animal imprints

G.I. Guravskaya, A.P. Kasatkina

*Galina I. Guravskaya*

Candidate of Sciences in Geology, Senior Researcher  
Far Eastern Geological Institute, FEB RAS, Vladivostok, Russia  
buryi@mail.ru

*Alla P. Kasatkina*

Doctor of Sciences in Biology, Leading Researcher  
V.I. Il'ichev Pacific Oceanological Institute, FEB RAS, Vladivostok, Russia  
apkas@mail.ru  
<https://orcid.org/0000-0002-8004-9511>

**Abstract.** For the first time, complete descriptions and analysis of the morphology of the seven best-preserved imprints of soft tissues of euconodont animals from all known world collections have been carried out. As a result, new morphological features of euconodont animals were established, such as the H attachment element; food bag; transverse muscles; nervous plexus.

**Keywords:** soft tissue imprint, euconodont animal, morphological features, description, Lower Carboniferous, structure, Upper Ordovician, Silurian

**For citation:** Guravskaya G.I., Kasatkina A.P. Review of the world collections of euconodont animal imprints. *Vestnik of the FEB RAS*. 2023;(5):127-143. (In Russ.). [http://dx.doi.org/10.37102/0869-7698\\_2023\\_231\\_05\\_8](http://dx.doi.org/10.37102/0869-7698_2023_231_05_8).

**Acknowledgments.** We express our gratitude to Prof. M.V. Stolyarova – Department of Histology, St. Petersburg State Pediatric Medical University – for consultations on the problems of histology of organisms of the animal kingdom.

**Funding.** The work was carried out within the framework of the state task of the V.I. Il'ichev Pacific Oceanological Institute FEB RAS on topic No. 11 (2021–2023) Registration number: 210211500052-9.

## Введение

Мировая коллекция отпечатков мягких тканей эуконодонтовых животных в настоящее время представлена экземплярами различной сохранности. К ним относятся семь наиболее сохранившихся отпечатков, обнаруженных в нижнекарбоневом Granton-Sandstone в Шотландии и опубликованных в 1983–1993 гг. Д. Бриггсом, Е. Кларксоном и Р. Олдриджем [1–3]. Одновременно в силурийских Brandon Bridge доломитах Висконсина (США) [4] был встречен отпечаток плохой сохранности. Затем в верхнеордовикских отложениях Soom Shale Южной Африки был найден гигантский, очень сложной морфологии отпечаток [5], который требует дополнительного исследования. Также в нижнекарбоневых отложениях

бассейна р. Кожим в Приполярном Урале [6] обнаружен уникальный прекрасной сохранности ископаемый эуконодонт. Только шесть из найденных Р. Олдриджем с соавторами [1–3] отпечатков достаточно хорошо сохранились, чтобы детально описать их внутреннюю морфологию. И только у отпечатка из Приполярного Урала можно наблюдать внешний вид и описать поверхностную морфологию.

Целью данной статьи является полное детальное описание семи наиболее сохранившихся отпечатков эуконодонтовых животных: шести по материалам М.А. Purnell и др. [7] из нижнего карбона Шотландии, а также одного из нижнего карбона Приполярного Урала [8, 9].

Для идентификации описываемых эуконодонтов проводили сравнительно-морфологические исследования отпечатков с другими беспозвоночными (хетогнатами, пентастомидами и др.), а также низшими хордовыми [10]. Коллекция Р. Олдриджа была просмотрена нами в 2006 г. при посещении Национального музея естественной истории в Лондоне. Детальное изучение уральского отпечатка эуконодонтового животного было проведено с помощью сканирующего электронного микроскопа ZEISS EVO 50XVP без напыления его поверхности в режиме вторичных электронов при ускоряющем напряжении 20 кВ. В результате при увеличениях от 120 до 10000 раз наблюдались многочисленные детали строения, и был установлен ряд новых морфологических признаков эуконодонтов, таких как Н-прикрепительные элементы, пищевой мешок, поперечные мускульные структуры и др. [11–13].

### Первый отпечаток (Шотландия, IGSE 13821; Briggs et al., 1983 [3])

Этот отпечаток представляет маленькое, вытянутое, мягкотелое животное длиной 40,5 мм, шириной 1,7–2 мм со слегка выступающей головой (рис. 1).

Рот животного открывается на головном конце между парными Н-скелетными пластинками (внутренние скелетные прикрепительные пластинки, характерные для эуконодонтовых животных), которые располагаются ребром к наблюдателю (рис. 2, 3).

На отпечатке чуть ниже правого Н-элемента (рис. 2) из-под головы животного видна небольшая часть глоточного пищевого

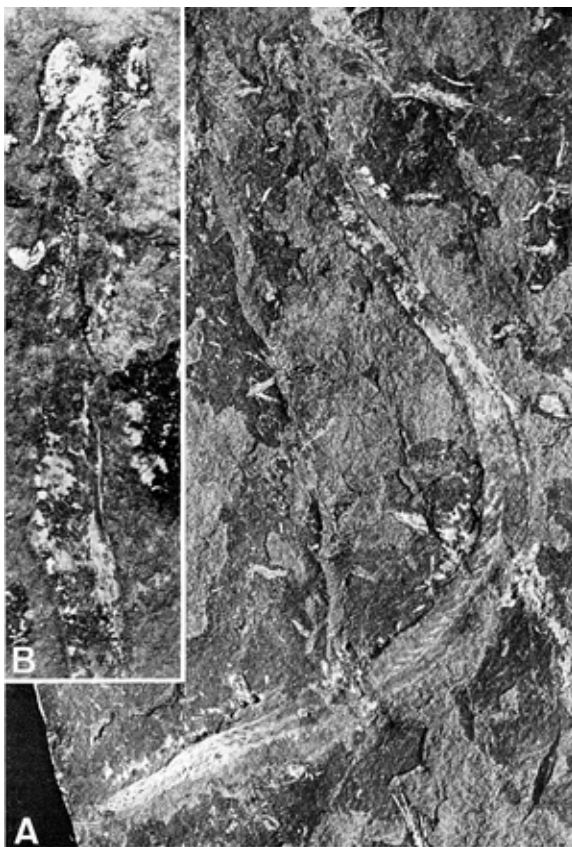


Рис. 1. *Clydagnathus? cf. cavusformis* Rhodes, Austin et Druce (“Shrimp-band” в Granton Sandstones, Грантон, Эдинбург, IGSE 13821): А – общий вид (голова сверху),  $\times 7$ , В – голова и передняя часть тела животного в низких лучах,  $\times 15$  [3]

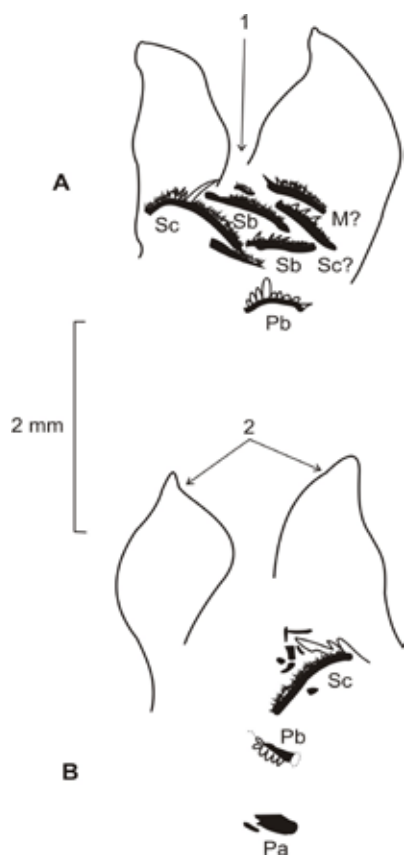
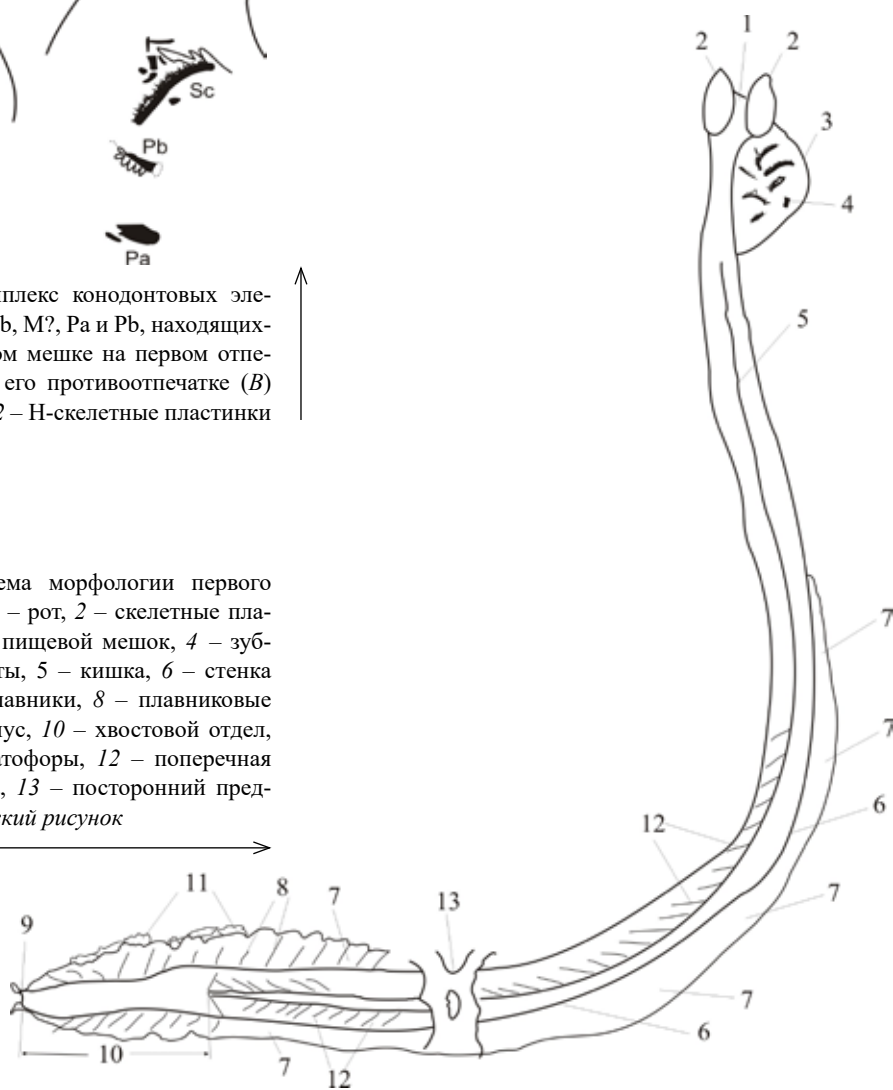


Рис. 2. Комплекс конодонтовых элементов Sc, Sb, M?, Pa и Pb, находящихся в пищевом мешке на первом отпечатке (A) и его противоотпечатке (B) [3]. 1 – рот, 2 – Н-скелетные пластинки

мешка с расположенными в нем М-, S- и Р-элементами зубного аппарата, достаточно полно описанного Д. Бриггсом с соавторами [3, р. 3]. По данным этих исследователей зубной аппарат первого отпечатка состоит из трех отдельных групп конодонтовых элементов: «Передняя группа состоит из восьми удлиненных рамоформных элементов, залегающих на различных уровнях и образующих группировку, которая явно залегает наклонно по отношению к оси отпечатка. Наиболее ясно обнаженными в этой группе является пара относительно больших бипеннатных, хиндеоделлиформных (Sc) элементов. ... Два асимметричных, дигиратных (Sb) элемента ... также различимы...

Рис. 3. Схема морфологии первого отпечатка: 1 – рот, 2 – скелетные пластинки, 3 – пищевой мешок, 4 – зубные элементы, 5 – кишка, 6 – стенка тела, 7 – плавники, 8 – плавниковые лучи, 9 – анус, 10 – хвостовой отдел, 11 – сперматофоры, 12 – поперечная мускулатура, 13 – посторонний предмет. Авторский рисунок



Другие элементы являются частично закрытыми породой или вышезалегающими конодонтовыми элементами и, возможно, представлены прочими элементами переходной серии. Пикообразные М-элементы, возможно, также имеются. ... По направлению к задку отдельно от передней группы пара дугообразных озаркодидных (Pb) элементов обнажены. Противоположный член этой пары лежит в аналогичной позиции, пересекая длинную ось животного. Конечная пара конодонтовых элементов залегает сзади и отдельно от остальных. Обнаженный член этой пары представлен скафатным платформенным (Pa) элементом с короткой боковой лопастью...» [3, р. 6]. В итоге морфология платформенных элементов конодонтового аппарата позволила идентифицировать это животное как *Clydagnathus*? cf. *cavusformis*.

Туловищный отдел до пережима инородным телом (рис. 3) слегка повернут латерально. Это связано с тем, что из-за придавливания туловища посторонним предметом разные части животного находятся в различной ориентации по отношению к грунту. Первые две трети туловища обращены своей вентральной (т.е. брюшной) стороной к грунту, а дорзальной (спинной) – к зрителю. Кроме этого, отдельные участки тела животного обнажены с внутренней стороны, тогда как некоторые его части остаются недоступными для обозрения внутренних структур. В связи с этим прорисовка кишечника становится прерывистой в тех частях тела, которые недоступны для исследователя. Кишка начинается от заднего конца пищевого глоточного мешка. В средней части туловища, вскрытой с внутренней стороны, появляются для обозрения косо ориентированные поперечные структуры – мускульные тяжи, находящиеся по одну сторону слева от кишки. В этой части отпечатка до пережима инородным телом, по-видимому, наблюдаются 16 мускульных тяжей с медиальными вершинами, ориентированными к голове. После пережима туловище расположено дорзо-вентрально, и мускульные тяжи находятся уже по обе стороны кишки: 4 с левой стороны и 11 с правой. При этом угол наклона этих мускульных тяжей по отношению к кишке постепенно увеличивается по направлению к хвостовому концу. На туловищном (начиная почти от его середины) и хвостовом сегментах хорошо видна сплошная лента слегка поврежденных боковых плавников, которая доходит почти до анального отверстия, где часть бокового плавника с локомоторными щетинками, возможно, повреждена. В нижней части туловища наблюдаются довольно мощные плавниковые лучи. Хвостовой отдел, это 20 % от общей длины тела, хорошо выделяется по цвету. Возможно, по аналогии с протоконодонтовыми животными (*Chaetognatha*), эта разница в цвете связана с наличием мужских половых продуктов, созревающих именно в хвостовом отделе. Например, в хвостовой части правого бокового плавника на рис. 4 [6] хорошо видно, что липкие сперматофоры (комки спермы неправильной формы) облепили его (у всех видов хетогнат сперматофоры имеют клейкую оболочку, которой они приклеиваются к плавникам). Задняя часть кишки закрыта развивающимися мужскими половыми продуктами. Кроме того, видна единственная сохранившаяся длинная преданальная щетинка.

### **Второй отпечаток (Шотландия, RSM GY 1986.17.1.; Aldridge et al., 1986 [1])**

Отпечаток сохранился не полностью (рис. 4).

По-видимому, при захоронении повреждена самая верхняя часть головного отдела – мягкие ткани щупалец разложились, остались лишь скелетные структуры (округлые Н-элементы «бараночного» типа) (рис. 5). На расстоянии 1,5 мм

от Н-элементов с левой стороны находится зубной аппарат, лежащий в пищевом мешке. Наблюдается комплекс зубных элементов, морфология которых, а также расположение их по отношению друг к другу и к оси животного очень сходно с таковым у первого отпечатка. Туловище брюшной стороной направлено к грунту, а спиной – к зрителю. Местами отпечаток не имеет фронтального вскрытия, и плоскость разлома, вероятно, проходит по внешней стороне тела или чуть глубже его поверхности. При этом наблюдается наружная кольцеватость (аннеляция), заключающаяся в существовании предположительно 4–5 ребристых боковых контуров (внешних колец), которые являются, возможно, внешним продолжением поперечных мышечных структур (тяжей). После первого наружного придавливания, очевидно, имеет место неглубокое вскрытие туловища, не достигающее до



Рис. 4. Второй отпечаток эуконодонтового животного (RSM GY 1986. 17.1),  $\times 4$  [1]

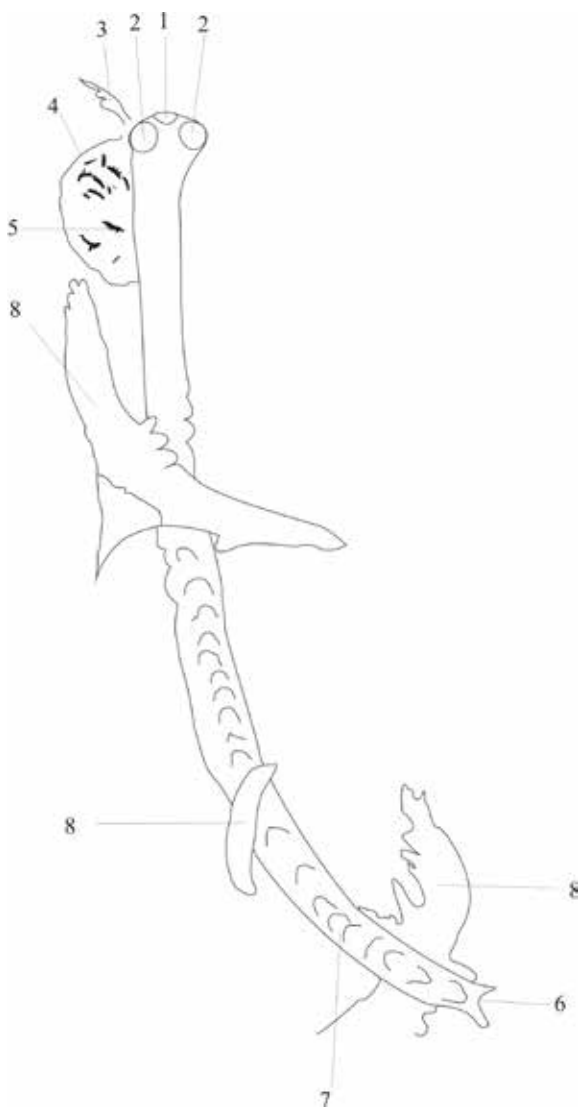


Рис. 5. Схема морфологии второго отпечатка: 1 – рот, 2 – скелетные головные пластинки, 3 – щупальца, 4 – пищевой мешок, 5 – зубные элементы; 6 – анус, 7 – наружная кольцеватость (аннеляция), 8 – посторонний предмет. Авторский рисунок

его центральной части (не видно кишки). Обнажаются 16 довольно широких косо ориентированных мускульных тяжей, медиальными вершинами направленных главным образом вперед, к апикальному концу. После второго наружного придавливания V-образные псевдомиотомы (2 штуки) с острыми углами направлены к хвосту. Хвостовой сегмент не сохранился (рис. 5).

**Третий отпечаток** (Шотландия, HU Y221; Aldridge et al., 1986 [1])

Отпечаток сохранился сравнительно неплохо (рис. 6). На переднем конце можно различить основные структуры головы: рот, скелетные головные пластинки – Н-элементы, остатки мягких щупалец и пищевой мешок с зубными элементами (рис. 7).



Рис. 6. Третий отпечаток (HU Y 221), ×6,5 [1]

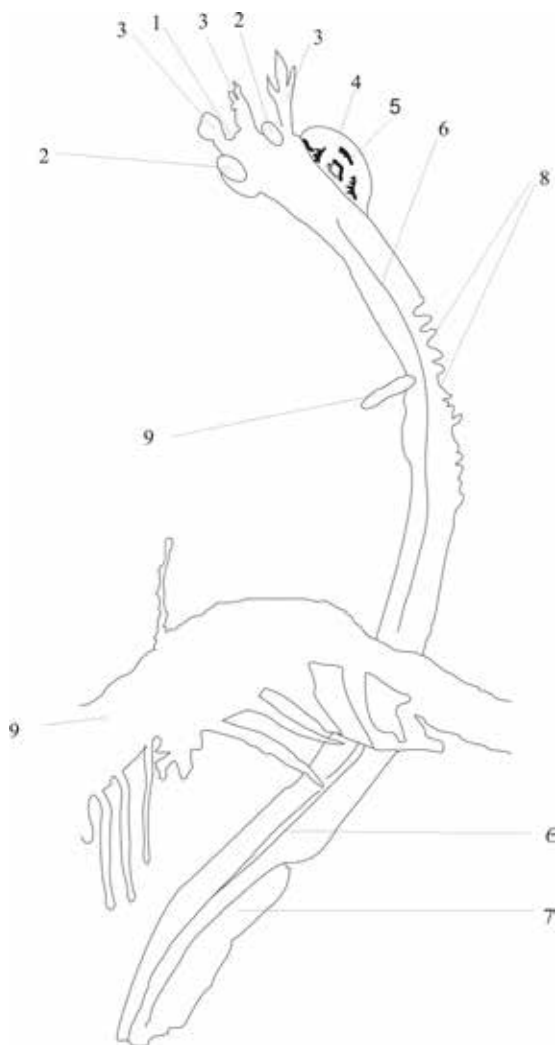


Рис. 7. Схема морфологии третьего отпечатка: 1 – рот, 2 – скелетные пластинки, 3 – щупальца, 4 – пищевой мешок, 5 – зубные элементы, 6 – кишка, 7 – плавники, 8 – аннуляция, 9 – посторонний предмет. Авторский рисунок

Поперечная мускулатура, на наш взгляд, представлена главным образом внешней кольцеватостью, которая начинается почти сразу после пищевого мешка. Хорошо видны рельефные боковые части семи внешних колец, расположенных, скорее всего, перпендикулярно по отношению к оси тела. Кишка появляется на уровне окончания пищевого мешка. Далее после крупного второго придавливания инородным предметом хорошо видна одна пара боковых плавников. Локомоторные щетинки мелкие.

#### Четвертый отпечаток (Шотландия, VM X1065; Aldridge et al., 1986 [1])

Отпечаток сориентирован дорзо-вентрально, т.е. лежит на вентральной (брюшной) стороне и представлен довольно полно от головы до кончика хвоста (рис. 8).



Рис. 8. Четвертый отпечаток (VM X1065),  $\times 9$  [1]

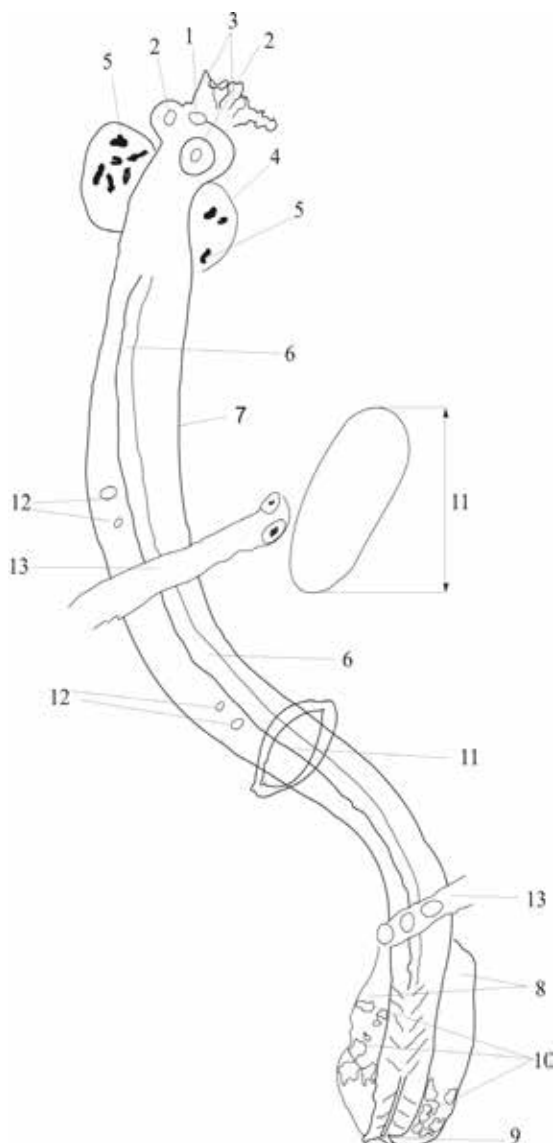


Рис. 9. Схема морфологии четвертого отпечатка: 1 – рот, 2 – скелетные пластинки, 3 – щупальца, 4 – пищевой мешок, 5 – зубные элементы, 6 – кишка, 7 – стенка тела, 8 – предполагаемые плавники, 9 – анус, 10 – сперматофоры, 11 – выводковые капсулы, 12 – яйца, 13 – постороннее включение. Авторский рисунок



Пищевой мешок виден с правой и левой стороны головы. Туловище эуконодонта в средней части широкое и достигает максимально 1,67 мм. Кишка начинается на уровне нижней части пищевого мешка, в начале и середине туловища широкая, постепенно сужается, протягиваясь до ануса. Это половозрелый размножающийся экземпляр. Все туловище по обе стороны от кишки заполнено яйцами. На теле животного и рядом с ним наблюдаются многочисленные выводковые капсулы или коконы, а также молодые, только что вылупившиеся экземпляры эуконодентов. Хорошо виден хвост и хвостовые плавники, на которых, предположительно, находятся сперматофоры (рис. 9).

**Пятый отпечаток** (Шотландия, RMS GY 1992.41.1; Aldridge et al., 1993 [2])

Это отпечаток, вскрытый во фронтальной плоскости с хорошо сохранившимся головным сегментом и туловищем, недостаточно полно сохранился лишь самый кончик хвостового сегмента (рис. 10).



Рис. 10. Пятый отпечаток (RMS GY 1992.41.1), масштаб 2 мм [2]

Голова отличается от всех имеющихся отпечатков тем, что представлена очень крупными Н-элементами почти круглой формы (рис. 11).

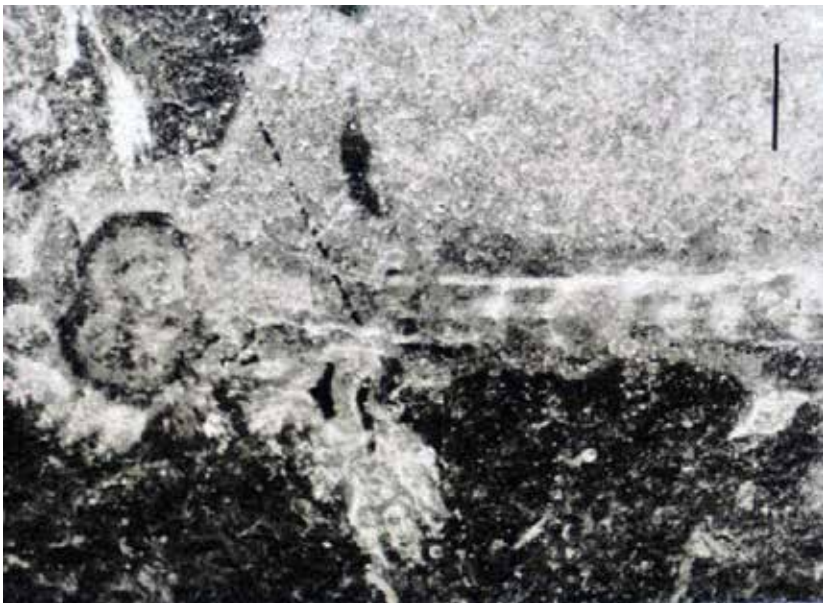


Рис. 11. Головная часть пятого отпечатка [2]

На внутренней стороне Н-элементов можно видеть соединительнотканые волокна, которые прослеживаются в виде отличающихся по цвету структур. Рот располагается между парными Н-элементами, вокруг него наблюдаются многочисленные щупальцевидные структуры, имеющие нечеткие контуры и состоящие, по-видимому, из мягких тканей.

На брюшной стороне этого отпечатка передний отдел кишки имеет значительное расширение мышечной ткани или пищевой мешок, выходящий за пределы туловища животного (рис. 12).

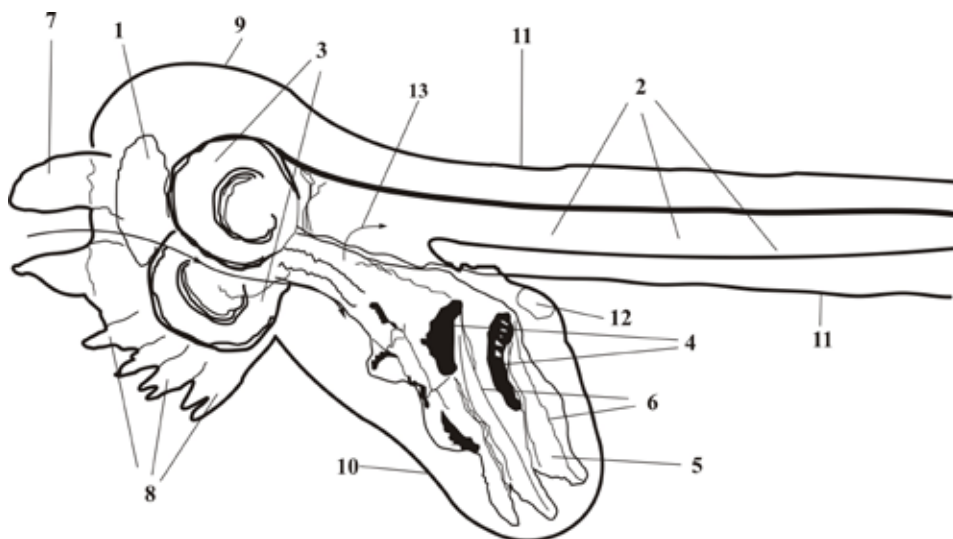


Рис. 12. Схема морфологии пищевого мешка (пятый отпечаток). 1 – рот, 2 – кишка, 3 – Н-скелетные головные пластинки, 4 – зубные элементы, 5 – мягкая мышечная лопасть, 6 – мышечные тяжи, 7 – щупальца, 8 – головные лопасти, 9 – граница головы, 10 – граница глоточного мешка, 11 – стенка тела, 12 – предполагаемое отверстие для выхода воды, 13 – выход пищи в кишку. Авторский рисунок

Внутри этого пищевого мешка находится мягкая лопасть с разветвленной системой мышечных тяжей, к которым прикреплены рамиформные и пектиниформные зубные элементы. Эти зубные элементы с помощью мышечной лопасти соединялись между собой и с парными Н-скелетными элементами [1]. Скорее всего, эти же мышечные волокна управляли положением и размерами глоточного пищевого мешка.

На всем протяжении туловища поперечные структуры, на первый взгляд, V-образные и направлены медиальными вершинами к голове (наблюдается около 43 тяжей). Однако мускульные тяжи в передней половине туловища отличаются от таковых в задней его части.

Мускульные тяжи передней части туловища являются не V-образными, а скорее, параллельными, кольцевидными, окружающими кишку. Мускульные тяжи задней части туловища рассматриваемого отпечатка также не являются V-образными, так как не имеют общей точки прикрепления или схождения между собой, т.е. их медиальные вершины не образуют V-образную структуру. Между медиальными точками прикрепления мускульных тяжей существует хиатус размером от 0,14 до 0,28 мм [12].

В самой задней части хвостового отдела видны уже не поперечные структуры, а внешние лучи одной пары латеральных плавников.

**Шестой отпечаток** (Шотландия, RMS GY 1992.41.2; Aldridge et al., 1993 [2])

Отпечаток прекрасной сохранности. Животное лежит на вентральной стороне, и мы можем видеть только его дорсальную (спинную) сторону (рис. 13).

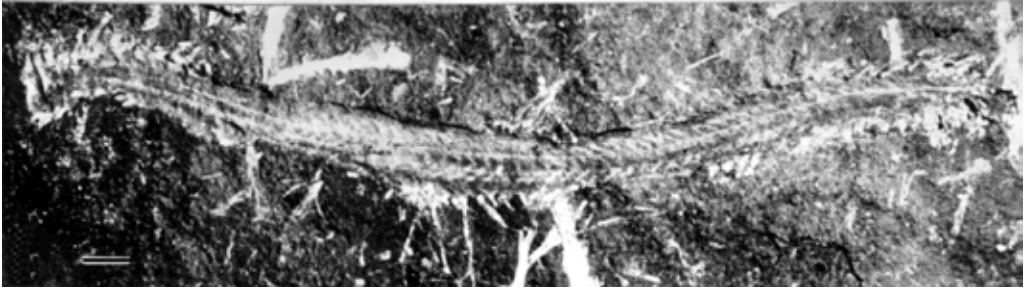


Рис. 13. Шестой отпечаток (RMS GY 1992.41.2), голова слева, масштаб 2 [2]

Щелевидное ротовое отверстие имеет терминальное положение. По бокам рта прослеживаются щупальца. Они, по-видимому, состояли из мягких тканей, поэтому контуры их иногда нечеткие. В глубине головы, под покровами (внутри), находятся парные головные скелетные пластинки (рис. 14). Головные скелетные пластинки имеются также у *Chaetognatha*, но они менее мощные, прозрачные. Они необходимы *Chaetognatha* для прикрепления мышц, управляющих ловчими щетинками и единственной лопастью, имеющей функцию капора. Возможно, скелетные пластинки *Eucopodonta* имеют сходную функцию. Крупный пищевой мешок располагается на брюшной стороне и выступает за границы туловища с правой и с левой стороны. По разнице в цвете можно разделить тело животного на туловищный и хвостовой отделы. Хвостовой отдел составляет 16,9 % от общей длины тела. По более темному цвету хвостового отдела можно предположить, что он, по аналогии с хетогнатами, был наполнен мужскими половыми продуктами, так как незрелые животные имеют одинаковый цвет тела на всем протяжении. Наблюдаются многочисленные ажурные комковатые структуры (сперматофоры) на хвостовых щетинках. Многочисленные довольно крупные щетинки расположены по бокам вдоль туловища, они особенно многочисленны на хвостовом отделе. Возможно, что щетинки на туловище имеют такую же функцию, как у *Chaetognatha*, однако хвостовые щетинки скорее всего являются приспособлением для

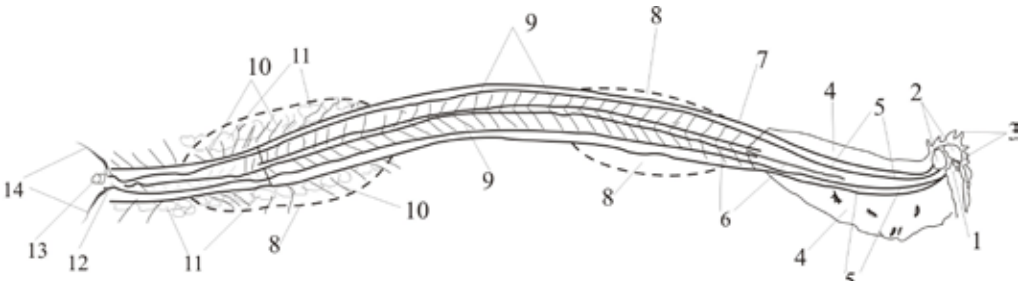


Рис. 14. Схема морфологии шестого отпечатка, голова справа. 1 – рот, 2 – скелетные головные пластинки, 3 – щупальца, 4 – пищевой мешок, 5 – тяжи продольной мускулатуры, 6 – кишка, 7 – стенка тела, 8 – предполагаемые плавники, 9 – поперечная мускулатура, 10 – плавниковые лучи, 11 – сперматофоры, 12 – анус, 13 – пеллеты, 14 – анальные пластинки. Авторский рисунок

поддержания и ношения сперматофоров. Этот экземпляр имеет явно две пары плавников. Плавники – ткань более нежная, она больше пострадала и сохранилась несколько хуже, чем мускулатура, поэтому на рис. 13 они обозначены пунктиром. Хвостовой плавник отсутствует. Вместо него по бокам от анального отверстия имеются крупные щетинки, защищающие, по-видимому, анус от повреждений. Анус имеет фестончатое строение (имеет сходство с раскрывающимися лепестками цветка). Животное, скорее всего, погибло в момент дефекации, и из анального отверстия выходят круглые по форме фекальные массы. От анального отверстия вверх тянется светлая полоса, которую без сомнения можно трактовать как кишечный тракт. В хвостовом отделе хорошо видна перегородка между хвостовым и туловищным отделами, которая пронзается кишкой.

**Седьмой отпечаток** (Россия, Приполярный Урал, экз. ДВГИ 2007 Tz-59-1/95)

В 1996 г. в Приполярном Урале А.В. Журавлевым был обнаружен уникальный прекрасной сохранности отпечаток эуконодонтового животного, вскрытый с внешней поверхностной стороны.

Находка приурочена к разрезу по р. Кожим (нижнетурнейский ярус, глубоко-водные фации континентального склона), который характеризуется присутствием тонкослоистых кремней и углеродистых сланцев, содержащих как отдельные эуконодонтовые зубные элементы, так и аппараты *Spathognathodus* различных тафономических типов [14]. Отпечаток и противоотпечаток эуконодонтового животного были обнаружены в тонком прослое черного углистого аргиллита. Совместно с ними присутствуют еще несколько очень мелких отпечатков молодых особей, отличающихся размерами, ориентировкой и сохранностью [8]. Судя по хорошей сохранности отпечатка, этот организм при своем захоронении не испытывал нагрузок. Вероятно, он был засыпан илом и постепенно пропитывался солями. Тело этого животного имеет ровную цилиндрическую форму, вытянутую в сагиттальном направлении (голова – хвост) без крупных деформаций и нарушений. Экземпляр абсолютно целый. В отличие от всех ранее найденных, данный уральский эуконодонт погиб на начальной стадии полового созревания. Несмотря на то что специализированных личиночных органов на этом отпечатке не обнаружено, показателем молодости животного является отсутствие плавников, которые прослеживаются у наиболее крупных первом и шестом отпечатков из Грантона. Характерной чертой этой молодой уральской особи является то, что у нее так же, как и у взрослых животных, по бокам от терминального конца наблюдаются крупные хвостовые щетинки.

Позади хвоста данного отпечатка видна голова другого, более молодого экземпляра, туловище которого, по-видимому, изгибается и переходит в иную плоскость. В процессе исследовательской работы ядро отпечатка эуконодонтового животного было извлечено практически целиком из породы за исключением самой верхушки его переднего конца.

Впервые найденный на территории России отпечаток эуконодонтового животного первоначально изучался под микроскопом МБС-10. Отпечаток представляет собой обнаженное с внешней стороны длинное (около 4,8 мм), узкое (0,3–0,4 мм), червеобразное тело, слегка изогнутое в горизонтальной и вертикальной плоскостях (рис. 15) [8, 9].

Терминальный (хвостовой) конец отпечатка повернут к зрителю своей дорзальной стороной и далее, через 2,2 мм, тело эуконодонта находится уже в дорзо-

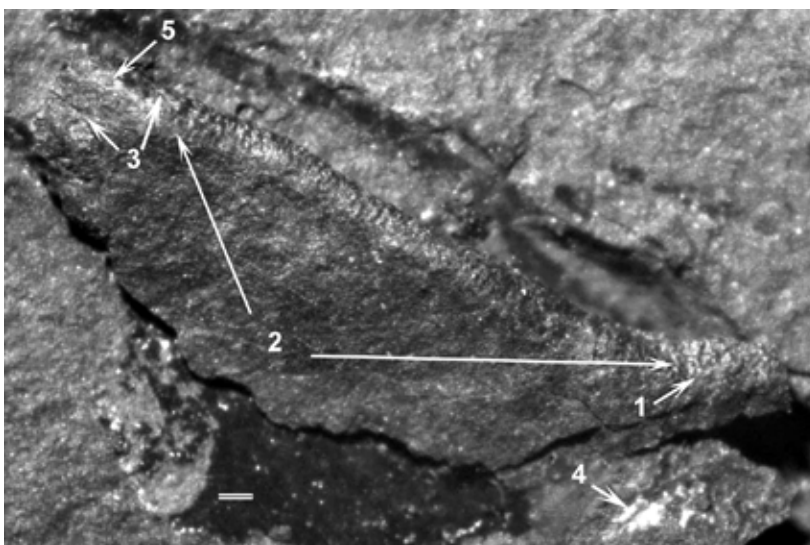


Рис. 15. Общий вид отпечатка из Приполярного Урала, находящегося в породе: 1 – голова с рельефным выступом округлой структуры (Н-скелетные головные пластинки); 2 – туловище с поперечными сегментами; 3 – хвостовые лучи; 4 – комплекс зубных S-элементов; 5 – голова более мелкого животного, масштаб 0,2 [8]

латеральном положении, вплоть до переднего апикального конца. На отпечатке прекрасно различаются все основные составляющие части этого животного – голова, туловище и хвост. В головной части его на расстоянии 0,2 мм от апикального конца рельефно выделяется под покрывающей мягкой соединительной тканью округлый Н-элемент. Непосредственно рядом с Н-прикрепительной пластиной, но за пределами головы, находится неполный комплекс зубных S элементов. Наблюдаются три зубных элемента с сильно наклоненными зубчиками, имеющими зазубренность, характерную для представителей рода *Hindeodella*. Голова эуконодонтового животного, судя по отпечатку, слабо дифференцирована от туловища. На поверхности туловища видны поперечные сегменты, ориентированные к оси тела в основном перпендикулярно (рис. 16). Возможно, эти сегментовидные структуры являются внешним продолжением поперечных мускульных тяжей, изученных нами на внутренних срезах отпечатков эуконодонтовых животных из нижнекарбонового Shrimp слоя в Шотландии и верхнеордовикских сланцев Soom Южной Африки.

Уральский экземпляр уникален тем, что у него прекрасно сохранились поверхностные структуры тела, имеющие вид поперечных сегментов, или метамеров (рис. 17). Благодаря этому становится очевидным, что и внутренние поперечные туловищные структуры эуконодонтов являются не миомерами, как предполагалось ранее [5], а продолжением этих же метамеров. Это подтверждается также тем фактом, что такие животные, как ланцетник, циклотомовые и рыбы, обладающие внутренними миомерами, снаружи не имеют поперечной сегментации.

Интересной особенностью уральского отпечатка является также то, что его Н-элементы не видны так четко, как у пятого экземпляра из Грантона, потому что его головные скелетные элементы закрыты плотной эпителиальной поверхностной тканью. То, что Н-элементы у уральского экземпляра просматриваются

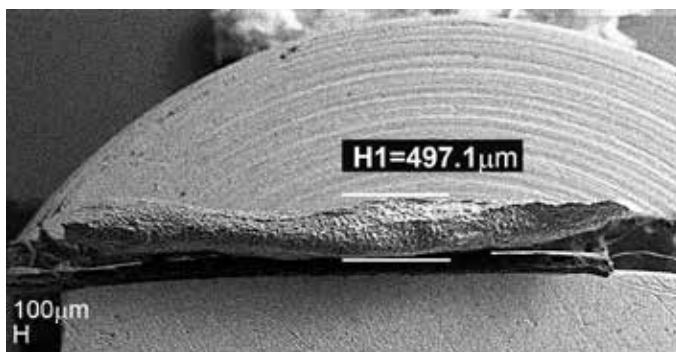


Рис. 16. Уральский отпечаток, извлеченный из породы. *Авторское фото*

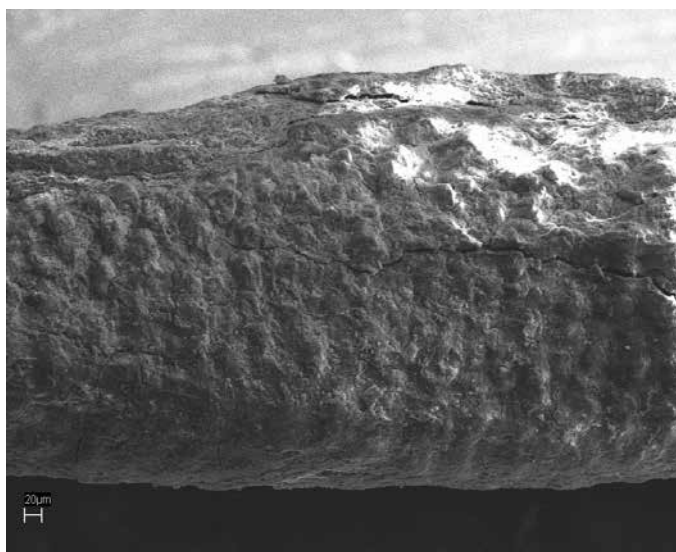
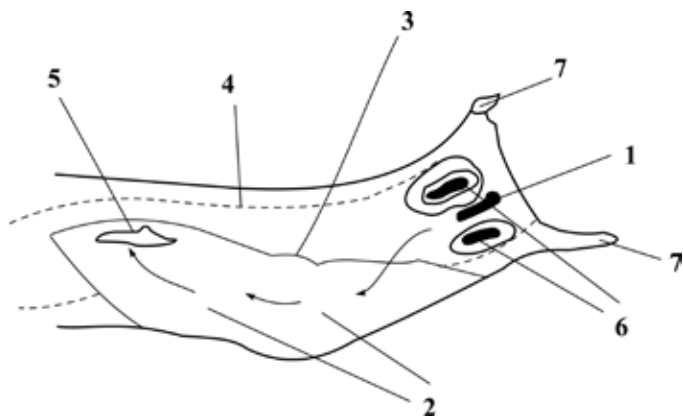


Рис. 17. Туловищный отдел уральского отпечатка. *Авторское фото*

с большим трудом и не при всяком ракурсе, доказывает наше предположение об их внутренней скелетной прикрепительной функции. Очевидно, что они не могли быть глазами, функция которых предполагает расположение на поверхности.

Пищевой мешок на нашем экземпляре не вскрыт с поверхности. Через рот внутрь пищевого мешка поступает вода с пищевыми частицами. Как было показано [13], пищевые частицы отфильтровываются на Sa- и Sb-элементах и далее поступают на P-элементы, где спрессовываются, однако дальнейшая «судьба» воды не рассматривалась предыдущими исследователями. Преимуществом уральского отпечатка является то, что животное можно рассмотреть с поверхности, в отличие от пятого или шестого отпечатков. Пищевой мешок пятого отпечатка растянут, что соответствует физиологически наполнению его водой с пищевыми частицами, у уральского же пищевой мешок подтянут и плотно прижат к телу, т.е. пищевой мешок эуконодонта может увеличиваться или сокращаться в объеме. На примере уральского отпечатка можно ответить на вопрос, куда исчезает вода после отфильтровывания пищи. В задней части пищевого мешка по бокам тела имеются парные отверстия (рис. 18), окруженные мягкой тканью. Можно сделать вывод, что это не скелетные образования, как у рыб.

Рис. 18. Схема циркуляции воды в пищевом мешке эуконодонта. 1 – рот, 2 – пищевой мешок, 3 – стенка пищевого мешка, 4 – предполагаемые границы кишки, 5 – отверстия для выхода воды, 6 – Н-скелетные элементы, 7 – щупальца [9]. Авторский рисунок



### Результаты исследования

Исследованные и описанные отпечатки эуконодонтных животных фактически составляют основу мировой коллекции отпечатков эуконодонтных животных. Большая ее часть (шесть отпечатков) представлены хорошей сохранности эуконодонтами из нижнекарбоновых слоев Грантона в Шотландии. Один, уникальный по своей сохранности экземпляр из нижнекарбоновых отложений Приполярного Урала, вскрытый с внешней стороны, дополняет эту коллекцию. В результате изучения и описания всех этих отпечатков были обнаружены новые морфологические черты эуконодонтных животных [14].

1. Так, было установлено, что все эуконодонты имели парные округлые головные Н-пластинки [7], которые служили для прикрепления мышц. Последние соединяли зубные элементы ротового аппарата, находящегося в пищевом мешке, и использовались, по-видимому, для управления ими в процессе питания [10].

2. Все зубные и скелетные элементы и их соединительные ткани у эуконодонтных животных находились внутри туловища в округлом пищевом мешке, расположенном на вентральной стороне животного (рис. 12). Как предполагается, в процессе функционирования пищевого мешка поступающие в него пищевые частицы отфильтровывались, а вода удалялась через специальные отверстия. Образовавшийся пищевой комок перемещался по пищевому каналу (кишечнику).

3. Описаны внутренние поперечные структуры тела эуконодонтных животных. Различаются косоориентированные и перпендикулярные мускульные тяжи, ориентация которых, по-видимому, зависит от направления основного движения животного. Угол схождения поперечной мускулатуры эуконодонтов может быть направлен или к голове, или к хвосту [11].

4. Показано, что продольная светлая структура у шестого отпечатка эуконодонтного животного из нижнекарбоновых отложений Грантона (Шотландия) не является нотохордом. Этот элемент рассматривается в качестве кишки, выводящей экскременты из анального отверстия.

5. У эуконодонтов, судя по первому отпечатку из Грантона, хвостовой отдел заполнен мужскими половыми структурами. На его плавниковых лучах видны структуры, по форме напоминающие сперматофоры протоконодонта (хетогната). У шестого отпечатка из Грантона задняя пара плавников плотно пронизана плавниковыми лучами, обильно усеянными крупными шарообразными комками.

Предполагается, что это сперматофоры, выделяющиеся из полости хвостового отдела.

#### СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Aldridge R.J., Briggs D.E.G., Clarkson E.N.K., Smith M.P. The affinities of conodonts – new evidence from the Carboniferous of Edinburgh, Scotland // *Lethaia*. 1986. Vol. 19, N 4. P. 279–291.
2. Aldridge R.J., Briggs D.E.G., Smith M.P. et al. The anatomy of conodonts // *Philos. Trans. Roy. Soc. London. B*. 1993. Vol. 340. P. 405–421.
3. Briggs D.E.G., Clarkson E.N.K., Aldridge R.J. The conodont animal // *Lethaia*. 1983. Vol. 16, N 1. P. 1–14.
4. Mikulic D.G., Briggs D.E.G., Kluessendorf J. A Silurian soft-bodied biota // *Science*. 1985. Vol. 228. P. 715–717.
5. Gabbott S.E., Aldridge R.J., Theron J.N. A giant conodont with preserved muscle tissue from the Upper Ordovician of South Africa // *Nature*. 1995. Vol. 374. P. 800–803.
6. Zhuravlev A.V. Tournaisian (Lower Carboniferous) conodont natural assemblages (Northern Urals) // *Palaeozoic strata and fossils of the Eurasian Arctic. Ichthyolith. iss. Spec. publ.* / eds. A. Ivanov, M. Wilson, A. Zhuravlev. 1997. P. 52–53.
7. Purnell M.A., Donoghue Ph.C.J., Aldridge R.J. Orientation and anatomical notation in conodonts // *J. Paleont.* 2000. Vol. 74, N 1. P. 113–122.
8. Buryi G.I., Kasatkina A.P., Zhuravlev A.V., Safronov P.P. First finding of euconodont animals (Euconodontophylea) imprints on the territory of Russia // *Zoosystematica Rossica*. 2010. Vol. 19, N 1. P. 147–153.
9. Бурый Г.И., Касаткина А.П., Журавлев А.В., Сафронов П.П. Уникальная находка отпечатков эуконодонтовых животных из Приполярного Урала // *Вестн. ДВО РАН*. 2011. № 3. С. 122–126.
10. Бурый Г.И., Касаткина А.П. Сравнительно-морфологический анализ округлых фосфатных структур эуконодонтов и их функциональное значение // *Палеонтол. журн.* 2005. № 1. С. 54–58.
11. Buryi G.I., Kasatkina A.P. Rounded phosphatic structures (H elements) of euconodonts and their function (Euconodontophylea) // *Zoosystematica Rossica*. 2004. Vol. 12, N 2. P. 157–161.
12. Kasatkina A.P., Buryi G.I. Muscular system of euconodont animals and their systematic position (Euconodontophylea) // *Zoosystematica Rossica*. 2007. Vol. 15, N 2. P. 229–235.
13. Guravskaya G.I., Kasatkina A.P. Specific features of the head region in euconodont animals // *Zoosystematica Rossica*. 2015. Vol. 24, N 1. P. 122–127.
14. Касаткина А.П., Гуравская Г.И. Морфология конодонтовых животных: результаты новых палеонтологических исследований // *Вестн. ДВО РАН*. 2018. № 6. С. 91–98.

#### REFERENCES

1. Aldridge R.J., Briggs D.E.G., Clarkson E.N.K., Smith M.P. The affinities of conodonts – new evidence from the Carboniferous of Edinburgh, Scotland. *Lethaia*. 1986;19(4):279-291.
2. Aldridge R.J., Briggs D.E.G., Smith M.P. et al. The anatomy of conodonts. *Philos. Trans. Roy. Soc. London. B*. 1993;340:405-421.
3. Briggs D.E.G., Clarkson E.N.K., Aldridge R.J. The conodont animal. *Lethaia*. 1983;16(1):1-14.
4. Mikulic D.G., Briggs D.E.G., Kluessendorf J. A Silurian soft-bodied biota. *Science*. 1985;228:715-717.
5. Gabbott S.E., Aldridge R.J., Theron J.N. A giant conodont with preserved muscle tissue from the Upper Ordovician of South Africa. *Nature*. 1995;374:800-803.
6. Zhuravlev A.V. Tournaisian (Lower Carboniferous) conodont natural assemblages (Northern Urals) In: *Ivanov A., Wilson M., Zhuravlev A. (eds.). Palaeozoic strata and fossils of the Eurasian Arctic. Ichthyolith. Iss. Spec. Publ.* 1997. P. 52-53.
7. Purnell M.A., Donoghue Ph.C.J., Aldridge R.J. Orientation and anatomical notations in conodonts. *J. Paleont.* 2000;74(1):113-122.
8. Buryi G.I., Kasatkina A.P., Zhuravlev A.V., Safronov P.P. First finding of euconodont animals (Euconodontophylea) imprints on the territory of Russia. *Zoosystematica Rossica*. 2010;19(1):147-153.



9. Buryi G.I., Kasatkina A.P., Zhuravlev A.V., Safronov P.P. Unikal'naya nakhodka otpechatkov eukonodontovykh zhyvotnykh iz Pripolyarnogo Urala. *Vestnik of the FEB RAS*. 2011;(3):122-126. (In Russ.).
10. Buryi G.I., Kasatkina A.P. Sravnitel'no-morfologicheskii analiz okruglykh fosfatnykh struktur eukonodontov i ikh funktsional'noe znachenie. *Paleontologicheskii zhurnal*. 2005;(1):54-58. (In Russ.).
11. Buryi G.I., Kasatkina A.P. Rounded phosphatic structures (H elements) of euconodonts and their function (Euconodontophylea). *Zoosystematica Rossica*. 2004;12(2):157-161.
12. Kasatkina A.P., Buryi G.I. Muscular system of euconodont animals and their systematic position (Euconodontophylea). *Zoosystematica Rossica*. 2007;15(2):229-235.
13. Guravskaya G.I., Kasatkina A.P. Specific features of the head region in euconodont animals. *Zoosystematica Rossica*. 2015;24(1):122-127.
14. Kasatkina A.P., Guravskaya G.I. Morfologiya konodontovykh zhyvotnykh: rezul'taty novykh paleontologicheskikh issledovaniy. *Vestnik of the FEB RAS*. 2018;(6):91-98. (In Russ.).

