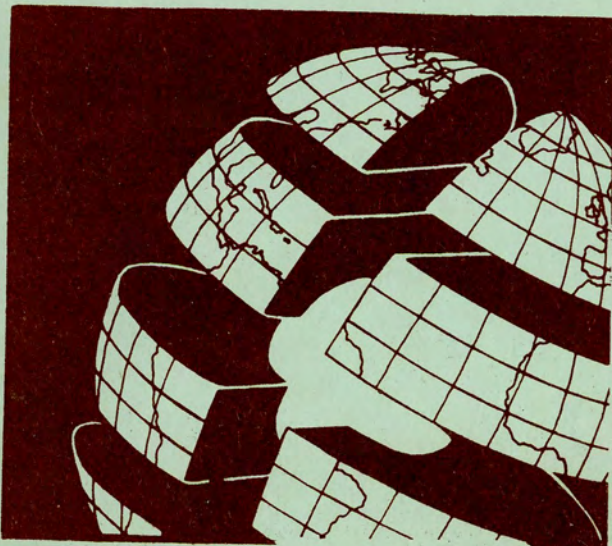


Т. Н. Смирнова

Издательство
Московского
университета



ГЕОЛОГИЯ

БРАХИОПОДЫ



1990

Московский государственный университет
имени М.В.Ломоносова
Геологический факультет

Т.Н.Смирнова

БРАХИОПОДЫ

Издание Московского университета

1990

ББК 28.1

С 50

УДК 564.8 (07)

РЕЦЕНЗЕНТЫ:

доктор геолого-минералогических наук И.А.Михайлова,
зав.лабораторией М.А.Головинова

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета

Смирнова Т.Н.

С 50

Брахиоподы. М.: Изд-во МГУ, 1990. - 72 с. ил. - ISBN 5-211-02389-7

В учебном пособии рассматриваются вопросы морфологии, систематики, филогении, экологии брахиопод. Разделы пособия посвящены истории изучения группы, ее положению в органическом мире, значению брахиопод для палеозоогеографических построений.

Для студентов-палеонтологов и других геологических специальностей, а также для преподавателей вузов, читающих курсы по палеонтологии беспозвоночных животных.

077 (02) - 90 - заказная

ББК 28.1

ISBN 5-211-02389-7

© Московский государственный
университет, 1990

дов, подотрядов или надсемейств; для последних имеются изображения наружного и внутреннего строения, в ряде случаев помещены серии поперечных шлифовок.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И ПРИНЦИПЫ КЛАССИФИКАЦИИ БРАХИОПОД

Находки брахиопод известны уже в раннем средневековье. Вместе с другими раковинами их принимали за остатки потопы. Первые изображения брахиопод даны К.Геснером (Gesner, 1565). С конца семнадцатого и до начала девятнадцатого века были собраны большие коллекции фауны, предприняты попытки ее каталогизации. К.Линнеем (Linnaeus, 1758) были описаны некоторые современные и ископаемые виды брахиопод. В то время все беспозвоночные делились на два класса: Insecta и Vermes. Брахиоподы были помещены среди Vermes. Долгое время брахиоподы относились к моллюскам на основании двустворчатой раковины, отсутствия головного отдела, наличия мантии. Начало классификации брахиопод было положено Ж.Кювье (Cuvier, 1798), который разделил моллюсков на три группы: головоногие, брахионогие моллюски и Aserphales (без головы). Брахиоподы в составе трех родов Terebratula, Lingula и Orbicula вместе с двустворчатыми, усоногими и асцидиями были отнесены к Aserphales. Впервые название Brachiopoda было употреблено Ж.Кювье (Cuvier, 1805). В 1817 году в системе Кювье брахиоподы в ранге класса отнесены к моллюскам наряду с головоногими, крылоногими, гастроподами, Aserphales и усоногими.

Слово "Брахиоподы" греческого происхождения, дословный перевод его — руконогие. Считалось, что лофофор мог полностью разворачиваться, выходить из раковины и выполнять функции передвижения.

Приоритет выделения семейств у брахиопод принадлежит И.Грею (Gray, 1841-1842). Им были выделены 6 семейств, которые в современной транскрипции выглядят таким образом: Lingulidae, Terebratulidae, Productidae, Thecideidae, Craniidae, Discinidae. При разработке этой системы Греем использовано около тысячи видов. Количество семейств стремительно растет, уже в 1846-50 годах У. Кинг рассматривает 17 семейств. В системе А.Орбиньи (Orbigny, 1850) имеются 12 семейств. Начиная со второй половины девятнадцатого века появляется большое количество крупных сводок по морфологии современных и ископаемых брахиопод. Первые сомнения в правильности объединения брахиопод с двустворчатыми были высказаны В. Карпентером (Carpenter, 1840-1850), который установил наличие пористых раковин у ряда брахиопод; известно, что раковина моллюс-

ков непористая. Первые онтогенетические исследования современных брахиопод были выполнены Е. Морсом (Morae, 1865, 1870). Он обнаружил четкие отличия в развитии юных стадий брахиопод, более простое строение нервной системы, иную ориентировку створок по сравнению с двустворками. Одновременно он отметил черты сходства с мшанками, которые заключались в наличии лофофора. Морс считал, что брахиоподы вместе с мшанками должны относиться к червям, с которыми их объединяет наличие щупальцев лофофора, ножки и зарывающийся образ жизни (на примере *Lingula*). У. Долл (Dall, 1877) выступает против отнесения брахиопод к червям, мотивируя тем, что щупальца и лофофор у обеих групп не являются гомологичными, и что брахиоподы лишены сегментации. Долл сближает брахиопод с моллюсками на основании сходного строения взрослых представителей.

Среди первых систематиков наибольший интерес представляет система И. Грея (Gray, 1848), в основу которой положено строение лофофора и его поддержек, наличие или отсутствие известкового брахиального аппарата. Им были выделены два подкласса: *Ancyloroda* с коротким лофофором и *Helictoroda* с длинным лофофором. В каждом подклассе рассматривались две группы. В подклассе с коротким лофофором выделялась группа с известковыми поддержками, к ней относилась большая часть теребратулид и группа без известковых поддержек — тецидеацей. В классе с длинным лофофором группу без известковых поддержек составляли продуктиды, строфомениды, ортиды, а в группу с известковыми поддержками лофофора включены ринхонеллиды, спирифериды, некоторые теребратулиды. Несмотря на то, что строение брахиального аппарата является важным признаком в таксономическом отношении, использование лишь одной характеристики не может создать совершенную систему.

Классификация И. Ваагена (Waagen, 1882-85) основывается на характере отверстия для ножки у беззамковых брахиопод и на форме брахиальных поддержек у замковых. Она была принята многими авторами.

Наиболее широко использовалась система К. Бичера (Beescher, 1891-93), существовавшая без радикальных изменений около полувека. Бичером были выделены 4 отряда: *Atremata*, лишенные отверстия для ножки, *Neotremata* — имеется отверстие для ножки, *Protremata*, отверстие для ножки представлено только на ранних стадиях, *Telotremata* — отверстие для ножки функционирует в течение всей жизни. В классификации Бичера использовались не только характер отверстия для выхода ножки, но и тип роста раковины, на-

личие или отсутствие замка. Работы Бичера (1893, 1895) по изучению развития скелетных элементов дают наглядный материал для иллюстрации закона рекапитуляции. К.Шухерт (Schuchert, 1897) предложил повысить ранг отрядов Бичера до уровня подклассов, им выделены 10 надсемейств и 3 семейства. Система Бичера не могла стать универсальной, так как при ее создании не учитывалось строение замка и структур, связанных с ножкой. В процессе дальнейших исследований оказалось, что морфологические различия между отрядами Бичера в ряде случаев выражены незначительно.

И.Томсон (Thomson, 1927) предложил выделение отряда *Paleotremata*, куда включил надсемейства *Kutorginacea* и *Rustellacea*. Им же были предложены названия для класса беззамковых "*Gastrocaulia*" и для замковых — "*Pygocaulia*". Р.Козловский (Kozlowski, 1929) отнес отряды *Atremata* и *Neotremata* к классу *Inarticulata*, а отряды *Protremata* и *Telotremata* к классу *Articulata*.

Следует отметить систему брахиопод, предложенную Е.Мюир-Вуд (Muir-Wood, 1955), отличающуюся значительной дробностью и заложившей основы современной классификации. Автором выделяются тип *Brachiopoda*, два класса *Inarticulata* и *Articulata*. В пределах беззамковых брахиопод ею рассматриваются 8 надсемейств, а среди замковых брахиопод 28 надсемейств. Влияние системы Бичера сохранилось до 50-х годов 20-го столетия. Оно сказалось, в частности, в сохранении Мюир-Вуд отрядов *Atremata* и *Neotremata* для беззамковых брахиопод. Для *Articulata* были выделены 16 подотрядов без учета подразделений Бичера на *Protremata* и *Telotremata*.

Требование к созданию естественной классификации наиболее четко выразил А.Уильямс (Williams, 1956), который считал, что следует учитывать комплекс признаков наружного и внутреннего строения, эволюционный фактор, при этом комплекс признаков, определяющий какую-либо группу, не может быть использован для другой группы.

В 1960 г. вышли в свет русские "Основы палеонтологии", в которых брахиоподам вместе с мшанками был посвящен отдельный том под редакцией Т.Г.Сарычевой. Была разработана детальная для того времени систематика для таксонов различного ранга, начиная от родов и выше. В основном были описаны роды, встречающиеся на территории СССР, остальные роды приведены в виде списков. Эта сводка до сих пор не потеряла своего значения. Краткие, но в то же время емкие диагнозы таксонов на всех уровнях могут вполне служить для предварительного определения брахиопод. Выделены два класса бра-

хиопод *Inarticulata* и *Articulata*. Беззамковые брахиоподы включают 6 отрядов: *Lingulida*, *Siphonotretida*, *Acrotretida*, *Craniida*, *Kutorginida*, *Rustellida*. При выделении отрядов учитывался состав раковины, способ ее прикрепления, характер отверстия для ножки, морфология раковины. Для замковых брахиопод были предложены 8 отрядов: *Orthida*, *Pentamerida*, *Strophomenida*, *Productida*, *Rhynchonellida*, *Atrypida*, *Spiriferida*, *Terebratulida*. В основу выделения отрядов были положены формы раковины, строение замка, поддержек лофофора, скульптура створок.

В начале 60-х годов был накоплен большой материал с описанием брахиопод, особенно ощутимо возрос родовой состав, появились работы филогенетического плана. В 1965 г. было опубликовано американское издание "*Treatise on Invertebrate Paleontology*", в котором 2 тома посвящены брахиоподам. Большая общая часть включает основные аспекты изучения брахиопод: морфология, экология, филогения, структура раковины, новейшая методика, включая электронный сканирующий микроскоп. Приводятся диагнозы всех известных родов брахиопод с прекрасным изображением наружного и внутреннего строения. Характеристика подсемейств, семейств, надсемейств, подотрядов дана достаточно полно. Как и в Русских основах палеонтологии рассматриваются два класса *Inarticulata* и *Articulata*. При выделении отрядов наблюдается тенденция к укрупнению. Среди беззамковых брахиопод выделяются 4 отряда. Отряд *Rustellida*, состоящий из одного семейства и одного рода *Rustella*, признается невалидным, так как ревизия типового вида рода *Rustella* показала его принадлежность к роду *Kutorgina*. Для отряда *Kutorginida*, имеющего известковую раковину и зачаточные структуры замка, предлагается промежуточное положение между классами. Состав *Inarticulata* определяется отрядами *Lingulida*, *Acrotretida*, включающим отряд *Craniida* (в объеме, принятом в Основах палеонтологии), который возможно произошел от акротретид, *Obolellida* и *Paterinida*. Элемент укрупнения объема отрядов четко прослеживается также для *Articulata*. Используя сведения о родственных связях крупных палеозойских створков, американские авторы объединили отряды *Productida* и *Strophomenida* в единый отряд *Strophomenida*, а отряды *Atrypida* и *Spiriferida* в отряд *Spiriferida*. Для пяти отрядов из шести, выделяемых для замковых брахиопод, в большинстве случаев ранг надсемейств повышен до подотрядного. Только для отряда *Rhynchonellida* оставлены надсемейства. В пределах отрядов *Orthida*, *Strophomenida*, *Pentamerida*, *Spiriferida*, *Terebratulida* выделены по несколько

подотрядов. Принадлежность подотряда *Thecideidina* к какому-либо отряду остается дискуссионной.

В 1985 г. В.Ю.Горянским и Л.Е.Поповым была опубликована новая классификация беззамковых брахиопод. Было предложено выделение двух самостоятельных классов: *Lingulata*, объединяющего брахиопод с хитиново-фосфатной раковиной и *Inarticulata* с известковой раковиной. В классе *Lingulata* выделяются отряды *Lingulida*, *Acrotretida*, *Siphonotretida* и *Paterinida*. Новые отряды *Trimerellida*, *Craniopsida* и ранее известный отряд *Craniida* составляют класс *Inarticulata*. В данной работе принадлежность отрядов *Obolellida* и *Kutorginida* к какому-либо классу оставалась неясной. Позднее, в 1986 году этими же авторами отряд *Kutorginida* был отнесен к классу *Articulata* на основании наличия примитивных структур замка. Отряд *Obolellida* рассматривался в составе класса *Inarticulata* на основании наличия известковой раковины.

Тщательная проработка обширного материала, создание детальной системы брахиопод привели к естественному желанию выделить крупные надотрядные категории. А.С.Дагисом и Г.А.Афанасьевой (1989) предложено выделение четырех подклассов на основании морфологических признаков, происхождения и образа жизни. Подкласс *Strophomenata* объединяет отряды *Strophomenida*, *Chonetida*, *Productida*. В подкласс *Orthata* входят отряды *Orthida*, *Rhynchonellida*, *Pentamerida*. Отряды *Spiriferida*, *Atrypida*, *Athyridida* объединены в подкласс *Spiriferata*. Монотипическим является подкласс *Terebratulata*, состоящий из одного отряда *Terebratulida*.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ БРАХИОПОД И ИХ ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Брахиоподы являются одной из немногих групп органического мира, которые существуют в течение всего фанерозоя. Первые находки замковых и беззамковых брахиопод известны в низах нижнего кембрия в томмотском ярусе. До сих пор с определенностью нельзя назвать предковую группу брахиопод. Бесскелетная фауна докембрия не дает материала для каких-либо построений. В настоящее время большинство специалистов считает, что предковой группой могли быть лофофораты с червеобразным телом и лофофором, несущим щупальца. Ряд авторов объединяет брахиопод, мшанок и форонид в тип *Tentaculata*, "щупальцевые", с которыми они имеют такие сходные морфологические черты как наличие ловчего аппарата в виде щупалец и близость некоторых стадий онтогенеза. Основные отличия брахиопод

от других тентакулят – развитие двустворчатой раковины и более сложная организация. Мантия брахиопод, разрастаясь, прикрывает передний отдел тела и щупальца, которые постоянно находятся внутри мантии. Только брахиоподам присуще развитие сосочков на мантии, пронизывающих раковину.

Если палеонтологи принимают существование типа *Brachiopoda* и двух классов *Inarticulata* и *Articulata*, то ряд биологов (Иванова-Казас, 1977; Беклемишев, 1964) рассматривают брахиопод в ранге класса с двумя подклассами *Eccardines* и *Testicardines*. По содержанию первый подкласс соответствует классу *Inarticulata*, а второй подкласс – классу *Articulata*.

Эмбриональное развитие брахиопод, изученное у нескольких видов, выявило специфический характер изменений, отражающих признаки развития первичноротых и вторичноротых животных. На этом основании принято считать, что тип *Brachiopoda* занимает промежуточное положение между первично- и вторичноротыми. Некоторые авторы (Беклемишев, 1964; Старобогатов, 1979) считают их более близкими к первичноротым, другие (Иванов, 1937; Малахов, 1976) / к вторичноротым.

Следует отметить, что эмбриональное развитие замковых брахиопод ближе к развитию вторичноротых, чем развитие беззамковых брахиопод.

Признаки, сближающие брахиопод с вторичноротыми, следующие.

1. Гастрюляция у всех брахиопод происходит путем инвагинации.
2. Первичный мозг у личинок редуцируется и заменяется вторичным мозгом.

3. У замковых брахиопод целом образуется энтероцельным путем, как у вторичноротых, у беззамковых – схизоцельным способом, характеризующим первичноротых.

4. У замковых брахиопод наблюдается радиальное дробление клеток зародыша с образованием тетрабластомера, оно близко к дроблению клеток у вторичноротых. Беззамковые характеризуются смешанным типом дробления клеток с преобладанием спирального элемента, что сближает их с первичноротыми.

Сходство с первичноротыми заключается в формировании ротового отверстия на месте бластопора.

Дискуссия возникает по поводу монофилетического или полифилетического происхождения типа брахиопод и классов замковых и беззамковых. Так А.Роуэл (Rowell, 1981) и А.Уильямс и И.Хорст (Williams, Horst, 1977) считают, что *Inarticulata* возникли от

единого ствола фороидоподобных организмов, давших начало всем отрядам беззамковых брахиопод. В качестве доказательства монофилетического происхождения брахиопод отмечается большое сходство строения лофофора у всех брахиопод, выделение раковины вентральными и дорсальными лопастями мантии, наличие целомических каналов в мантии, присутствие реснитчатого края мантии.

Теория полифилетического происхождения брахиопод, в соответствии с которой брахиоподы неоднократно возникали от разных ветвей лофофора, принадлежит И.Валентайну (Valentine, 1973) и А.Райту (Write, 1979).

В пределах беззамковых брахиопод в широком понимании В.Ю.Горянским и Л.Е.Поповым (1985) был выделен новый класс *Lingulata* с фосфатной раковиной, включающий отряды *Acrotretida*, *Discinida*, *Lingulida*, *Siphonotretida*, *Paterinida*. Класс *Inarticulata* объединяет в данном случае беззамковых брахиопод только с известковой раковиной. К нему относятся отряды *Craniida*, *Craniopsida*, *Obolellida*, *Trimerellida*.

Для замковых брахиопод предлагается считать предковыми беззамковых брахиопод с известковой раковиной, т.е. класс *Inarticulata*. Наиболее близкими к замковым являются *Obolellida*, от которых возможно произошли *Orthida*.

Авторы доказывают наличие различных предковых групп лофофорат для класса *Lingulata* с одной стороны и классов *Inarticulata* и *Articulata*, с другой стороны. Сходство классов *Inarticulata* и *Articulata* в представлении Горянского и Попова заключается в формировании у современных представителей, например у теребратулид, в классе *Articulata* и краниид в классе *Inarticulata* мантии, мускулатуры и раковины путем преобразования мезосомы, т.е. перечисленные структуры являются гомологичными, что является свидетельством общности происхождения. Можно предполагать, что их предками была группа протолофофорат, рано обособившаяся от других групп лофофорат, возможно до появления раковины.

Происхождение класса *Lingulata*, объединяющего брахиопод с фосфатно-кальциевой раковиной, скорее всего связано с другим стволом лофофорат. Наблюдения над современными *Lingula* и *Discinisa* показали, что раковина, мантия и мускулатура возникают у них из метасомы, т.е. эти структуры не являются гомологичными тем же структурам у *Articulata* и *Inarticulata* и, следовательно, могут иметь иное происхождение.

Различия между рассматриваемыми группами проявляются также

в строении и образе жизни личинки. У замковых брахиопод продолжительность пелагической стадии личинки составляет от нескольких часов до суток. Личинка лишена раковины и лофофора. Развитие мантийных складок происходит с выворачиванием чехла мантии на 180° . После оседания на дно личинка прикрепляется дистальным концом заднего сегмента тела, который затем превращается в ножку. Личинку *Articulata* можно сравнить с одной из ранних стадий развития форонид.

Для класса *Lingulata* постэмбриональные преобразования изучены у лингулид и дисцинид. У обеих групп личинки долгое время, до месяца, могут быть представлены пелагической стадией. На этой стадии личинки имеют развитый лофофор и зачаточную раковину. Щупальца лофофора служат для питания и плавания. Переход к сидячей стадии не несет коренных изменений морфологии животного. Мантийные складки развиваются без поворота. Ножка представляет собой вырост вентральной лопасти мантии. Личинка замковых брахиопод имеет ряд сходных черт с одной из стадий развития форонид. Существующее представление о происхождении брахиопод с известковой раковиной от брахиопод с фосфатно-кальциевой раковиной, по мнению В.Ю. Горянского и Л.Е. Попова (1985), не выдерживает критики, "поскольку в них отсутствует объяснение механизма преобразования химического состава раковины и ее структуры и нет примеров филогенетических рядов, иллюстрирующих возможность такого перехода". Различия химического состава раковины имеют глубокие генетические корни. По мнению Е. Юп (Jope, 1979), занимающейся исследованиями биохимического состава раковины, известковая раковина формируется системой протеинов периостракума независимо от фосфатно-кальциевой раковины. Высказывается предположение о ранней дивергенции брахиопод на две группы, отличающиеся по минеральному составу раковины, возможно до формирования минеральной раковины.

Самым древним и просто устроенным отрядом замковых брахиопод является отряд *Orthida*, от которого вероятно произошли некоторые отряды *Articulata*, такие как *Pentamerida*, *Rhynchonellida*, *Strophomenida*.

По мнению Муир-Вуд и А. Купера (Muir-Wood, Cooper, 1960) отряд *Productida* произошел от строфоменидных предков *Leptaenisca*, с которыми их объединяют цементирующаяся брюшная створка, раздвоенный замочный отросток и изогнутые брахиальные валики. Г.А. Афанасьева (1988) считает, что непосредственно от строфоменид произошли хонетиды, которых она вслед за Д.В. Наливкиным (1979) рассматривает в качестве самостоятельного отряда *Chonetida*. В свою

очередь хонетиды дали начало отряду *Productida*. Во всяком случае строфомениды, хонетиды и продуктиды имеют много сходных морфологических черт: наличие сильно выпуклой брюшной створки и вогнутой или уплощенной спинной створки, ложнопористую раковину, отсутствие известковых брахиальных поддержек. Это сходство позволило А.С.Датису и Г.А.Афанасьевой (1989) выделить подкласс *Strophomenata* для перечисленных выше отрядов.

На происхождение отряда *Rhynchonellida* имеются две точки зрения: от *Orthida*, надсемейства *Orthasea* или от *Pentamerida*, надсемейства *Rorambonitasea* путем развития круп и потери способности к образованию спондиллия. Ринхонеллиды являются очень консервативной группой среди замковых брахиопод. Кроме небольшой группы псевдопористых ринхонеллид, *Rhynchorogasea*, все представители отряда имеют непористую раковину. С ордовика по настоящее время они сохраняют односкладчатую раковину, обычно четкую ребристость, реже имеют гладкую раковину.

Наибольшие дискуссии вызывает происхождение отрядов *Spiriferida* и *Terebratulida*. Ранее высказывалось предположение о происхождении теребратулид от пористых ортид (Cooper, 1937; Cloud, 1942). А.Райт (Wright, 1961) и затем А.Вильямс и А.Роуэл (Williams, Rowell, 1965) считают, что оба отряда тесно связаны с ринхонеллидами. Древние спирифериды из среднего ордовика (род *Protozyga*) имеют петлю, которая появилась как производная от хорошо развитых круп. В дальнейшем после стадии петли образовались первые спирали с малым количеством оборотов, таким образом возникли спирифериды. Теребратулиды могли возникнуть путем пedomорфоза от начальных стадий спириферид. Делается предположение о том, что ктум у спириферид и поперечная пластина петли у теребратулид гомологичны. В пользу происхождения теребратулид от спириферид свидетельствуют особенности структуры раковинного вещества, наличие у обоих отрядов так называемых "пробок" - "saloru", которые закрывают сверху каналы пор (MacKinnon, 1971). Имеются и другие точки зрения на происхождение спириферид. Так Е.А.Иванова (1969) связывает их происхождение с ортидами.

В течение фанерозоя количество таксонов брахиопод уменьшалось, начиная от палеозоя до настоящего времени. В палеозое были представлены все отряды замковых и беззамковых брахиопод. В раннем палеозое вымерли четыре отряда беззамковых брахиопод: *Acrotretida*, *Siphonotretida*, *Kutorginida*, *Paterinida*. В течение палеозоя последовательно вымирают отряды замковых брахиопод, *Penta-*

merida в девоне и Atrypida в карбоне. В конце палеозоя исчезают отряды замковых брахиопод Orthida и Productida. Представители отряда Athyridida продолжают существовать в триасе. Отряды Spiriferida и Strophomenida переходят в мезозой, их последние представители известны из нижней юры. В течение всего мезозоя существуют два отряда замковых брахиопод Rhynchonellida и Terebratulida, представленные несколькими сотнями родов. Только лингулиды и кранииды широко представлены в палеозое, мезозое и кайнозое. В конце мезозоя значительно уменьшается количество семейств и родов ринхонеллид и теребратулид. На границе с кайнозоем исчезает большая часть мезозойских таксонов. В современных морях существует около 90 родов.

Брахиоподы занимают близкие экологические ниши с двустворчатыми моллюсками. Обе группы питаются органическим детритом, органическими взвешями, микроорганизмами. Однако в эволюции двустворок наблюдается обратная картина, выразившаяся в возрастании количества двустворок от палеозоя до настоящего времени. В палеозое это была малочисленная группа, в мезозое их количество значительно возросло, в кайнозое они стали доминирующими организмами. Можно предполагать, что брахиоподы были менее жизнестойкой группой по сравнению с двустворками и в большей степени подвергались влиянию неблагоприятных условий во время значительных глобальных перемен. Большая биологическая пластичность двустворчатых моллюсков обусловлена рядом причин: более совершенной системой газообмена, связанной с специфическим строением мантии, развитием настоящих сифонов, способствующих созданию дифференцированных токов воды, длительной стадией свободноплавающей личинки, позволяющей расселяться на больших территориях. Высокая эврибионтность двустворок выражается в многообразии способов прикрепления к субстрату, способности жить на различных грунтах, в наличии свободно передвигающихся форм. Многие группы менее требовательны к изменению температуры и солености по сравнению с брахиоподами.

Наиболее резкое вымирание замковых брахиопод на границе палеозоя и мезозоя возможно объясняется сменой состава фитопланктона. Начиная с мезозоя, большую часть фитопланктона составляли диатомовые водоросли с плотной оболочкой. Устройство кишечного тракта беззамковых брахиопод и двустворок позволило использовать их в качестве пищи. Отсутствие анального отверстия, несовершенство строения кишечника сделало замковых брахиопод неспособными к питанию твердыми частицами фитопланктона. Возможно это и явилось одной из причин гибели ряда групп брахиопод.

ад - отпечатки мускулов аддукторов
 б - бугорки
 б.а. - брюшная аррея
 б.в. - боковой валик
 бк.с. - боковая септа
 б.от. - брахиальные отпечатки
 бр - брюшная створка
 брх.п - брахиальные пластины
 б.с. - боковая септа
 в.в. - восходящие ветви петли
 в.и. - внутренние иглы
 в.о. - васкулярные отпечатки
 в.с. - васкулярные синусы
 в.ф. - висцеральный форамен
 д. - дельтидий
 Д - длина
 дид. - дидукторы
 дт. - дельтирий
 з. - зубы
 з.ад. - отпечатки задних аддукторов
 з.к. - задний край
 з.л. -
 зм.п. - замочная пластина
 з.о. - замочный отросток
 з.от. - отпечатки задних мускулов открывателей
 з.пл. - зубная пластина
 з.п.у. - задний поперечный удлинённый отпечаток
 зч. - зубчик
 з.я. - зубные ямки
 и - иглы
 ин - интераррея
 км - камарофорий
 к.м. - отпечатки косых мускулов
 кр.п. - круральная пластина
 кс - комиссура
 л. - лимб
 л.н. - линии нарастания
 мк - макушка
 м.о. - мускульные отпечатки

м.пл. - мускульное поле
 н. - нототирий
 н.в. - нисходящие ветви петли
 нж. - ножные мускулы
 н.з.о. - непарный задний мускульный отпечаток
 п - пропарея
 п.ад. - отпечатки передних аддукторов
 п.д. - отпечатки передних дидукторов
 п.г. - прямочные гребни
 п.к. - поровой канал
 п.о. - передний мускульный отпечаток
 пр.к. - передний край
 пр.п. - первичная пластина
 пр.с. - призматический слой
 пс. - пустулы
 псд. - псевдодельтидий
 р. - ростеллум
 р.р. - ручные разгибатели
 с. - септа
 с.а. - спинная аррея
 с.в. - срединный валик
 сл. - спираль ручного аппарата
 сп. - спинная створка
 спн. - спондиллий
 spr.к. - спиральный конус
 с.р. - сократители рук
 ср.с. - срединная септа
 Т - толщина раковины
 у - ушки
 ф. - форамен
 ф.п. - фулькральные пластины
 ц.о. - центральный мускульный отпечаток
 Ш - ширина раковины
 ю. - югум
 ю.о. - югальный отросток

Строение мягкого тела

Полость раковины делится на две неравные части: меньшую висцеральную, в которой находятся все основные органы мягкого тела, и большую мантийную, в которой помещаются мантия и лофофор (рис. 1).

Висцеральная полость находится в задней части раковины, по объему занимает около трети всей полости. Кишечный тракт состоит из ротового отверстия, глотки, пищевода, желудка и кишки. У *Inarticulata* кишка имеет анальное отверстие, у *Articulata* кишечник заканчивается слепо. В желудок впадают протоки печени. Выделительная система представлена парными нефридиями, через которые выводятся также и половые продукты. Воспроизводительные органы, гонады, состоят из двух пар образований, имеющих вид мелко ячеистой сетки, часто ярко окрашенные в желтый или оранжевый цвет. Настоящего сердца нет. Имеется пульсирующий мешочек, от которого отходит один ствол, разделяющийся затем на два ствола. По направлению к переднему краю образуется сеть каналов, так называемых мантийных синусов. Висцеральная полость, мантийные синусы и каналы лофофора заполнены целомической жидкостью. Нервная система примитивная, представленная околослоточным кольцом вокруг пищевода, от которого отходят нервные стволы в мантию и лофофор.

Мантийная полость занимает около двух третей от всей полости раковины. Она выстлана двумя лопастями мантии, вентральной и дорсальной. Мантия является органом, с помощью которого у брахиопод происходит газообмен. Кроме того, мантия продуцирует раковину.

Лофофор (руки, брахий) является питающим органом, проводящим ко рту токи воды с питательными частицами, а также органом, участвующим в процессе газообмена. Он состоит из двух эластичных симметричных тяжей, несущих многочисленные щупальца. Поверхность щупалец покрыта мерцательным эпителием. Щупальца обладают способностью изгибаться с образованием канала. Реснички эпителия создают ток воды, который направляется к ротовому отверстию. Имеются два симметричных входящих тока воды. Один выходящий ток воды находится в середине полости между спиралями или складками лофофора. Токи воды у брахиопод недостаточно дифференцированы. Отсутствуют сифоны (исключение составляют лингулиды), в результате чего может происходить смешение токов воды, что нежелательно для жизнедеятельности организма. Наиболее простой лофофор, трохолофусный, имеет вид кольца. Двулопастной лофофор, шизолофусный, харак-

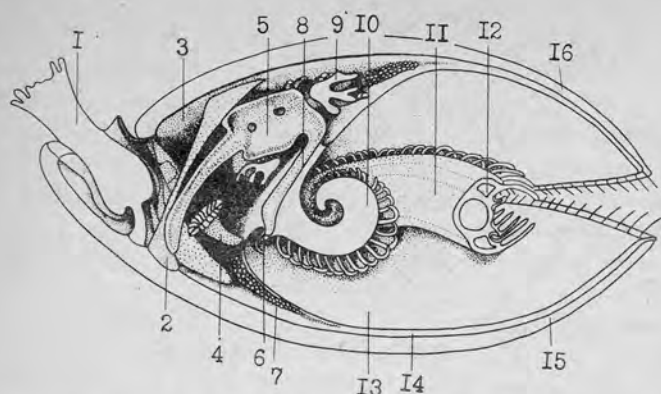
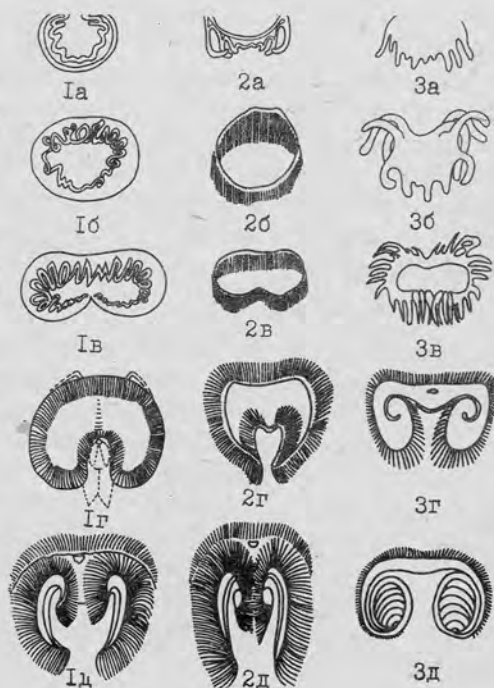


Рис.1. Схема строения мягкого тела брахиопод. Род *Terebratulina* (по Williams, Alwyn, 1965). 1 - ножка, 2 - мускулы закрыватели, 3 - слепая кишка, 4 - нефридий, 5 - желудок, 6 - рот, 7 - гонады, 8 - пищевод, 9 - пищеварительный вырост, 10 - спираль лофофора, 11 - лофофор, 12 - поперечное сечение лофофора, 13 - мантийная полость, 14 - вентральная лопасть мантии, 15 - орхшая створка, 16 - спинная створка

Рис.2. Типы развития лофофора у теребратулид (1а-д, 2а-д, 3а-в). Взрослый лофофор у лингулид (3г) и ринхонеллид (3д); - род *Dallinella*, - род *Magellania*, а-в - род *Cancellothyris*; 1а, 2а, 3а - лейоофусный лофофор; 1б, 2б, 3б - трохоофусный лофофор; 1в, 2в, 3в - шизолофусный лофофор; 1г, 2г - уголофусный лофофор; в - взрослый лофофор у рода *Lingula*; 1г, 2г - лектолофусный лофофор, г - спироофусный лофофор у рода *Hemithyris* (по Thomson, 1927)



теризует некоторые теребратулиды. У большей части отряда Terebratulida лофофор имеет вид сложных петель – плектолофусный лофофор. Лофофор, характеризующийся многоскладчатыми плоскими структурами – птихолофусный, известен у надсемейства Thesideacea. У отряда Spiriferida лофофор в виде двух спиралей – спиролюфусный. В процессе онтогенеза особи лофофор изменяется от простого трохолофусного к более сложному, плектолофусному, спиролюфусному и др. (рис.2). У всех современных брахиопод с любой формой лофофора на взрослой стадии наблюдаются трохолофусный и шизолюфусный лофофоры на юных стадиях.

Мышечная система. У замковых брахиопод различаются мышцы открыватели или дидукторы, мышцы закрыватели или аддукторы и ножные мышцы. Все мышцы крепятся к задней части створки. В спинной створке дидукторы прикрепляются к дну створки или к замочной пластине. По направлению к брюшной створке дидукторы делятся на 4 пучка, на дне створки они оставляют две пары отпечатков. Аддукторы раздваиваются по направлению к спинной створке. На брюшной створке имеются 2 отпечатка аддукторов близ плоскости симметрии, а на спинной створке 4 отпечатка. Отпечатки ножных мышц различаются только на брюшной створке, на спинной створке они крепятся к замочной пластине (рис.3).

У беззамковых брахиопод мышечная система устроена сложнее. Кроме мышц, указанных у замковых брахиопод, имеется одна или несколько пар косых мышц, служащих для сдвигания створок в разделяющей плоскости, и ручные разгибатели. У отряда Lingulida мышцы располагаются на ромбовидной площадке. У Craniida различаются четкие отпечатки аддукторов, выступающие в рельефе и образующие углубления.

Наружное строение

Раковина брахиопод состоит из двух створок, брюшной или вентральной, имеющей загнутую макушку, и спинной или дорзальной. Брахиоподы являются двустороннесимметричными животными, плоскость симметрии проходит через середины створок (рис.4). Край раковины, где расположена макушка, называется задним, противоположный край – передним. Длина (Д) измеряется как расстояние между макушкой и передним краем. Ширина (Ш) – расстояние между боковыми сторонами, измеренное перпендикулярно к длине, толщина (Т) – наибольшее расстояние между выпуклыми частями створок. Линии смыкания створок называются комиссурами, различаются передняя, боковые и задняя комиссуры.

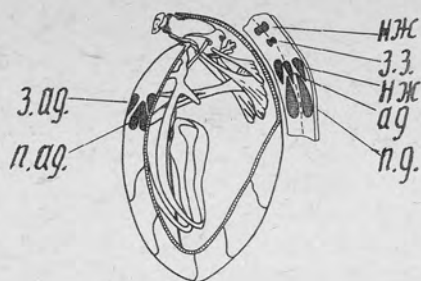


Рис.3. Схема мускульных отпечатков у замковых брахиопод на примере отряда Terebratulida

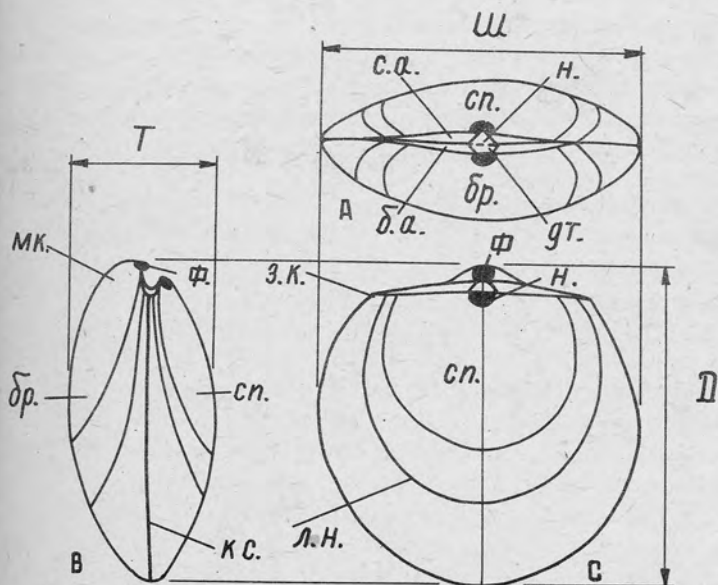


Рис.4. Наружное строение раковины брахиопод (по Williams, Alwyn, 1965)

На макушке обычно имеется отверстие для выхода ножки, оно может быть треугольным — дельтирий (в основном у древних форм) или округлым — форамен. Форамен ограничен с двух сторон дельтициальными пластинками или одной пластиной — дельтидием. На спинной створке может быть нототирий, который также является местом выхода ножки (отряд Orthida). По краям нототирия могут быть развиты хилициальные пластинки или хилидии.

По заднему краю, или замочному, на брюшной створке может быть развита арея, уплощенная поверхность под макушкой. Она может быть сильно вытянутой, если замочный край длинный, а также высокой или низкой. Арея хорошо выражена у отрядов Spiriferida, Strophomenida, Orthida. Концы замочного края могут разрастаться, образуя "ушки". Кроме перечисленных выше отрядов "ушки" можно наблюдать у отряда Productida.

Створки раковины могут быть продольно изогнутыми, складчатыми. Срединная выемка получила название синус, а соответствующее ему возвышение на противоположной створке — седло. Наличие складчатости увеличивает прочность смыкания створок, способствует лучшему разделению токов воды. Приподнятый передний край обуславливает лучшую аэрацию, уменьшает риск заиливания полости раковины.

Скульптура раковины

Различается концентрическая и радиальная скульптура раковин. Концентрическая скульптура представлена линиями или пластинами нарастания, выраженными с различной степенью четкости. Радиальная скульптура представлена ребрами, тонкими или грубыми, заостренными или закругленными. Ребра могут быть простыми, протягивающимися по всей длине створки или в ее передней половине. Если новые ребра образуются путем расщепления имеющихся ребер, такие ребра называются бифуркирующими, а в случае ответвления новых ребер от основных, мы говорим о дихотомии. Часто новые ребра появляются путем вставления ребер в межреберные промежутки.

Скульптура, различимая невооруженным глазом, называется макроскульптурой. Кроме ребер поверхность раковины может быть покрыта шипами и иглами. Шипы обычно представляют собой полые конусовидные образования, которые являются продолжением ребер или пластин нарастания. Иглы характеризуются наличием канала, который открывается в полость раковины. Наиболее часто иглы встречаются у отряда Productida. Как правило, они присутствуют в районе замочного края. Они могут также покрывать всю поверхность створок. Известны случаи развития игл у отрядов Spiriferida, Terebratulida,

Rhynchonellida. Иглы и шипы имеют, по-видимому, несколько функций. Они могут служить в качестве опоры о субстрат, выполнять функцию частичного закоревания, защищать раковину от прикрепления личинок, с их помощью тонкие раковинки продуктид могли, возможно, прикрепляться к водорослям.

К микроскульптуре относятся мелкие шипики, бугорки, сосочки, различимые с помощью лупы, бинокля. Часто скульптура первичного и вторичного слоя бывает разной, как это отмечено для отрядов Spiriferida и Productida. Наиболее часто микроскульптура представлена струйчатостью, которая определяется как очень тонкие короткие ребрышки, тесно расположенные, покрывающие, как правило, всю поверхность створок. Струйчатость может сочетаться с ребристостью.

Внутреннее строение

Внутренний скелет замковых брахиопод состоит из двух частей: замка и поддержек лобифора или брахиальных поддержек.

Основными элементами замка являются зубы на брюшной створке и зубные ямки на спинной створке. Зубы всегда представлены двумя конусовидными выростами, расположенными по краям дельтирия, они могут иметь насечку, как например у многих ринхонеллид. На длинном прямом замочном крае некоторых спириферид развиты многочисленные мелкие зубчики. Макушечная полость брюшной створки может быть разделена на три камеры зубными пластинами, которые служат опорой для зубов и укрепляют полость макушки. Зубные пластины можно наблюдать на ядрах, они четко выражены на поперечных срезах через раковину. Они могут быть параллельными плоскости симметрии и наклоненными к ней. У некоторых представителей отряда Spiriferida массивные субпараллельные зубные пластины простираются через всю створку. Сильное развитие зубных пластин у спириферид возможно способствует дифференцированному размещению спиралей брахиальных поддержек.

В случае слияния зубных пластин образуется спондиллий, обычно в виде чашевидной структуры. Выделяется большое количество модификаций спондиллия, среди них наиболее часто встречаются спондиллий, поддерживаемый срединной септой, как у ряда пентамерид и ортид, сидячий спондиллий, который соединяется с дном створки без участия септы, висячий спондиллий, опирающийся о бока створки и не имеющий опоры о дно.

На спинной створке зубные ямки ограничены гребнями, которые

у разных отрядов получили различные названия. У отряда *Orthida* эти гребни называются брахиофорами, они также служат опорой для лофофора. У отрядов *Strophomenida* и *Spiriferida* по внутреннему краю зубных ямок часто развиты круральные пластины. Аналогичными образованиями у отряда *Pentamerida* являются брахиальные пластины. Для отрядов *Rhynchonellida* и *Terebratulida* прямочные гребни делятся на внутренние и внешние по отношению к плоскости симметрии. Замочная пластина может быть выражена у некоторых отрядов *Articulata*. Она представляет собой поверхность, расположенную между внутренними прямочными гребнями и обычно приподнятую над дном створки. К ней прикрепляются ножные мускулы, а при отсутствии замочного отростка также мускулы закрыватели (аддукторы). Замочная пластина может быть цельной, состоящей из единой пластины или разобщенной, если она состоит из двух частей. Замочная пластина может поддерживаться септой, вертикальной пластиной, простирающейся от середины замочного края вперед. Обычно в месте соединения с септой образуется углубление — септалий (реже употребляется название круралий или брахиофорий для отряда *Pentamerida*). У палеозойских брахиопод задняя часть замочной пластины может быть прободена отверстием — висцеральным фораменом, через которое, по-видимому, могла проходить кишка.

Замочный или кардинальный отросток — вырост над серединой замочного края, является местом прикрепления мускулов открывателей (дидукторов). Он может находиться на замочной пластине, а в случае ее отсутствия между внутренними прямочными гребнями. Замочный отросток может иметь форму пластины у отряда *Orthida*, быть двух-трех- или четырехлопастным или складчатым у отряда *Productida*, иметь тонкую насечку для прикрепления мускулов у отрядов *Terebratulida* и *Productida*.

Поддержки лофофора (иначе ручной или брахиальный аппарат) развиты в различной степени у замковых брахиопод. Они могут быть простыми и выполнять опорную функцию лофофора, как например брахиофоры у *Orthida* и круральные пластины у *Strophomenida*, сложными — как у отрядов *Terebratulida*, *Spiriferida*, *Atrypida*. Поддержки лофофора могут отсутствовать, как например у отряда *Productida*, в этом случае на дне спинной створки при хорошей сохранности можно видеть отпечатки лофофора. Очень характерные следы лофофора с симметричными боковыми пальцевидными отпечатками наблюдаются у надсемейства *Littoniacea* из отряда *Productida* и с веерообразными несимметричными лопастями лофофора у надсемейства *Tre-*

сидасеа из отряда Terebratulida. Места прикрепления поддержек лофофора к замочной пластине называются круральными основаниями. Отряд Rhynchonellida имеет крючковые поддержки лофофора - круры, на которые подвешивается лофофор.

Поддержки лофофора в виде спиралей служат опорой лофофора по всей его длине у отрядов Spiriferida, Atrypida и Atyridida. Конусы спиралей имеют различную ориентировку - они могут быть направлены к боковым сторонам раковины, к середине раковины, к середине спинной створки и т.д. Этот признак имеет высокое таксономическое значение, он определяет принадлежность к отрядам, надсемействам и семействам. Ленты спиралей соединяются с крурами с помощью первичных пластин. От первичных пластин отходят внутрь раковины игральные отростки, которые могут соединяться с образованием югума.

Петлевидные поддержки лофофора характеризуют отряд Terebratulida. Различаются простые треугольные петли, петли с удлиненными передне-боковыми концами - флангами и сложные петли, состоящие из восходящих и нисходящих ветвей. Ветви сложных петель могут соединяться с септой, могут быть свободными. Для сложных петель и петель с длинными флангами выявлены довольно четкие онтогенетические стадии, позволяющие установить родственные взаимоотношения между различными группами теребратулид.

Структура раковины брахиопод

Изучение строения раковины брахиопод с помощью сканирующего электронного микроскопа началось в 50-ых годах 20 столетия. Основоположником учения о структуре раковинного вещества у плеченогих является А.Вильямс (Williams, 1965, 1968, 1970а,б, 1971, 1984). Очень важными работами в этой области являются труды Маккиннона (MacKinnon, 1974), П.Бэкера (Baker, 1970а,б) и др. Среди отечественных специалистов следует отметить работы А.С.Дагиса (1972-1974), Г.А.Афанасьевой (1980), И.Н.Мананкова (1979), О.А.Эрлангер (1982), Г.Т.Ушатинской (1988), Попова (1986), В.П.Камышан (1979), Т.Н.Смирновой (1979, 1980, 1984) и др.

В настоящее время происходит накопление фактического материала и предварительная оценка таксономического ранга структурных элементов. Для большей части брахиопод структура раковины является очень консервативной, мало изменяющейся во времени в пределах одной группы. Исключением является мезозойское надсемейство Thecidasea (отряд Terebratulida), из которого в течение всего времени его существования с триаса до настоящего времени раковинное вещество из двухслойного постепенно становится однослойным,

сначала в одной створке, затем в другой. Окончательно раковина становится однослойной, состоящей из мелкокристаллического кальцита в мелу (Смирнова, 1969). Очень важным является изучение структуры раковины у разновозрастных представителей определенных групп с целью выяснения тенденций эволюционного развития структурных элементов. Такое направление в изучении строения раковинного вещества могло бы оказать помощь при выявлении филогенетических связей равно как и для оценки таксономического ранга структурных особенностей. Пока что существуют крайние точки зрения на возможность использования строения раковины для характеристики таксонов различного ранга. Ряд исследователей считает, что этот признак вполне годен для видовой или родовой характеристики, другие авторы утверждают исключительно высокий таксономический ранг структуры раковины порядка отрядов, надсемейств, семейств. Необходима постановка обширных систематических исследований в этой области для решения указанных проблем.

Класс Inarticulata

Отряды Lingulida, Acrotretida, Siphonotretida и Paterinida имеют фосфатно-кальцевую раковину. Раковинное вещество состоит обычно из чередования минеральных пластин, субпараллельных наружной поверхности створок, и органических пластин (Iwata, 1981) (рис.5). Минеральные прослои имеют фосфатно-кальцевый состав. Основным компонентом является карбонатосодержащий фторапатит. У всех брахиопод как беззамковых, так и замковых имеется верхний органический слой — периостракум, который практически не сохраняется в ископаемом состоянии. Различия в строении раковинного вещества для этих отрядов незначительные, они заключаются в ультраструктурной специфике минеральных и органических прослоев, в наличии или отсутствии пористости. У отрядов Lingulida, Acrotretida и Siphonotretida предполагается тканевой способ секреции (Ушатинская, Зезина и др., 1988). Раковины у отряда Paterinida, по предположению Попова и Г.Т.Ушатинской (1986), выделялись с помощью клеточного способа секреции, т.е. таким же образом как и у всех замковых брахиопод. У патеринид минеральные пластинки образованы относительно крупными призмами, четко ограниченными, имеющими разделяющую поверхность.

У беззамковых брахиопод с известковой раковиной — отряды Craniida и Kutorginida структура створок хорошо изучена у краинид (Williams, 1970a, b, 1984). Раковина краинид обычно состоит из двух слоев, первичного, расположенного непосредственно под пе-

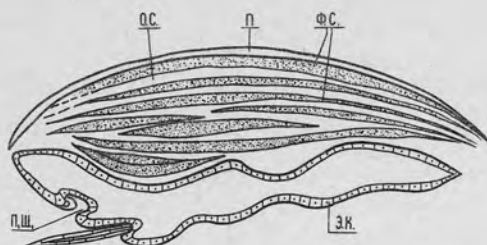


Рис.5. Строение раковинного вещества у рода *Lingula* (по Ivato, 1981):

о.с. - органический слой, п. - периостракум, п.щ. - периостракальная щель, ф.с. - фосфатный слой, э.к. - эпителиальные клетки



а



п.к.

б

Рис.6. Структура раковины краниид, на примере *Crania anomala*: а - строение пластинчатого слоя, б - ветвистые поровые каналы (п.к.) (по Williams, 1970)

приостракумом и состоящего из мелких игольчатых кристаллов, и вторичного, пластинчатого слоя. Пластинчатый слой представляет собой чередование тонких известковых пластин и органических прослоев. Пластины растут по спирали, обычно они образуют ромбоэдры (рис.6а). Раковина краниид пористая, поровые каналы могут ветвиться (рис.6б).

Класс *Articulata*

Образование раковины у замковых брахиопод происходит в результате стандартной секреторной деятельности мантии (рис.7). Как правило, различаются первичный и вторичный слой, спорадически отмечается появление третичного слоя (Williams, 1965, 1968).

Первичный слой состоит из мелкокристаллического кальцита, кристаллы которого часто имеют игольчатую форму, как например у отрядов *Rhynchonellida* и *Terebratulida*. Кристаллы кальцита обычно ориентированы перпендикулярно к поверхности створок. Первичный слой у отряда *Atrypida* представлен сплошной фторфоровидной массой. Этот слой находится под приостракумом, его толщина относительно стабильна для одного экземпляра. Первичный слой образуется краем наружной лопасти мантии, он состоит исключительно из неорганического материала.

Вторичный или фиброзный слой состоит из отдельных вытянутых кристаллов кальцита с различным поперечным сечением, ромбовидным, гексагональным, трапециевидным и т.д. Фибры плотно прилегают друг к другу, образуют сплошные покрытия, находящиеся под первичным слоем. Фиброзный слой может состоять из нескольких прослоев с различно ориентированными фибрами. Каждая фибра заключена в протеиновую оболочку. После растворения минерального вещества фиброзного слоя остается сотовидная решетка, состоящая из органического вещества — протеина. Форма и величина поперечного сечения фибр имеют большое значение для диагностики крупных таксонов порядка отрядов и надсемейств. Вторичный слой образуется всей поверхностью наружного слоя мантии.

У некоторых представителей отряда *Orthis* и раннепалеозойских *Strophomenida* (надсемейства *Strophomenacea* и *Davidsoniaceae*) вторичный слой представлен пластинами (Williams, 1968).

Третичный или призматический слой образован крупными полигональными призмами кальцита, ориентированными перпендикулярно к поверхности раковины. Он может быть развит в виде единого слоя, выстилающего всю внутреннюю поверхность раковины как у отрядов *Terebratulida* и *Spiriferida* или же он состоит из одного или нескольких прослоев. Призмы, по-видимому, являются производными фибр, од-

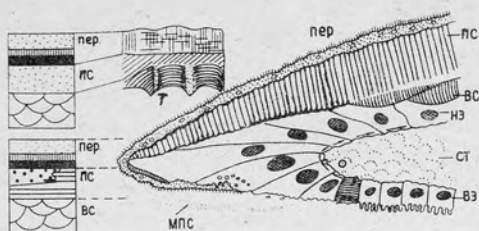


Рис.7. Схема секреции раковинного вещества у замковых брахиопод (по Williams, 1968); вс - вторичный слой, вэ - внутренний эпителий мантии, мкс - мукополисахаридный слой, нэ - наружный эпителий мантии, пер - periostracum, пс - первичный слой, ст - соединительная ткань, т - талеолы

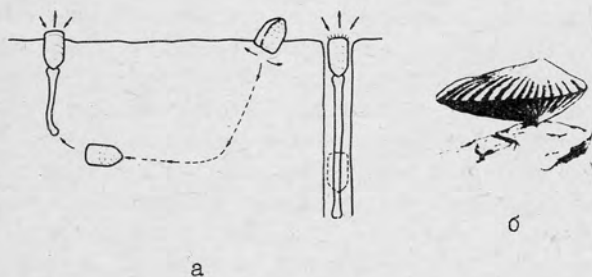


Рис.8. Образ жизни беззамковых брахиопод: а - *Lingula* (Thayer, Steel-Petrovic, 1975), б - *Crania* (Иванова, 1949)

нако более крупными с многоугольным сечением и с измененной ориентировкой. Призмы могут образовывать отдельные участки внутри фиброзного слоя или чередоваться с прослоями фиброзного слоя. Часто призматический слой выполаживается на периферии створок, где он заменяется фиброзным слоем. Призматический слой появляется спорадически у разных групп брахиопод. Наиболее четко его таксономический ранг определяется как родовой, возможно эта структура может определять и более высокие таксоны.

Замковые брахиоподы, имеющие модифицированную секреторную деятельность, характеризуются определенными отклонениями, выражающимися в появлении ряда структур (Афанасьева, 1980; Мананков, 1979; Дагис, 1974; Смирнова, 1969). Наиболее часто встречаются группы брахиопод с талеолами (отряд *Strophomenida*, надсемейство *Davidsoniacea*, отряд *Productida*, надсемейство *Chonetacea*, отряд *Terebratulida*, надсемейство *Thesideacea*. Такие брахиоподы называют псевдопористыми. Талеолы представляют собой стержневидные образования, сформированные сильно изогнутыми фибрами или тонкокристаллическим кальцитом, или сочетанием тех и других. Возможное назначение талеол — укрепление раковины.

Если поры пронизывают только вторичный слой и отсутствуют в первичном слое раковины, такие поры называются внутренними порами или эндопорами. Если первичный слой тонкий, они могут просвечивать, создавая впечатление истинной пористости. Эндопоры развиты у некоторых теребратулид и спириферид (Иванова, 1971).

Пористые и непористые или сплошные раковины замковых брахиопод широко распространены у большинства отрядов. Исключение составляют теребратулиды, у которых все представители имеют пористую раковину, продуктиды и пентамериды с непористыми раковинами. В поровые каналы заходят выросты мантии, увеличивая таким образом, общую площадь мантийной поверхности. Благодаря наличию поровых каналов мантия приобретает более прочное прикрепление к раковине. По мнению некоторых ученых (Curry, 1983) в каналах могут накапливаться питательные вещества для использования их во время сезонов с малым количеством пищи. Наблюдения над деятельностью сверлильщиков показали, что в большей степени разрушению подвержены непористые раковины, намного реже воздействию сверлильщиков подвергаются пористые раковины. Поровые каналы расположены перпендикулярно к поверхности створок, обычно они пронизывают фиброзный и призматический слои, не всегда захватывают первичный слой и всегда кончатся под периостракумом. Таким образом они не имеют прямого сообщения с внешней средой.

У ряда мезозойских и кайнозойских теребратулид обнаружены микропоры, расположенные хаотически. Каналы микропор параллельны каналам пор, их диаметр в 10-15 раз меньше диаметра пор. Функция микропор до сих пор не выяснена, возможно они служили для облегчения раковины.

Внутренние скелетные элементы у большей части изученных групп образованы фиброзным слоем, реже призматическим. Известны случаи двуслойного строения септы, замочной пластины, внутренняя часть у которых сложена фиброзным слоем, а наружная призматическим.

ЭКОЛОГИЯ

Крупным специалистом в области экологии брахиопод является Е.А.Иванова, которой принадлежит разработка экологической классификации палеозойских брахиопод (Иванова, 1949, 1958, 1962). В.П.Макридин (1952, 1964), М.Радвик (Rudwick, 1965, 1970), О.Н.Зезина (1976) внесли существенный вклад в изучение экологии мезозойских и современных брахиопод. Следует отметить, что установленные Е.А.Ивановой экологические типы могут успешно использоваться также для мезозойских и кайнозойских брахиопод.

Способы прикрепления раковины

Беззамковые брахиоподы относятся к трем экологическим типам: якорному, зарывающемуся и цементирующемуся.

К якорным брахиоподам относятся отряды *Siphonotretida*, *Acrotretida*, *Kutorginida*, *Paterinida*. Современные акротретиды, представленные надсемейством *Discinacea*, имеют массивную короткую ножку с широким основанием, плотно прирастающую к твердым предметам.

Зарывающиеся брахиоподы представлены отрядом *Lingulida*. Лингулиды имеют длинную ножку, в вытянутом состоянии превышающую длину раковины в 7,5 раз. Лингулиды живут на литорали, они могут существовать длительное время при неблагоприятных условиях, во время отливов переносить значительное опреснение. Являясь эвригалинными формами, лингулиды переносят колебания солености в пределах от 13 до 42‰. Современные лингулиды обычно живут на глубине до 50 м, редко до 500 м, предпочитают глинистый и тонкопесчанистый субстрат, богатый органикой, реже селятся на известковом дне (Emig, Gall и др., 1978). Лингулиды обитают в норках. Они зарываются с помощью вращательных движений переднего края раковины. После прорывания U-образной норки раковина занимает такое положение,

при котором передний край выступает из осадка (Thayer C.W., Steele-Petrovic, 1975). Шетинки мантии по переднему краю образуют 3 псевдосифона, выступающих над поверхностью осадка. В краевые сифоны поступают входящие токи воды, из среднего сифона ток воды выходит (рис.8а). Во время опасности лингула укрывается в норке. Ножка служит для закоривания раковины с помощью клейкого вещества, выделяемого концом ножки и для вертикального перемещения животного в норке. Известны случаи нахождения ископаемых лингулид в колониях гелиолитоидей и строматопороидей, где лингулы занимали уже готовые норки, оставшиеся от роющих организмов (Richards, Cobb, 1976). В случае потери ножки, она регенирует ее довольно быстро, ножка полностью восстанавливается приблизительно через два месяца. Лингулы живут 5-12 лет. Современные лингулы широко распространены в теплых морях. По аналогии с современными лингулидами ископаемые формы считаются индикаторами жаркого климата.

Представители отряда Craniida прикрепляются в основном к известковому субстрату с помощью цементации. На ранней личиночной стадии брюшная лопасть мантии выделяет клейкое вещество, которое затем обизвествляется. Прикрепление осуществляется всей брюшной створкой или ее частью. Закладка ножки краниид не наблюдалась в процессе онтогенеза, возможно вследствие того, что самые ранние стадии развития не изучены до настоящего времени (рис.8б).

Некоторые представители отряда Acrotretida могли вести псевдопланктонный образ жизни. Они прикреплялись к водорослям, граптолитам и вместе с ними могли переноситься течениями на большие расстояния. Мелкие раковинки Siphonotretacea могли существовать среди водорослей, используя для прикрепления иглы (Горянский, 1969).

Для замковых брахиопод выделяются три экологических типа: якорный, прирастающий и свободнолежащий (рис.9).

I. Якорный экологический тип является наиболее распространенным среди брахиопод. Характерными признаками брахиопод этого типа являются наличие ножки, существующей в течение всей жизни животного, и выпуклыми, часто равновыпуклыми створками. Основная масса брахиопод проходит через стадию прикрепления ножкой к субстрату. Различаются три подтипа якорного экологического типа: основной, опорный и усложненный.

Основной подтип определяется относительно большой ножкой, которая удерживает раковину над субстратом без помощи каких-либо опорных образований. К этому подтипу относятся большая часть отрядов Orthida, Terebratulida, некоторые Spiriferida и Atrypida

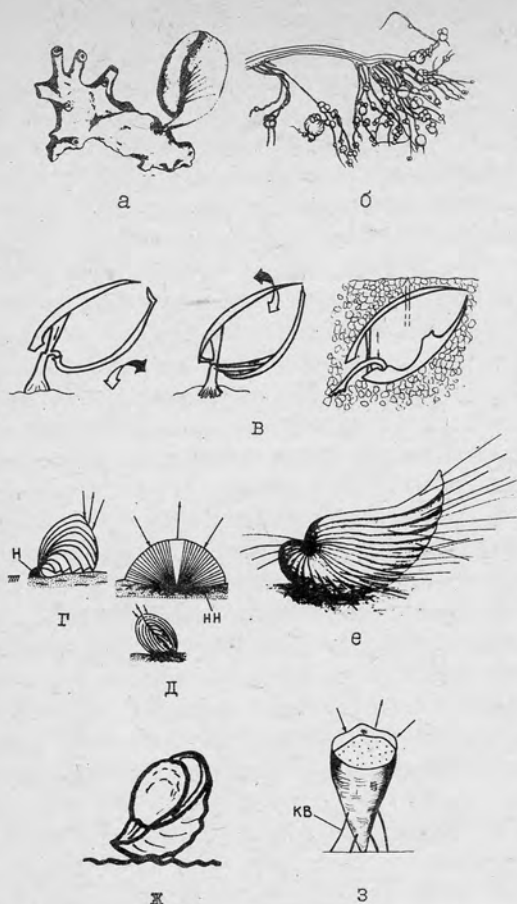


Рис.9. Образ жизни замковых брахиопод. Якорный тип прикрепления а-д: а - основной подтип якорного типа у теребратулид, б - сильно разветвленная ножка у теребратулид, в - функция ножки в качестве рычага и вращательная функция, г - опорный подтип якорного типа у ринхонеллид, д - усложненный подтип якорного типа у спириферид, е - свободнолежащий экологический тип у продуктид, ж - прирастающий экологический тип у тецидных брахиопод, з - прирастающий экологический тип у риктофенид

с низкой ареей и большим дельтирием (рис.9а).

Ножка у *Terebratulida* может вращать раковину на значительный угол, до 180° , несколько приподнимать или опускать раковину над субстратом, что очень важно при условиях быстрого осадконакопления (Richardson, 1981) (рис.9в). У некоторых теребратулид *Laqueus californicus* и ринхонеллид - *Hemithyris psittacea* с помощью ножки раковина может активно переориентировать свое положение при изменении направления движения воды (Barbetta, Michael, 1978).

Разветвленная ножка у рода *Terebratulina* может прикрепляться к отдельным песчинкам, раковинкам фораминифер (рис.9б), скафопод, а также к створкам бивалвий *Chlamys*, *Placopecten* (Logan, 1975), других брахиопод. В некоторых популяциях *Terebratulina* наряду с формами, прикрепляющимися ножкой, существуют свободнолежащие особи. У современного рода *Chlidonophora* (отряд *Terebratulida*), существующего на рыхлом осадке, ножка имеет две морфологические формы, она может разветвляться на корешки у самого выхода из форамены (если в осадке много зерен) или может быть представлена длинным тяжем, который несет корешки на самом конце или по всей длине основного ствола ножки (мало зерен в осадке).

На конце ножки, как в виде единого тяжа, так и разветвленной, имеются мелкие пузырьки, которые принимают участие в растворении поверхности прикрепления. Сначала растворяется органическое вещество субстрата и затем неорганическое вещество. Обычно следы прикрепления представляют собой группу мелких отверстий диаметром не более 2 мм, овально-вытянутых, расположенных радиально (Bramley, Surlyk, Nekvasilova, 1976).

Ножка может выдерживать большую нагрузку, даже если она сильно редуцирована. Напряжение, которое требуется, чтобы оторвать ножку от субстрата, равно от 20 до 90 кг на квадратный сантиметр. Брахиоподы могут существовать при условии сильных течений, имеющих скорость до 2 метров в секунду, в этом отношении они сопоставимы с *Mithylus*, способным существовать в прибрежной зоне (Thayer, 1975).

Опорный подтип. К этому подтипу относятся брахиоподы, у которых на взрослых стадиях ножка не может удерживать раковину в нужном положении и раковина получает опору в области макушки. Характерным представителем этого подтипа является отряд *Rhynchonellida* (рис.9г).

К усложненному подтипу относится большая часть представителей отряда *Spiriferida* (рис.9д), у которого кроме ножки опорную

функцию выполняет относительно высокая арка, и теребратулиды с разветвленной ножкой.

2. Свободнолежащий экологический тип (рис.9е). Раковины свободно лежали на дне, они не прикреплялись ножкой и не цементировались. Отверстие для ножки зарастает у взрослых форм. Выделяются три подтипа свободнолежащего экологического типа.

Первый подтип характеризуется массивной макушечной частью, сильно выпуклыми створками. Наиболее типичными представителями этого типа являются пентамериды.

Ко второму подтипу относятся *Strophomenida*, свободно лежащие на дне, на широкой брюшной створке. Распространены плоские или вогнутые брюшные створки и выпуклые спинные створки.

Третий подтип (понтонный) включает формы с развитыми иглами или широкими пластинами нарастания, помогающими удерживаться животному на мягком грунте. К понтонному подтипу относятся некоторые *Atrypida* и многие *Productida*.

3. Прирастающий экологический тип. К этому типу относятся брахиоподы, прикрепляющиеся к субстрату путем цементации брюшной створки, части или всей поверхности створки. Отсутствует прикрепление ножкой. Обычно брюшная створка асимметричная, выпуклая, спинная створка в основном уплощенная. Прирастающий образ жизни известен у некоторых *Productida* (надсемейство *Littonacea*, семейство *Richthofeniidae* (рис.9з) и для одного надсемейства отряда *Terebratulida* - *Thecideacea* (рис.9ж). Для цементирующихся замковых брахиопод характерно приобретение специфического лофофора пальчаторассеченного, птилолофусного.

Абиотические факторы среды

Глубина. Современные брахиоподы живут на всех глубинах Мирового океана от зоны шельфа до глубины 6 тысяч м. Наибольшее количество брахиопод приходится на глубину 100-150 м. Около половины всех видов существует до глубины 300 м. Ниже 300 м количество видов резко снижается. Это явление можно объяснить уменьшением пищевых ресурсов и площади твердых грунтов (Зезина, 1976).

Соленость. Брахиоподы современных морей являются стеногаллиными. Большая часть живет при незначительных колебаниях солености, не превышающих несколько промилей. Нижней границей для большинства видов является 30‰ в отдельных случаях до 26‰.

Исключением является *Lingula*, могущая переносить резкое опреснение в пределах до 13-15‰. Для некоторых палеозойских брахиопод известны случаи нахождения в лагунных отложениях. Замковые

брахиоподы мезозоя и кайнозоя обитали исключительно в бассейнах с нормальной соленостью.

Температура. Различные виды брахиопод могут жить при очень низких температурах от $-1,8$ в Охотском море, до $+30^{\circ}$ в Тропических морях. Для каждого вида пределы колебания температуры составляют $15-20^{\circ}$. Во время нереста требования к температурным показателям резко возрастают. Каждый вид может репродуцировать при строго определенных температурах, колеблющихся в пределах всего лишь нескольких градусов. Оптимальными для нереста являются температуры $+10-15^{\circ}$.

Биотические взаимоотношения. Известны случаи поедания брахиопод рыбами, крабами, морскими звездами. Хищная гастропода *Natica* просверливает отверстие в раковине и выедает содержимое, на раковинах ископаемых брахиопод часто видны отверстия правильной круглой формы — следствие сверления *Natica*. В Японии имеются целые "плантации" *Lingula*, ножка которых употребляется человеком в пищу. Брахиоподы селятся на отмерших ветвях кораллов, многие виды являются рифолюбями. Часты случаи поселения брахиопод на брахиоподах и двустворках. Особый интерес представляют находки теребратулид на раковинах *Chlamys*, которые могут передвигаться в толще воды, способствуя таким образом расселению брахиопод. На раковинах брахиопод селятся мшанки, серпулы, фораминиферы, губки.

Питание

Створки раковины периодически открываются, движением ресничек на щупальцах лофофора создаются два тока воды — входящий и выходящий. Механические частички в основном оседают на внутренней поверхности щупалец. При большом количестве взвеси может выделяться слизь, которая обволакивает посторонние частички и затем выбрасывается наружу при захлопывании створок. Беззамковые брахиоподы питаются в основном диатомовыми водорослями. Замковые брахиоподы в большинстве случаев не могут питаться фитопланктоном, пищей для них могут служить агрегаты бактериальных клеток и молекулы органического вещества, адсорбированного из раствора (Зезина, 1976).

ЗНАЧЕНИЕ БРАХИПОД ДЛЯ ПАЛЕОЗООГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ

Брахиоподы являются весьма ценной группой для районирования морей в течение всего фанерозоя (Макридин, 1964; Зезина, 1973, 1976; Дагис, 1974; Розман, 1977, 1981; Смирнова, 1984).

В основной массе они обитали на шельфе. Среди современных брахиопод население шельфа составляет 90%. Изучение закономерностей расселения шельфовых организмов, путей их миграций, особенностей эволюции в крупных акваториях, поведения эндемиков — помогает восстановить изменение контуров древних бассейнов, условий осадконакопления, наметить возможные направления течений и, следовательно, могут служить для палеозоогеографических реконструкций.

Изучение последовательной палеозоогеографии брахиопод в различные отрезки геологического времени помогает выявить районы формирования отдельных филогенетических стволов, закономерности изменения таксономического разнообразия на площади, возможные причины длительного существования и исчезновения ряда групп на определенных территориях, направления расселения брахиопод, изменения границ палеозоогеографических подразделений во времени.

Брахиоподы являются группой, эволюционирующей достаточно медленно по сравнению, например, с головоногими моллюсками. Считается (Месежников, 1974), что при быстром изменении группы во времени трудно сравнивать сменяющиеся ареалы, так как они отражают не столько изменение условий среды, сколько смену ареалов преемственных, но разных таксонов. Медленная эволюция группы обуславливает длительное существование одних и тех же таксонов, и изменение их ареалов чаще всего свидетельствует о значительных изменениях условий обитания. В этом отношении брахиоподы, особенно по сравнению с быстро эволюционирующими аммонитами, являются группой, удобной для палеозоогеографического районирования.

В том случае, если палеозоогеографическое районирование проводится по одной группе животных, например, только по брахиоподам, применяется фаунистический принцип, в основу которого положено пространственное размещение различных таксонов и их историческое развитие на определенных территориях (Гурьянова, 1957; Макридин, 1965, 1966 и др.). Тесная связь брахиопод с определенными фациями, неодинаковая степень изученности на различных территориях создают значительные трудности, однако использование крупных таксонов, окхват больших площадей, позволяют в значительной степени нивелировать их и наметить основные особенности расселения группы. Выясне-

ние поведения длительно существующих высших таксонов группы в последовательные отрезки геологического времени, изменение их ареалов свидетельствует о значительных изменениях условий обитания и создает основу для выделения палеозоогеографических областей и провинций. При проведении подобных исследований крайне желательно иметь представление о том, какие именно факторы влияют на расселение данной группы, что могло бы облегчить реконструкцию их изменений во времени, т.е. дать материал для общих палеогеографических построений в определенные интервалы геологического времени. Использование сведений по современным группам с учетом специфики морфологии ископаемых представителей и особенностей их среды обитания может помочь при выявлении контролирующих факторов расселения в прошлом.

Для брахиопод выявлена четкая приуроченность к климатическим зонам. Климат является основным фактором, регулирующим распространение брахиопод в течение всей истории их существования. Для современных брахиопод О.Н.Зезиной (1973, 1976) отмечена четкая приуроченность видовых комплексов к климатическим зонам. Дифференциация родов с появлением эндемиков в провинциях и подобластях, наличие эндемичных семейств в палеозоогеографических областях, отражают значительную стенобионтность брахиопод в акваториях мезозоя. Большая чувствительность к температурному фактору позволяет использовать многие группы брахиопод в качестве индикаторов климатической обстановки. Так семейства *Basiliolidae*, *Megathyrididae*, на семейство *Thecideacea*, рифолюбивые *Cranidae* в течение мезозоя и кайнозоя определяют тепловодные бассейны тропического пояса. Представители холодноводной фауны менее обильны по сравнению с теплолюбивыми брахиоподами. Наибольшее таксономическое разнообразие характерно для тропических и субтропических широт.

При анализе распространения современных брахиопод О.Н.Зезина отмечает симметрию в расположении фаунистических поясов применительно к брахиоподам, которая определяется симметрией основных типов структуры вод — "Последняя же зависит от симметрии океанических круговоротов, которые являются выражением общеклиматических процессов в океане. Поскольку распространение современных видов брахиопод хорошо отражает картину современной циркуляции вод, представляются в достаточной мере обоснованными обратные палеоокеанические построения на основании анализа распространения брахиопод в прошедшие геологические эпохи" (Зезина, 1976, с.84).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Класс Inarticulata Huxley, 1869

Раковина хитиново-фосфатная, реже известковая, пористая или сплошная. Зубы и зубные ямки отсутствуют. Мускулы открыватели, закрыватели, косые, служащие для бокового смещения створок и ножные мускулы. Лофофор у современных представителей трохолофусный, шизолофусный и спиролофусный. Отсутствуют известковые поддержки лофофора. Кишечный тракт заканчивается анальным отверстием в районе выходящего тока воды. На личиночной стадии отсутствует поворот лопастей мантии (рис. 10-1-3). Ножка развивается из вентральной лопасти мантии. Продолжительность личиночной стадии до 30 дней.

Нижний кембрий - ныне.

Отряд Lingulida Waagen, 1885

Раковина состоит из аморфного фосфата кальция, реже известковая, пористая или сплошная. Створки незначительно выпуклые, обычно в равной степени. Ножка проходит по желобку между створками. Ложная арка брюшной створки обычно больше ложной арки спинной створки.

Нижний кембрий - ныне.

Надсемейство Lingulacea Menke, 1828

Овально-вытянутая раковина состоит из чередующихся прослоев фосфата кальция и органического вещества. Створки почти равной величины, иногда брюшная створка немного больше спинной. Многочисленные мускульные отпечатки расположены на ромбовидных платформах обеих створок. Два основных васкулярных канала на каждой створке (рис. 5, II, I2).

Нижний кембрий - ныне.

Надсемейство Obolacea King, 1846

Раковины хитиново-фосфатные, округленные с толстыми створками, с четкими линиями нарастания, иногда несут иглы на поверхности. Створки равной величины. Брюшную створку можно отличить по желобку для выхода ножки. На обеих створках ложные арки. Мускулы брюшной створки расположены на овальной платформе в задней половине створки, в середине платформы сердцевидное углубление. На спинной створке мускульная платформа приближается к ромбовидной, она простирается почти по всей длине створки.

Кембрий - ордовик.

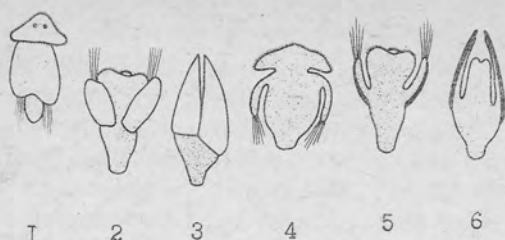


Рис.10. Постэмбриональное развитие беззамковых брахиопод (1-3) и замковых брахиопод (4-6) (Thomson, 1927)

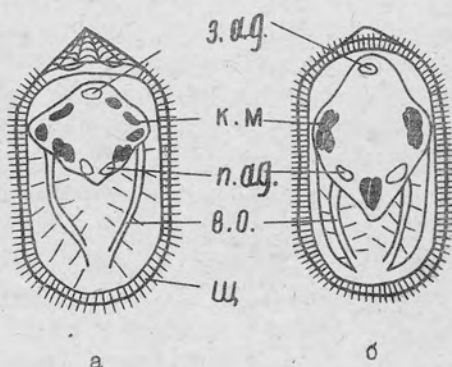


Рис.11. Строение мускульной и васкулярной системы у *Lingula anatina* Lamarck, 1801 (Davidson, 1886)



Рис.12. Внешний вид *Lingula murphiana* Reeva, 1859 (Davidson, 1871, табл.30).

Раковина известковая, пористая; на спинной створке поры могут ветвиться. Многие представители цементируются всей поверхностью и частью брюшной створки, реже встречаются свободные формы. Ношка не обнаружена. Раковины округло-квадратные или округлые с конической спинной створкой и уплощенной брюшной створкой. Брюшная створка может принимать форму предмета, к которому она прикрепляется. Задний край раковины часто прямой. Поверхность раковины может быть гладкой, иметь шипы, радиальные ребра, струйчатость. Внутренний край обеих створок часто уплощен — это лимб. Раковина состоит из двух слоев: первичного, представленного игольчатым кальцитом, и вторичного пластинчатого слоя (рис.6).

Ранний ордовик — ныне.

Надсемейство Craniacea Menke, 1828

Рис.6, I3, I4

Диагноз соответствует диагнозу отряда.

Средний ордовик — ныне.

Отряд Acrotretida Kuhn, 1949

Раковины округлые, фосфатные, обычно с конической брюшной створкой. Отверстие для ножки в виде маленького форамена, расположенного близ края макушки брюшной створки, или щелевидное, протягивающееся к переднему краю. Спинная створка уплощенная или в виде низкого конуса. Рост голопериферический или миксопериферический. В течение всей жизни прикрепляются ножкой.

Нижний кембрий — девон.

Надсемейство Acrotretacea Schuchert, 1893

Раковины маленькие, макушка брюшной створки краевая, форамен на конце макушки может продолжаться внутрь створки в виде трубки. На спинной створке часто развита срединная септа, две пары отпечатков задних и передних мускулов. Брюшная створка несет пару отпечатков задних мускулов. Псевдоареи есть. На каждой створке по два васкулярных канала. Рис. I5.

Нижний кембрий — девон.

Надсемейство Discinacea Gray, 1840

Раковины небольшие до средних размеров. Макушка краевая или занимает центральное положение. Отверстие для ножки у молодых представителей треугольное. У взрослых особей отверстие в виде ще-

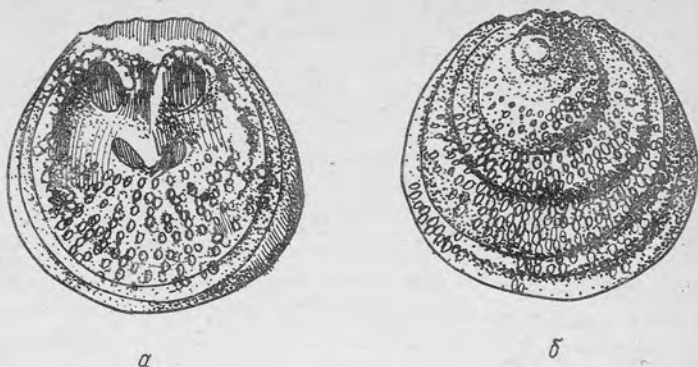


Рис.13. *Danocrania tuberculata* Nilson, брюшная створка:
а - изнутри, б - снаружи (Rosenkrantz, 1864)

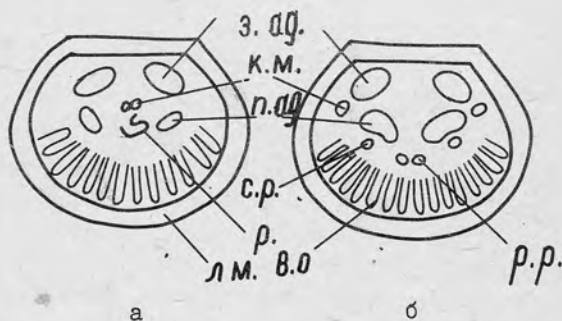


Рис.14. Строение мускульной системы у рода *Crania* Retzius, 1781:
а - брюшная створка, б - спинная створка

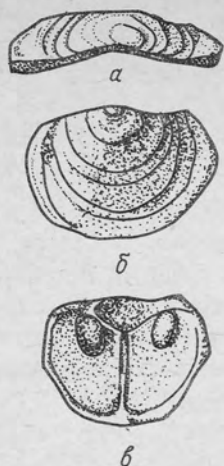


Рис.15. *Undiferina nevadensis* Rowell et Krause, 1973:
спинная створка: а - вид сзади, б) - снаружи, в - изнутри
(Rowell et Krause, 1973)

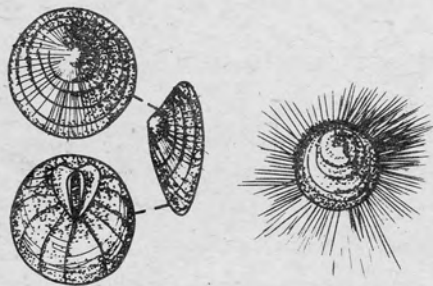


Рис.16. *Discinisca stella* Gould (1862) (по Davidson, 1886)

ли, оно может быть частично закрыто листрием. Псевдоарей отсутствуют. У современных форм развиты щетинки мантии. Рис.16.

Ордовик — ныне.

Отряд *Siphonotretida* Kutorga, 1848

Раковины фосфатные, двойковыпуклые, обычно с вытянутой макушкой брюшной створки. Поверхность гладкая или орнаментирована иглами. Форамен круглый, расположенный на вершине макушки, и в виде щели, открытой или частично закрытой листрием. В полости макушки от форамена может отходить трубка со спиральными стенками. На брюшной створке может быть ложная арка. В каждой створке по 2 и более мускульных отпечатка и по 2 ствола паллиальных синусов. Рис. 17, 18.

Верхний кембрий — ордовик.

Отряд *Kutorginida* Kuhn, 1949

Раковина известковая, макушка брюшной створки обычно выступающая, на конце несет маленький форамен. Треугольный дельтирий может быть закрыт псевдодельтидием, а нототирий — хилидием. В каждой створке по два основных васкулярных канала. По форме раковины напоминает замковые брахиоподы. Четко выраженные элементы замка отсутствуют. По наличию рудиментарных выростов на замочном крае некоторые авторы (Горянский, Попов, 1985) относят отряд к классу *Articulata*. Рис.19, 20.

Средний кембрий.

Надсемейство *Kutorginacea* Schuchert, 1893

Имеет все признаки отряда.

Замечание. Отряд *Rustellida* Kuhn, 1949 рассматривается в объеме отряда *Kutorginida*; было установлено, что типовой вид рода *Rustella* следует относить к роду *Kutorgina*.

Отряд *Paterinida* Rowell, 1965

Раковины фосфатные, округлые или эллиптические. Характер роста створок голопериферический. На брюшной створке треугольный дельтирий частично закрыт псевдодельтидием. На спинной створке нототирий может быть закрыт хилидием. Ножка, возможно, проходила между створками; ножка может отсутствовать. Боковые края дельтирия могут быть утолщены.

Нижний кембрий — средний ордовик.



Рис.17. Строение *Multispinula subradiata* Cooper; а - спинная створка, б - брюшная створка (Treatise on Invertebrate, 1965)

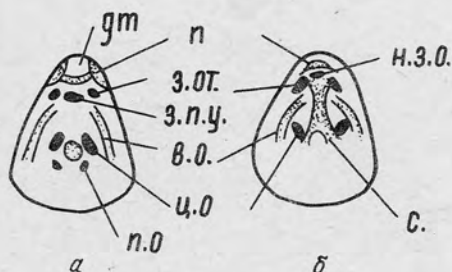


Рис.18. Внутреннее строение раковины *Dysoristus belli* Pelman, 1977; а - брюшная створка, б - спинная створка (Пельман, 1977)



Рис.19. *Kutorgina leniaca* Lermontova, 1940; брюшная створка; а - внешний вид, б - вид сбоку (Пельман, 1977)

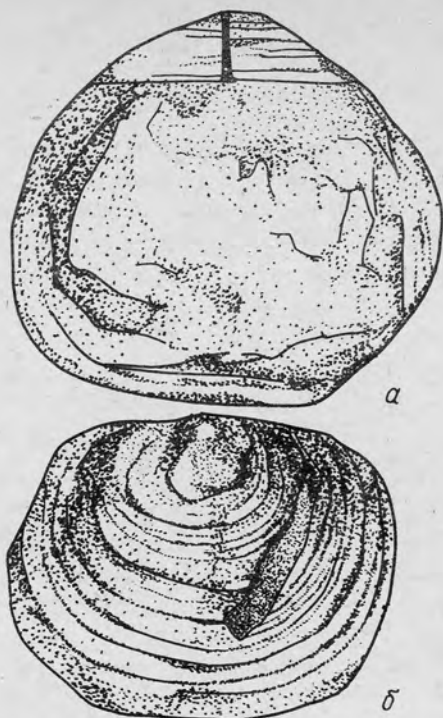


Рис.20. *Cryptotreta neguertinensis* Pelman, 1977: а - спинная створка, б - брюшная створка (Пельман, 1977)

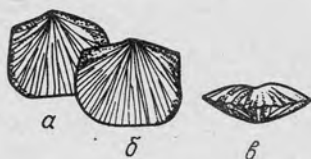


Рис.21. *Lordorthia variabilis* наружное строение: а - спинная створка, б - брюшная створка, в - вид спереди (Treatise on Invertebrat., 1965)

Раковина известковая, пористая, ложнопористая или сплошная. Есть зубы и зубные ямки. Развиты мускулы открыватели, закрыватели и ножные мускулы. Различные типы лофофора: трохолофусный, шизолофусный, птихолофусный, цуголофусный, плектолофусный, спиролофусный. Обычно развиты известковые поддержки лофофора. Кишечный тракт заканчивается слепо. Отмечается поворот мантии на личиночной стадии. У современных представителей ножка развивается из хвостового сегмента. Продолжительность личиночной стадии до суток.

Нижний кембрий - ныне.

Отряд Orthida Schuchert et Cooper, 1932

Раковина двояковыпуклая или плосковыпуклая, ребристая с хорошо развитыми арееями, длинным прямым замочным краем. Дельтирий и нототирий открытые или частично закрытые псевдодельтидием и хилидием. Зубы и зубные ямки четко выраженные. Замочный отросток в виде простой пластины, вильчатый или с зубчатым миофором. Может быть развит спондиллий. Имеются брахиофоры, могут быть развиты фулькральные пластины. Раковинное вещество непористое, эндопористое, псевдопористое, состоит из первичного слоя и вторичного (фиброзного) слоя.

Нижний кембрий - верхняя пермь.

Состав: подотряды Orthidina Schuchert et Cooper, 1932, Clitambonitidina Opik, 1934.

Подотряд Orthidina Schuchert et Cooper, 1932

Раковины выпукло-вогнутые или плоские, часто тонкорребристые. Дельтирий может быть закрыт псевдодельтидием или открытый, имеет отверстие для выхода ножки. Хилидий развит редко. Замочный отросток отсутствует или в виде простой пластины. Могут быть развиты фулькральные пластины. Мускульные поля глубокие. Брахиофоры короткие. Раковина пористая или непористая.

Нижний кембрий - пермь.

Надсемейство Orthacea Woodward, 1852

Дельтирий открытый, реже частично закрытый дельтидиальными пластинами или дельтидием. Зубы поддерживаются зубными пластинами, может быть развит спондиллий. Есть фулькральные пластины, брахиофоры стержневидные с поддерживающими основаниями, расходящимися или сходящимися. Раковина непористая. Рис.21.

Нижний кембрий - верхний девон.

Створки различной степени выпуклости до сильно двояковыпуклых, складчатые, могут быть струйчатыми. Дельтирий и нототирий обычно открытые. Зубные пластины развиты в различной степени. Замочный отросток лопастевидный, простой или отсутствует. Брахиофоры развиты в различной степени, могут служить поддержками лофофора. Раковина пористая, поры могут ветвиться. Рис.22, 23.

Нижний ордовик - верхняя пермь.

Подотряд *Clitambonitidina* Opik, 1934

Двояковыпуклые, выпукло-вогнутые или вогнуто-выпуклые с длинным прямым замочным краем. Дельтирий закрыт псевдодельтидием, имеются апикальный форамен, хилидий. Развита спондиллия. Замочный отросток в виде пластины. Прямочные гребни сильно развиты. Брахиофоры могут поддерживаться дополнительными пластинами. Раковина непористая или псевдопористая.

Ордовик.

Надсемейство *Clitambonitacea* Winchell et Schuchert, 1893

Раковины плосковыпуклые или двояковыпуклые с многочисленными ребрами. Мускульное поле брюшной створки в виде вдавленности. Зубные пластины развиты, спондиллий простой или тройной. Раковина непористая. Рис.24.

Ордовик.

Отряд *Strophomenida* Opik, 1934

Раковины уплощенные, вогнуто-выпуклые, реже двояковыпуклые, резупинатные. Интерария, псевдодельтидий и хилидий развиты в различной степени. Форамен может зарастать. Раковины могут цементироваться брюшной створкой. Возможно развитие игл на обеих створках. Замочный отросток двулопастной, может отсутствовать. Прямочные гребни развиты незначительно. Лофофор шизолофусный, спиролофусный, плектолофусный. Раковины псевдопористые, реже непористые.

Нижний ордовик - нижняя пермь.

Состав отряда *Strophomenida* рассматривается в объеме, принятом в "Основах палеонтологии", 1960 г. Выделение подотряда *Strophomenidina* заимствовано из *Treatise on Invertebrate*, 1965.

Подотряд *Strophomenidina* Opik, 1934

Раковины двояковыпуклые или вогнуто-выпуклые, обычно ребристые с прямым замочным краем. Псевдодельтидий и хилидий хорошо раз-

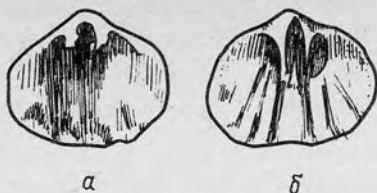


Рис.22. *Enteleles glabra* Fischer de Waldheim, 1830; внутреннее строение: а - брюшная створка, б - спинная створка (Treatise on Invertebrate, 1965)

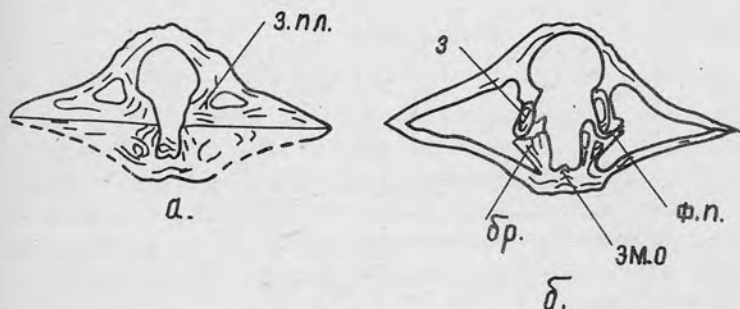


Рис.23. *Dalmanella kegelensis* Alichova, 1953, поперечные шлифовки, брюшная створка наверху, спинная створка внизу (Лазарев С.С., 1976)

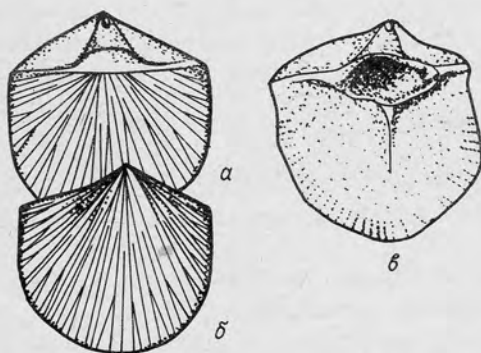


Рис.24. *Orthis verneuili* Eichwald, 1841; а - спинная створка, б - брюшная створка, в - внутреннее строение брюшной створки (Treatise on Invertebrate, 1965)

вitys. Имеются зубы, могут присутствовать зубные пластины и спондилей. Замочный отросток хорошо развитый, обычно двулопастной. Настоящие известковые поддержки брахиального аппарата отсутствуют.

Надсемейство *Strophomenacea* King, 1846

Раковины вогнуто-выпуклые или резупинатные. Дельтирий целиком или частично покрыт дельтидиальными образованиями, хилидий обычно хорошо развит. Замочный отросток высокий, раздвоенный. Развitys зубы, зубные пластины, высокие прямочные гребни. Раковина может прикрепляться с помощью цементации брюшной створки. На спинной створке редко развиты приподнятые участки для поддержки лофофора. Рис.25, 26.

Ордовик — каменноугольная система.

Надсемейство *Plectambonitacea* Yones, 1928

Раковины вогнуто-выпуклые до резупинатных. Псевдодельтидий и хилидий развиты в различной степени. Замочный отросток низкий в виде простой пластины, может отсутствовать. Прямочные гребни обычно хорошо развиты. Могут присутствовать боковые септы. У большинства представителей имеется апикальный форамен. Платформа для поддержки лофофора четко выражена на спинной створке. Рис.27.

Ордовик — девон.

Надсемейство *Davidsoniacea* King, 1850

Раковины плосковыпуклые или двояковыпуклые. Псевдодельтидий целиком закрывает дельтирий. Хилидий развит в различной степени. Замочный отросток двулопастной. Прямочные гребни часто в виде хорошо выраженных пластин. Лофофор вероятно спиролофусный. Прикрепляется к субстрату путем цементации частью или целой брюшной створкой. Рис.28.

Средний ордовик — триас.

Отряд *Productida* Waagen, 1883

(система отряда *Productida* заимствована из "Основ палеонтологии" 1960 г.).

Раковины плосковыпуклые, вогнуто-выпуклые, редко двояковыпуклые. Скульптура створок разнообразная: развиты радиальные ребра, концентрические морщины, иглы. Зубные пластины, известковые поддержки лофофора отсутствуют. Замочный отросток сложного строения. Ножка отсутствует. Раковинное вещество состоит из наружного пластинчатого слоя и внутреннего фиброзного. Раковина псевдопористая.



Рис.25. *Strophomena antiquata* Sowerby, 1839; поперечные шлифовки (Никифорова, 1954; частично)



Рис.26. *Opikina dorsata* (Bekker); внутреннее строение: а - брюшной створки, б - спинной створки (Основы палеонтологии, 1960)

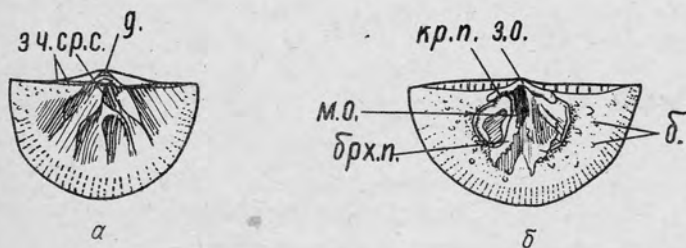


Рис.27. *Plectodonta (Plectodonta) mariae* Kozłowski, 1929; внутреннее строение: а - брюшной створки, б - спинной створки (Основы палеонтологии, 1960)

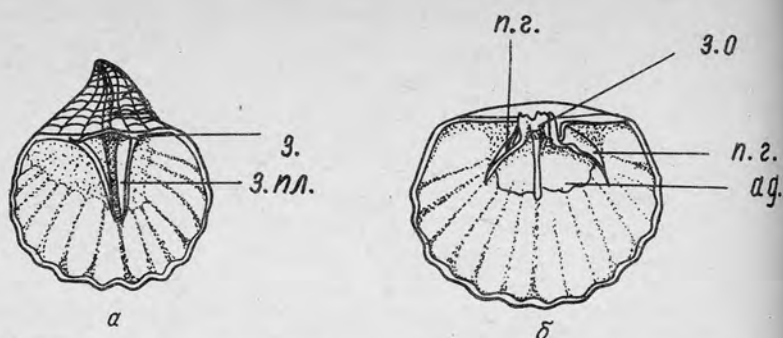
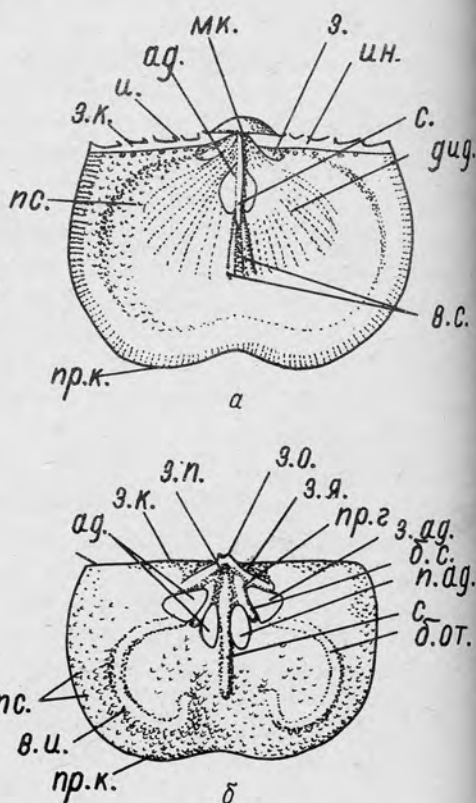


Рис.28. Схема внутреннего строения раковины строфоменид надсемейства Davidsoniaceae King, 1850; а - брюшная створка, б - спинная створка (Treatise on Invertebrate, 1965)

Рис.29. Схема внутреннего строения раковины надсемейства Chonetacea Bronn, 1862; а - брюшная створка, б - спинная створка (Treatise on Invertebrate, 1965)



Лофофор вероятно, шизолофусный, спиролофусный, птихолофусный.

Девон - пермь.

Надсемейства: *Productacea* Gray, 1840, *Chonetacea* Bronn, 1862, *Lyttoniaceae* Waagen, 1883.

Надсемейство *Chonetacea* Bronn, 1862

Раковины вогнуто-выпуклые с ареем на обеих створках. На заднем крае раковины развиты полные иглы. Имеются псевдодельтидий, хилидий. Ножка функционирует на ранних стадиях развития. Замочный отросток лопастевидный. Срединная септа есть на каждой створке. Обычно присутствуют боковые септы на спинной створке. Лофофор вероятно шизолофусный или спиролофусный. Рис.29.

Верхний ордовик? Нижний силур. Нижняя юра.

Надсемейство *Productacea* Gray, 1840

Раковины плоско-выпуклые или вогнуто-выпуклые. Иглы всегда присутствуют на брюшной створке и реже на спинной. Арея, зубы и зубные ямки слабо выражены. Замочный отросток двух-, трех-, четырехраздельный. Прикрепляются иглами к субстрату, свободно лежат, реже цементируются макушкой к брюшной створке. Рис.30.

Нижний девон - верхняя пермь.

Семейство *Richthofeniidae* Waagen, 1885

Рифовые формы с конической брюшной створкой и небольшой, в виде крышечки спинной створкой, погруженной глубоко в полость брюшной створки. Прикрепляется к субстрату макушкой брюшной створки посредством цементации или с помощью игл-ризоидов. Развита псевдодельтидий, который может быть закрыт наружным слоем раковины; арея отсутствует. Замочный отросток двураздельный. Зубы находятся в спинной створке, зубные ямки в брюшной. Рис.31.

Пермь.

Надсемейство *Lyttoniaceae* Waagen, 1883

Раковина неправильной формы, вогнуто-выпуклая или плоская, может быть в виде рога. Ножка отсутствует. Нет дельтирия и ареи. Прикрепляется к субстрату частью или всей поверхностью брюшной створки. Иглы и радиальная скульптура отсутствуют. Сложный септальный аппарат, симметричный или асимметричный. Раковина псевдопористая. Рис.32.

Верхний карбон - пермь.

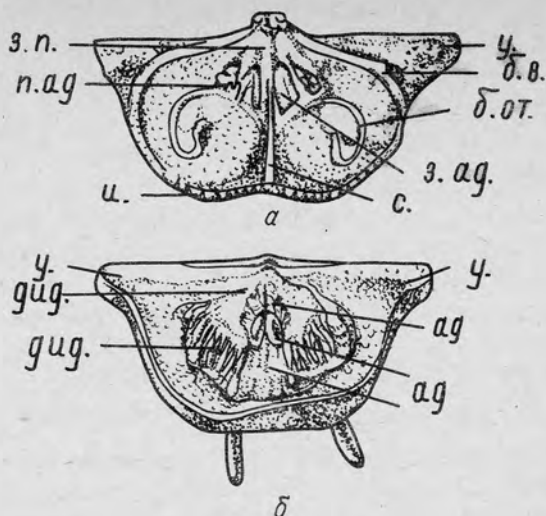


Рис.30. Схема внутреннего строения раковины надсемейства *Productacea* Gray, 1840: а - спинная створка, б - брюшная створка (Treatise on Invertebrate, 1965)

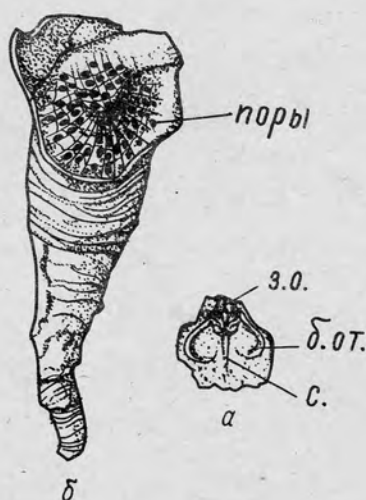


Рис.31. Надсемейство *Richtofeniaceae* Waagen, 1885; род *Coscinarina*, а - спинная створка, б - брюшная створка (Treatise on Invertebrate, 1965)

Отряд *Pentamerida* Schuchert et Cooper, 1931

Раковины двояковыпуклые, дельтирий открытый или частично закрыт дельтидием. На брюшной створке присутствует спондиллий, развитый в различной степени. Брахиальные поддержки — брахиофоры в виде двух пластин, которые могут поддерживаться септальными пластинами. Раковина непористая, раковинное вещество пластинчатое или состоит из сочетания призматического слоя с пластинчатым. Рис.33.

Средний кембрий — верхний девон.

Подотряд *Syntrophiidina* Ulrich et Cooper, 1936

Раковины различных размеров, часто складчатые, обычно с более выпуклой спинной створкой. Дельтирий открытый. Поверхность створок гладкая или ребристая. Спондиллий простой или двойной, может отсутствовать. Брахиофоры всегда поддерживаются пластинами, они не ограничивают мускульное поле. Может быть развит септаллий.

Средний кембрий — нижний девон.

Надсемейство *Porambonitacea* Davidson, 1853

Диагноз соответствует диагнозу подотряда *Syntrophiidina*.

Подотряд *Pentameridina* Schuchert et Cooper, 1931

Раковины обычно крупные, с сильно выпуклыми створками, гладкие или ребристые, могут быть развиты синус и возвышение. Дельтирий открытый или частично закрыт дельтидием. Спондиллий поддерживается септой или свободный. Брахиофорий состоит из нескольких составных частей, он ограничивает мускульное поле.

Средний ордовик? верхний ордовик — верхний девон.

Надсемейство *Pentameracea* M'Coey, 1844

Диагноз соответствует диагнозу подотряда.

Отряд *Atrypida* Moore, 1952*

Раковины обычно двояковыпуклые, округленные с коротким замочным краем. Форамен ограничен дельтидиальными пластинами. Замочная пластина двураздельная. Вершины спиралей направлены к середине раковины, к спинной или брюшной створкам. Простой или с отростком шпунт соединен с первичными пластинами брахиального аппарата. Раковины непористые.

Средний ордовик — верхний девон, возможен нижний карбон.

* Принята система, предложенная в "Основах палеонтологии", 1960. Надсемейство *Cyclospiracea* Schuchert, 1913, включающее один род *Cyclospira*, помещено в состав надсемейства *Dayiacea* Waagen, 1883 (в соответствии с Treatise, 1965)

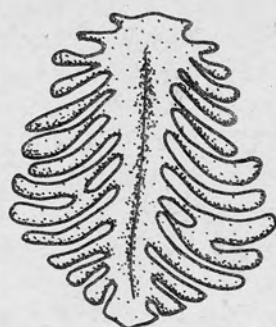


Рис.32. Надсемейство Littoniacea Waagen, 1883; строение спинной створки рода Oldhamina, отпечатки брахиального аппарата (Treatise on Invertebrate, 1965)

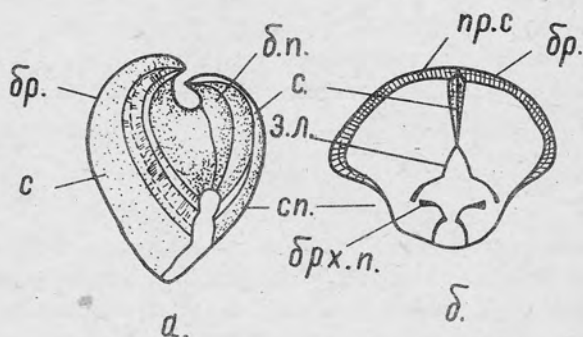


Рис.33. Схема строения раковины пентамерид: а - продольное сечение (Сапельников, 1985), б - поперечный срез через раковину *Jolvia multiplexa* Sapelnikov (Сапельников, 1985)

Надсемейства: Atrypacea Gill, 1871, Dayiacea Waagen, 1883.

Надсемейство Atrypacea Gill, 1871

Раковины плосковыпуклые и двояковыпуклые. Спирали направлены к середине раковины или к середине спинной створки. Югум с отростком. Рис.34а.

Средний ордовик – верхний девон.

Надсемейство Dayiacea Waagen, 1883

Вершины спиралей направлены к брюшной створке, в бока раковины. Югум имеет отросток. Рис.34б.

Ордовик – средний девон.

Отряд Athyridida Boucot, Johnson et Staton, 1964

Приводится система, разработанная А.С.Дагисом, (1974), Т.А. Гронт (1986).

Раковины двояковыпуклые, гладкие, ребристые или складчатые с коротким замочным краем. Форамен апикальный. Дельтидиальные образования развиты в различной степени. Конусы спиралей направлены к бокам раковины. Югальные образования всегда присутствуют. Первичные ленты резко изогнуты в задне-спинном направлении. Обычно развиты первичный слой, образованный тонкоагрегатным кальцитом, и вторичный фиброзный слой. У отдельных родов развит призматический слой.

Два подотряда: Athyridida Boucot, Johnson et Staton, 1964 и Retziidina Boucot, Johnson et Staton, 1964.

Подотряд Athyridina Boucot, Johnson et Staton, 1964

Раковина непористая. Рис.35, 36.

Поздний ордовик – триас.

Включает два надсемейства: Meristellacea Waagen, 1883 и Athyridacea M'Coy, 1844.

Подотряд Retziidina Boucot, Johnson et Staton, 1964

Раковина пористая.

Силур – поздний триас.

Отряд Spiriferida Waagen, 1883

В основу взята система, разработанная Е.А.Ивановой (1967).

Раковины двояковыпуклые, гладкие, складчатые или ребристые. Брюшная створка с высокой макушкой. Ареи развиты на обеих створках. Дельтидиальные и хилидиальные пластинки развиты в различной

Рис.34. Схема строения брахиального аппарата: а - у *Catazyga headi* (Billings) (по Hall et Clarke, 1894, взято из Основ палеонтологии, 1960); б - у рода *Dayia* (Treatise on Invertebrates, 1965)

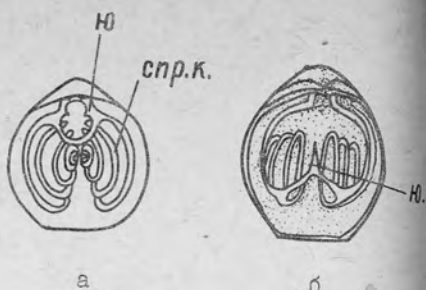


Рис.35. Схема строения брахиального аппарата у родов: а - *Hindella*, б - *Hyattidina* (по Hall et Clark, 1894, взято у Грунт, 1980)

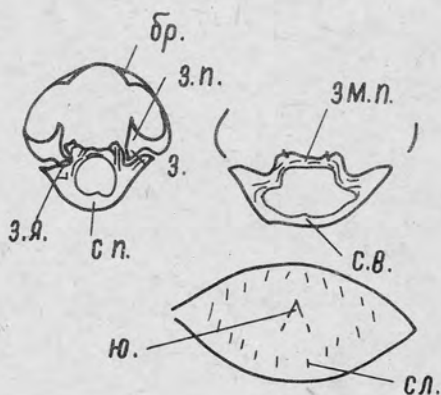


Рис.36. Поперечное сечение через раковину *Spirigerellina rugosa* Dagys, 1974 (Дагис, 1974; частично)

степени. Апикальный форамен отсутствует. Конусы спиралей брахиального аппарата направлены к бокам раковины или к брюшной створке. Первичные пластины соединены с простым югумом. Югум может отсутствовать. Раковина пористая или непористая.

Поздний ордовик - ранняя юра.

Три надсемейства: *Spiriferinacea* Davidson, 1884, *Spiriferacea* King, 1846, *Delthyriacea* Phillips, 1841.

Надсемейство *Spiriferinacea* Davidson, 1884

Раковины небольшие с четкими синусом и возвышением. Микро-скульптура представлена струйками, иглами, бугорками. Имеются септа и зубные пластины. Раковина пористая. Рис. 37.

Силур - нижняя юра.

Надсемейство *Spiriferacea* King, 1846

Длина замочного края равна или немного меньше наибольшей ширины раковины. На боковых сторонах ребра или складки. Септа брюшной створки отсутствует. Зубные пластины развиты или отсутствуют. Замочный отросток струйчатый. Раковина непористая. Рис. 38.

Нижний силур - верхняя пермь.

Надсемейство *Delthyriacea* Phillips, 1841

Боковые поверхности раковины гладкие или несут складки. Разнообразная микроскульптура. Арея и дельтициальные образования редукционированы в различной степени. Югум неполный или отсутствует.

Силур - триас.

Отряд *Rhynchonellida* Kuhn, 1949

Раковины обычно небольшие с развитием синусом и возвышением, часто ребристые. Клововидная макушка несет маленький форамен, ограниченный дельтициальными пластинками. Может быть развит септаллий. Обычно имеются зубные пластины. Имеются два главных ствола паллиальных синусов, дихотомизирующих у переднего края. Раковина обычно непористая, редко пористая. Раковинное вещество состоит обычно из первичного мелкокристаллического и вторичного фиброзного слоев. Отмечается спорадическое появление призматического слоя. Спиролофунный лофофор поддерживается крурами.

Средний ордовик - ныне.

Состоит из четырех надсемейств: *Rhynchonellacea* Gray, 1848, *Basilolacea* Cooper, 1959, *Rhynchoporacea* Muir-Wood, 1955, *Stenocismatacea* Oehlert, 1887 (1883).

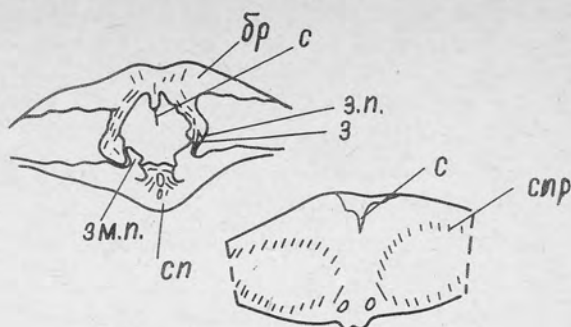


Рис.37. Поперечное сечение через раковину *Pennospiriferina* (*Pennospiriferina*) *popovi* Daguz, 1965 (Дегис, 1974)

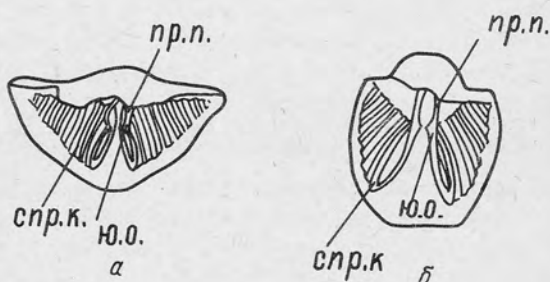


Рис.38. Схема строения брахиального аппарата у родов: а - *Spirifer* и б - *Choristites* (Иванова, 1949)



Рис.39. Реконструкция крур у рода *Praesclothyris* Makridin, 1955; а - вид со стороны брюшной створки, б - вид сбоку

✓ Надсемейство Rhynchonellacea Gray, 1848

Раковины складчатые, обычно ребристые, могут быть струйчатыми. Часто хорошо развиты септа и септаллий. Круры радулиферовые, калькариферовые, спинулиферовые. Фибры вторичного слоя сравнительно небольшие, в 2-3 раза меньше, чем у надсемейства Basiliolacea. Рис.39.

Средний ордовик - ныне.

✓ Надсемейство Basiliolacea Cooper, 1959

Раковины с различно изогнутыми створками, количество ребер меняется в значительных пределах. Септаллий развит редко, замочные пластины разобщены или цельные. Круры префальциферовые, фальциферовые, аркуиферовые, септиферовые и цилиферовые. Вторичный слой раковины сложен крупными фибрами. Рис.40.

Пермь - ныне.

✓ Надсемейство Rhynchoporaеа Muir-Wood, 1955

Раковины пористые, ребристые, односкладчатые, с синусом на брюшной створке. Септа поддерживает септаллий. Замочные пластины цельные или разобщенные. Круры широкие.

Нижний карбон - пермь.

Надсемейство Stenoscismataceа Oehlert, 1887 (1883)

Раковины с резкими или сглаженными ребрами. На брюшной створке есть спондиллий, на спинной створке камароффорий. Рис.41.

Средний девон - верхняя пермь.

Отряд Terebratulida Waagen, 1883

Раковины гладкие или складчатые, двояковыпуклые. Форамен большой, ограниченный дельтициальными образованиями. Зубные пластины развиты или отсутствуют. Брахиальный аппарат в виде петли различной степени сложности, поддерживает лофофор трохолофусный, шизолофусный, птихолофусный, цуголофусный, плектолофусный. Паллиальные синусы в виде двух или четырех главных стволов. Раковина пористая. Раковинное вещество состоит обычно из первичного мелкокристаллического слоя и вторичного фиброзного слоя. Возможно появление призматического слоя.

Ранний девон - ныне.

Выделяются семь надсемейств*: Stringocephalacea King, 1850,

*Принята система, предложенная А.С.Датисом, 1974. Надсемейство Granaeacea Cloud, 1942, предлагаемое Датисом, включено нами в надсемейство Dielasmaeacea Schuchert, 1913.

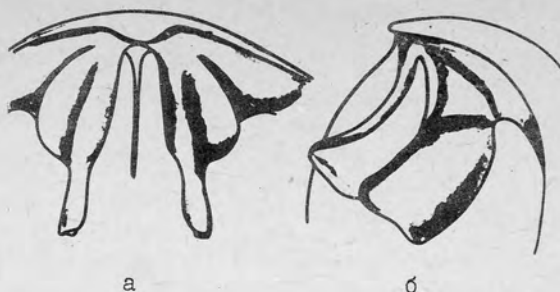


Рис.40. Реконструкция крюка у *Lacunosella moutoniana* (d'Orbigny, 1847) (Смирнова, Зезина, 1977); а - вид со стороны брахиальной створки, б - вид сбоку

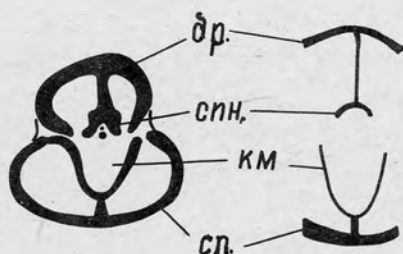


Рис.41. Внутреннее строение рода *Cyrolexis* Grant, 1965 (Treatise on Invertebrate, 1965)

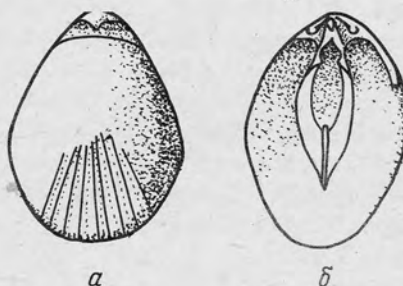


Рис.42. Род *Renssellaerina* Dunbar, 1917; спинная створка: а - наружное строение, б - внутреннее строение (Treatise on Invertebrate, 1965)

Cryptonellaceae Thomson, 1926, Dielasmataceae Schuchert, 1913, Loboidothyridaceae Makridin, 1964, Dallinaceae Beecher, 1893, Terebratulaceae King, 1850, Terebratulaceae Gray, 1840. Условно сюда отнесено надсемейство Thesideaceae.

Надсемейство Stringocephalaceae King, 1850

Раковины обычно крупные, гладкие, ребристые или складчатые. Теребратулиды с примитивной центронелловой петлей, реже с более ложной петлей. Могут присутствовать круральные пластины. Рис.42.

Нижний девон - верхняя пермь.

Надсемейство Cryptonellaceae Thomson, 1926

Раковины обычно гладкие, реже ребристые или складчатые. Форамен мезотиридный до субмезотиридного. Зубные пластины развиты. Замочная пластина цельная или прободенная, может поддерживаться срединной септой. Петля криптонеллиформная. Рис.43.

Нижний девон - пермь.

Надсемейство Dielasmataceae Schuchert, 1913

Раковины гладкие или складчатые, зубные пластины развиты в разной степени. Могут быть выражены септальные пластины, опирающиеся на дно створки или на септу. Петля в основном короткая. Рис.44

Ранний карбон - триас.

Надсемейство Loboidothyridaceae Makridin, 1964

Петля проходит сложные стадии развития с участием вторичных элементов, из которых образуется поперечная лента. На взрослой стадии петля треугольная, обычно с длинными флангами. Зубные пластины не развиты. Септальные пластины и внутренние замочные пластины могут присутствовать. Рис.45.

Триас - мел.

Надсемейство Terebratulaceae Gray, 1840

Петля развивается обычно без участия вторичных элементов. Взрослая петля треугольная с короткими флангами. Зубные пластины отсутствуют. Септалий не развит. Рис.46.

Верхняя пермь - ныне.

Надсемейство Dallinaceae Beecher, 1893

Теребратулиды со сложными онтогенетическими изменениями петли, связанной с септой на начальных стадиях развития. Петля проходит стадии: кампагиформную, френулиниформную, теребраталиформную и даллиниформную. Петля может иметь шипики. Зубные пластины разви-

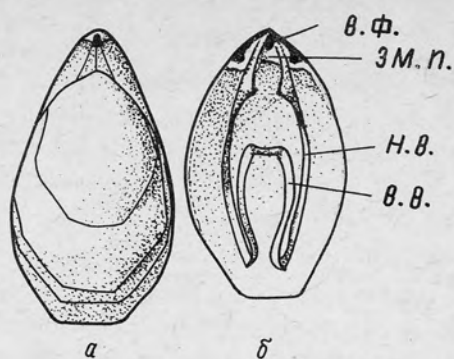


Рис.43. Род *Cryptonella* Hall, 1861; спинная створка: а - наружное строение, б - внутреннее строение (Treatise on Invertebrate, 1965)

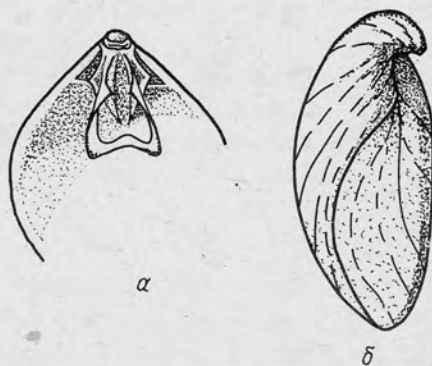


Рис.44. Род *Dielasma* King, 1859; а - брахиальный аппарат в виде простой петли, б - вид сбоку (Treatise on Invertebrate, 1965)

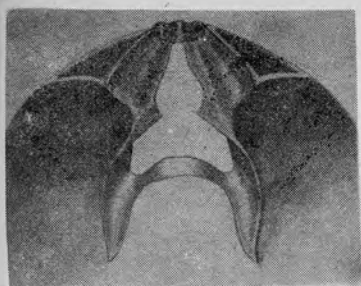


Рис.45. Род *Okathyris* Smirnova, 1975; брахиальный аппарат (Смирнова, 1975)

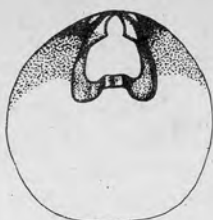


Рис.46. Брахиальный аппарат родов: а - *Nucleata* Quenstedt, 1866, б - *Weberithyris* Smirnova, 1969 (Смирнова, 1984)



4



3



2



1

Рис.47. Стадии онтогенетического развития петли брахиального аппарата у рода *Dallina* Beecher, 1893; 1 - кампагиформная, 2 - френулиниформная, 3 - теребраталиформная, 4 - даллиниформная



3



2



1



4

Рис.48. Стадии онтогенетического развития петли брахиального аппарата у рода *Magellania* Bayle, 1880; 1 - магаданиформная, 2, 3 - теребраталиформная, 4 - магаданиформная (Beecher, 1893)

ты. Рис.47.

Триас-ныне.

Надсемейство Terebratellacea King, 1850

Петля проходит стадии метаморфоза: магадиформную, теребрательформную, магелланиформную. Петля лишена шипов. Зубные пластины отсутствуют. Рис.48.

Нижний мел - ныне.

Надсемейство Thesideacea Gray, 1840

Раковины маленькие, пористые, обычно плосковыпуклые, прирастающие к субстрату брюшной створкой, лишены ножки. В брюшной створке развит хемиспондиллий, поддерживаемый септой. Лофофор шизолофусный или птихолофусный. Отпечатки лофофора пальцевидные. Есть замочный отросток. Замочная пластина разобшенная. Рис.49.

Триас - ныне.

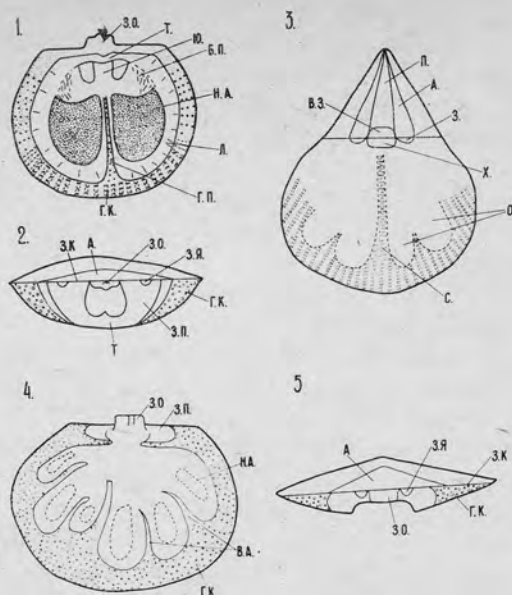


Рис.49. Схема строения раковины надсемейства Thecideaceae Gray, 1840. 1-3 - *Elliottina campischei* (Pictet): 1 - спинная створка изнутри, 2 - спинная створка со стороны макушки, 3 - брюшная створка; 4-5 - *Thecidiopsis tetragona* (Roemer): 4 - спинная створка изнутри, 5 - спинная створка со стороны макушки. А - арка, Б.П. - боковая пластина восходящего аппарата, В.З. - выемка для замочного отростка на брюшной створке, Г.К. - гранулированный край, Г.П. - главная пластина восходящего аппарата, З. - зубы, З.К. - замочный край, З.О. - замочный отросток, З.П. - замочная пластина, З.Я. - зубные ямки, Л. - ложбинки, Н.А. - нисходящий аппарат, О. - отпечатки мускулов открывателей, П. - псевдодельтирий, С. - срединная септа, Т. - трансверсальный, Х. - хемиспондилей, Ю. - югум



Рис.50. *Thecidiopsis tetragona* (Roemer); а - внутреннее строение брюшной створки, x2; б - брюшная створка снаружи, x2; в - внутреннее строение спинной створки с отпечатками брахиального аппарата

Афанасьева Г.А. О псевдопорах брахиопод надсемейства *Chonetacea* // Палеонтол.журн. 1980. № 2. С.52-58.

Афанасьева Г.А. Брахиоподы отряда *Chonetida*. М., ПИН АН СССР. 1988. 228 с.

Афанасьева Г.А., Грунт Т.А., Мананков И.Н., Морозова О.Н., Эрлангер О.А., Смирнова Т.Н. Структура раковины замковых брахиопод // Сов.геол. на 27 Междунар.Геол.контр. в Москве. Палеонтол. и стратигр. 1984.

Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М. Наука, 1964. Т.1. 432 с.

Беклемишев К.В. О возможных и осуществленных направлениях эволюции беспозвоночных // Журн. общая биология. 1974. Т.35. № 2. С.209-222.

Горянский В.Ю. Беззамковые брахиоподы кембрийских и ордовикских отложений северо-запада Русской платформы // Мат.по геол. и полезн.ископ.сев.-зап.РСФСР. Вып.6. Л., Недра. 1969.

Горянский В.Ю., Попов Л.Е. Морфология, систематическое положение и происхождение беззамковых брахиопод с карбонатной раковиной // Палеонтол.журн. 1985. № 3. С.3-14.

Грунт Т.А. Атириджиды Русской платформы // Тр.ПИНа, 1980. Т. 182. 147 с.

Дагис А.С. Ультраструктура раковин текоспирид и их положение в системе брахиопод // Палеонтол.журн. 1972. № 3. С.87-98.

Дагис А.С. Ультраструктура раковин конинкинид (*Brachiopoda*) // Докл.АН СССР. 1973. Т.211. № 5. С.1192-1194.

Дагис А.С. Триасовые брахиоподы (морфология, система, филогения, стратиграфическое значение и биогеография) // Сиб.отд. АН СССР. Тр.ин-та Геологии и Геофизики. 1974. Вып.214. 324 с.

Дагис А.С., Смирнова Т.Н. Особенности структуры раковины мезозойских и кайнозойских брахиопод // Докл.Сов.геол. на 27 Междунар. Геол.контр. в Москве. Палеонтология и стратиграфия. 1984.

Зезина О.Н. Биогеографическое районирование бентали океана по брахиоподам // Тр.ин-та морск. и рыбн.хоз-ва и океаногр. 1973. Т.84. С.166-180.

Зезина О.Н. Экология и распространение современных брахиопод. М., Наука, 1976. 137 с.

Иванов П.П. Общая и сравнительная эмбриология. М., Биомедгиз. 1937. 809 с.

Иванова Е.А. Происхождение и объем отряда *Spiriferida* // Па-

леонтол.журн. 1967. № 4. С.71-85.

Иванова Е.А. Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины // Тр.ПИН. 1949. Т.XXI. 144 с.

Иванова Е.А. Развитие фауны в связи с условиями существования // Тр.ПИН. 1968. Т. XIX. 303 с.

Иванова Е.А. Экология и развитие брахиопод силура и девона Кузнецкого, Минусинского и Тувинского бассейнов // Тр.ПИН. 1962. Т.88.

Иванова Е.А. Введение в изучение спириферид // Тр.ПИН. 1971. М., Наука. Т.126. 104 с.

Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. М., Наука. 1977. 312 с.

Камышан В.П., Дель Али Абдалла Хитаб. Новые данные о микро-структуре и морфологии раковин юрских *Præscyclothyroidea* (брахиоподы) // Сб. Вестн.ХИУ, геол.и геогр.Левобережной Украины. 1979. № 184. Вып.10. С.20-26.

Лазарев С.С. Морфология и развитие брахиопод (надсемейство *Enteletacea*) // Тр.ПИН. 1976. Т.154. АН СССР. С.141.

Макридин В.П. Брахиоподы верхнеюрских отложений Донецкого края. Харьков. 1952.

Макридин В.П. Брахиоподы юрских отложений Русской платформы и некоторых прилежащих к ней областей. М., Недра, 1964. 339 с.

Малахов В.В. Некоторые стадии эмбрионального развития замковой брахиоподы *Smismatocentrum sakhalinensis parvum* и проблема эволюции способа закладки целомической мезодермы // Зоол.журн. 1976. Т.55. № 1. С.66-75.

Мананков И.Н. О псевдопорах строфоменид // Палеонтол.журн. 1979. № 3. С.72-77.

Никифорова О.И. Стратиграфия и брахиоподы силурийских отложений Подолии // Тр.ВСЕГЕИ. 1954.

Пельман Ю.Л. Ранне- и среднекембрийские беззамковые брахиоподы Сибирской платформы // Сиб.отд. АН СССР. Тр.ин-та Геол.и геоф. 1977. Вып.316. С.120.

Розман Х.С. Биостратиграфия и зоогеография верхнего ордовика Северной Азии и Северной Америки (по брахиоподам) // Тр.Геол.ин-та АН СССР. 1977. № 305.

Розман Х.С. Зоогеографическая и климатическая зональность ордовика. Палеонтол., палеобиогеогр. и мобилизм // Тр.21 сессии ВПО. Магадан. 1981.

Сапельников В.П. Система и стратиграфическое значение брахиопод подотряда пентамеридин. М., Наука, 1985. АН СССР. Уральский науч. центр. Ин-т геологии и геохимии. 206 с.

Смирнова Т.Н. Онтогенез и филогения раннемеловых брахиопод подотряда *Thecideidina* // Палеонтол.журн. 1969. № 1. С.74-89.

Смирнова Т.Н. Новые теребратулиды берриаса и нижнего готерива Русской платформы // Палеонтол.журн. 1975. № 3. С.70-82.

Смирнова Т.Н. Микроструктура раковины некоторых раннемеловых тецидеидных брахиопод // Палеонтол.журн. 1979. № 3. С.79-86.

Смирнова Т.Н. Микроструктура раковины нижнемеловых тецидеидных брахиопод (род *Bosquetella*) и ее значение для систематики, филогении надсемейства *Thecideacea* // Палеонтол.журн. 1980. № 3. С.55-64.

Смирнова Т.Н. Раннемеловые брахиоподы. М., Наука. 1984. 199с.

Смирнова Т.Н., Зезина О.Н. К систематике и распространению семейства *Vasiliolidae* (Brachiopoda, Rhynchonellida) // Бюлл. МОИП. Отд.биол. 1977. № 1. С.64-72.

Старобогатов Я.И. Эволюция пелагических личинок первичноротых животных и проблема основных компонентов тела // Зоол.журн. 1979. Т.58. Вып.2. С.149-160.

Эрлангер О.А. Структура стенки раковины позднекаменноугольной *Wellerella* Dunbar et Condra, 1932 (Rhynchonellida, Brachiopoda) // Докл.АН СССР. 1982. Т.263. № 5. С.1239-1240.

Baker P.G. The growth and shell microstructure of the thecideacean brachiopod *Moorellina granulosa* (Moore) from the Middle Jurassic of England // Paleont. 1970a. Vol.13. N 4. P.76-99.

Baker P.G. Significance of the punctation mosaic of the Jurassic thecideidellinid brachiopod *Moorellina* // Geol.Mag. 1970b. Vol.107, N 2. P.105-111.

Barbera Michael L. Brachiopod orientation to water movement: functional morphology // Lethaia. 1978. Vol.II, N 1. P.67-79.

Bromley R.C., Surlyk F. Borings produced by brachiopod pedicles, fossil and Recent. // Lethaia, 1973. Vol.6. P.349-365.

Chuang S.-H. Larval development in *Discinisca* (Inartic. brach.) // Amer.Zoologist. 1969. Vol.17. P.39-53.

Cloud P.E. Terebratuloid Brachiopoda of Silurian and Devonian // Bull.Geol.Soc.America. Spec.Paper. 1942. N 38. 182 p.

Davidson Th. A Monograph of Recent Brachiopoda // Trans. Linn.Soc.London. Ser.2. 1886. Vol.4. Part 3.

Davidson Th. On Japanese recent Brachiopoda // Proc.Zool.

Soc.London. 1871. P.302-307.

Emig C.C., Gall J.C., Pajaud D., Plaziat J.C. Geobis. 1978. Vol.II. N 5. P.573-609.

Emig C.C. Terrier et position des lingules (Brachiopodes, Inarticulés) // Bull.Soc.zool. France. 1982. Vol.107. N 2. P. 185-194.

Jope H.M. C-terminal end groups and sodium dodecylsulphate polyacrylamide gel electrophores; molecular construction and structure of protein. The protein of brachiopod shell-VI-J // Compar. biochem. and physiol. 1979. Vol.63. N 1. P.163-173.

Logan A., Noble J., Webb G.R. An unusual attachment of recent brachiopod // Bay of Fundy, Canada. Journ.Paleontol. 1975. Vol. 49, N 3. P.557-588.

MacKinnon D.J. Perforate canopies to canals in the shells of fossil Brachiopoda // Lethaia. 1971. Vol.4. P.321-325.

MacKinnon M., Williams A. The shell structure of terebratulid Brachiopods // Palaeontology. 1974. Vol.17. N 1. P.179-202.

Nekvasilova O. The etching traces produced by pedicles of Lower Cretaceous brachiopods from Stramberk (Czechoslovakia) // Cas. miner.a geol. Vol.21. N 4. P.405-408.

Persival E.L. A contribution to the life-history of the brachiopod *Terebratulina inconspiqua* // Trans.Roy.Soc.New.Zealand. 1944. Vol.74. P.1-23.

Richardson. Brachiopoda and pedicle // Paleontology. 1981. Vol.7. P.1. P.87-95.

Rosencrantz A. Note on some cranian from central Poland // Acta paleontologica Polonica. 1964. Vol.Ix. N 4. P.513-531.

Rowell A.J. The Cambrian brachiopod radiation: monophyletic or polyphyletic origins? // USA geol.surv.open.file report 81-743. 1981. P.184-187.

Rowell A.J. The origin of the brachiopods. Lophophorate Notes for a short course. Univ.Tennessee. 1981. P.97-109.

Rowell A.J., Krause F.F. Habitat diversity in the Acrotreta-cea (Brachiopoda, Inarticulata) // J.paleont. 1973. Vol.47. N 4. P.791-800.

Rudwick M.J.S. Ecology and paleoecology // Treatise on Invertebrate paleontology. 1965. Part H. Vol.I. P.199-213.

Rudwick M.J.S. Living and fossil brachiopods. London. Hutchinson Univ. Library. 1970. 199 p.

Thayer C.W. Strangth of pedicle attachment in articulate

brachiopods: ecologic and paleoecologic significance // Paleobiology. 1975. Vol.1. N 4. P.388-399.

Thayer C.W., Steele tetrovic H.M. Burrowing of the lingulid brachiopod *Glottidia pyramidata*: its ecologic and paleoecologic significance // *Lethaia*. 1975. Vol.8. P.209-221.

Valentine J.M. Coelomata superphyla // *Syst.Zool.* 1973. Vol. 22. P.97-102.

Valentine J.M. General patterns of Metazoan evolution // Patterns of evolution as illustrated by fossil record Ed.Hallam. A. Amsterdam: Elsevier, 1977. P.27-54.

Williams A. Evolution of the shell Structure of articulate brachiopods // *Spec.Papers in Palaeontology*. 1968. Vol.2. P.55. Paleont. ASS. London.

Williams A. Origin of laminar-shelled Articulate brachiopods. 1970 // *Lethaia*. Vol.3. P.329-342.

Williams A. Spiral Growth of the laminar shell of the Brachiopod *Crania*. *Calc.Tiss. Res.*6, II-19 (1970).

Williams A., Hurst J.M. Brachiopod evolution // Hallam A. Patterns of evolution as Amsterdam: Elsevier Sci.Publ.Co. 1977. P.77-121.

Williams A., Wright A.D. Shell structure of the Craniacea and other calcareous inarticulate Brachiopoda // *Spec.papers in palaeontology*. 1970. N 7. P.1-35.

Wright A.D. Brachiopod radiation (In the origin of Major invertebrate group // Ed.House M.R.L. Plate 3. Systematics Association Special Volume. Acad.Press. 1979. N 12. P.235-252.

СОДЕРЖАНИЕ

	стр.
Введение	3
История изучения и принципы классификации брахиопод.	4
Происхождение брахиопод и их положение в системе органического мира.	8
Условные обозначения	14
Морфология	16
Экология	29
Значение брахиопод для палеозоогеографического районирования	35
Систематическая часть.	37
Литература	65

Учебное издание

Смирнова Татьяна Николаевна

Брахиоподы

Зав. редакцией И.И.Щехура

Редактор Е.Е.Узлова

Н/К

Подписано в печать 01.06.90,

Л-11026. Формат 60х90. Бумага офс. № 2

Офсетная печать

Усл. печ. л. 4,5 Уч.-изд. л. 3,77

Тираж 500 экз. Заказ № 1538 Заказное. Изд. № 1738

Цена 10 коп.

Ордена "Знак Почета" издательство Московского университета.
103009, Москва, ул. Герцена, 5/7.

Типография ордена "Знак Почета" изд-ва МГУ.

119899, Москва, Ленинские горы