

УДК 564.82 : 551.763

Т. Н. СМЕРНОВА

К ОНТОГЕНЕЗУ НЕКОТОРЫХ МЕЛОВЫХ РИНХОНЕЛЛИД (BRACHIOPODA)

Изучены онтогенетические изменения внутренних скелетных образований у трех видов меловых ринхонеллид. Роды *Lacunosella* и *Orbignyichia* объединяет длительное сохранение соединения внутренних замочных пластин со срединным валиком, преимущественное развитие дорсального конца круральных оснований, ориентировка крур параллельно плоскости симметрии. Сравнительный анализ развития крур и кардиналия рода *Monticlairella* свидетельствует о генетической близости с базилюлидами, не противоречит этому и общая площадь распространения, не выходящая за пределы Средиземноморской области.

В настоящее время неоспоримо большое таксономическое значение строения крур у ринхонеллид. Ряд авторов пришли к убеждению, что тип крур является основным признаком при выделении семейств. Эту точку зрения впервые высказал Г. Купер (Cooper, 1959) при разработке систематики третичных и современных ринхонеллид. Исследователи мезозойских ринхонеллид В. П. Макридин (1964), Д. Эгер (Ager, 1965), А. С. Дагис (1968) также разделяют этот взгляд. Подробная историческая сводка по этому вопросу приводится в работе Дагиса (1968). У мезозойских и кайнозойских ринхонеллид выделено 11 типов крур. Некоторые типы достаточно характерны и узнаются без особого труда, другие имеют переходный облик. Выяснение взаимоотношений между различными типами крур — первостепенное условие при уточнении существующей систематики.

Систематическое изучение онтогенеза ринхонеллид до настоящего времени не производилось. Отдельные возрастные стадии позднеюрских ринхонеллид с Русской платформы были детально изучены Макридиным (1964) — *Rhynchonella loxia*, *Rhynchonelloidella varians*, *Ivanoviella alemanica*, *Thurmanella thurmanni*, *Russirhynchia fischeri fisheri*, *Mosquella oxyptycha* и *Cardinirhynchia rossica*. Возрастные изменения триасовых и юрских ринхонеллид отмечались Дагисом (1963, 1965, 1968) — *Halorella rectifrons*, *Omolonella omolonensis*, *Pseudohalorella sibirica*, *Rudirhynchia naja-haensis*, *Orlovirhynchia viligaensis*, *Euxinella anatolica*, *Halorella amphitoma*. Этим перечнем ограничиваются сведения о юных стадиях мезозойских ринхонеллид. Указанные авторы отмечали различные типы крур у молодых и взрослых представителей одного вида. На основании выяснения некоторых возрастных стадий, а также сходства скелетных элементов у взрослых ринхонеллид намечены филогенетические взаимоотношения между ринхонеллидами с различными типами крур. Филогенетические построения носят в основном предположительный характер и противоречивы. Например, Эгер (Ager, 1965) считает калькариферовый тип крур близким к фальциферовому, а Макридин (1964) и Дагис (1968) — к радулиферовому. Различные точки зрения высказываются этими авторами на взаимоотношения других типов крур: цилиферовых и септиферовых с радулиферовыми и фальциферовыми.

Раннемеловые ринхонеллиды Средиземноморской области характеризуются пятью типами круп: фальциферовым, аркуиферовым, каналиферовым, радулиферовым и мергиферовым. Нами изучались онтогенетические изменения представителей родов, обладающих фальциферовыми (*Lacunosella*, *Orbirhynchia*) и аркуиферовыми (*Monticlairella*) крурами. Рассматривались несколько возрастных стадий, начиная с самых юных, которым соответствовали раковины длиной около 2 мм, до взрослых стадий. Проведенные исследования позволили уточнить филогенетические взаимоотношения между префальциферовым, фальциферовым и аркуиферовым типами круп, доказать самостоятельность префальциферового типа.

Ниже рассмотрены онтогенетические изменения у представителей трех родов — *Lacunosella*, *Orbirhynchia* и *Monticlairella*.

Род *Lacunosella* Wisniewska, 1932

Онтогенез изучался на примере *L. moutoniana* Orb. из нижнего баррема Крыма (рис. 1, 2). Самый маленький экземпляр длиной 3,2, шириной 3,6 и толщиной 3 мм имеет округлую раковину с равновыпуклыми створками, уплощенными краями и прямыми комиссурами. Форамен овально

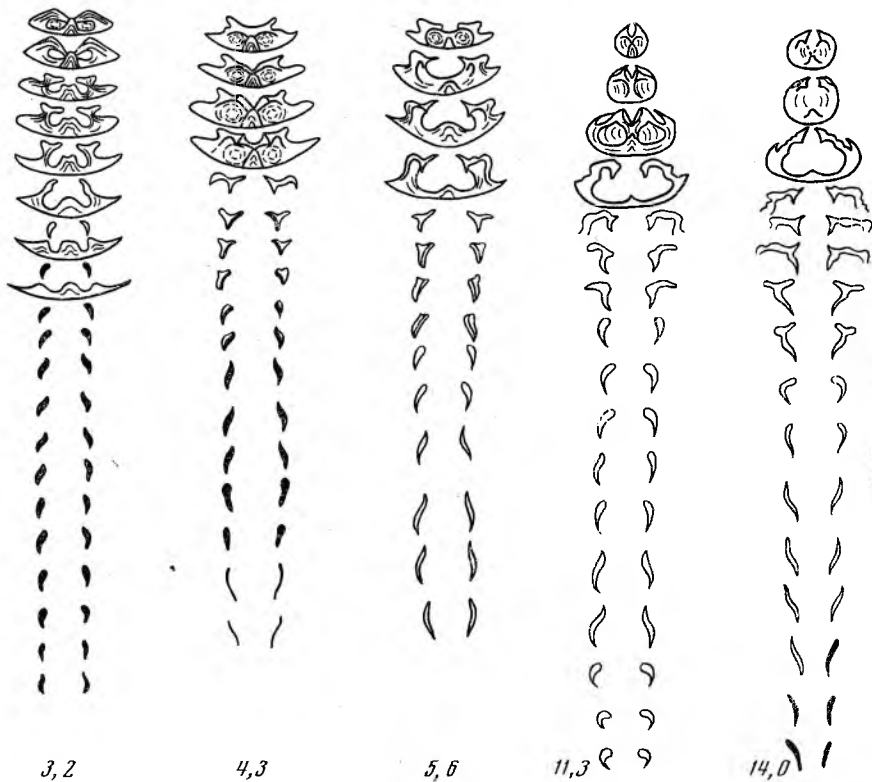


Рис. 1. Серия поперечных срезов через спинную створку *Lacunosella moutoniana* Orbigny, 1847. Цифрами указана длина створки

вытянут в длину, ограничен рудиментарными разделенными дельтидиальными пластинками. Ножной воротничок выражен, зубные пластины значительно вогнутые к бокам створки, сближающиеся ко дну брюшной створки. Септальный валик треугольный в поперечном сечении близ замочного края и трапециевидный в передней половине. Круральные основания короткие, в примакушечной части ориентированы наклонно к плоскости симметрии, прилегают к септальному валику. На последующих срезах кру-

ральные основания становятся более широкими. Круры, возможно слившиеся с небольшими участками замочных пластин, имеют облик вогнутых, косо ориентированных пластин. К переднему концу круры удлиняются, обособляются небольшие вентральные концы. Тип крур приближается к префальциферовому. Близ переднего края круры имеют вогнутую внутреннюю поверхность, их плоскость становится параллельной плоскости симметрии раковины.

У экземпляра длиной 4,3, шириной 4,1 и толщиной 2,2 мм наблюдается округло-треугольная раковина с прямыми комиссурами. Макушка спинной

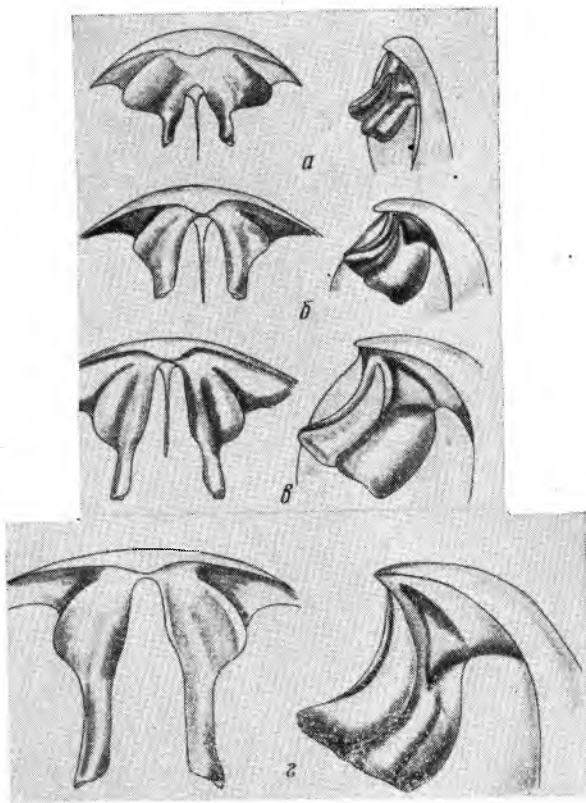


Рис. 2. Реконструкция крур *Lacunosella moutoniana* Orbigny, 1847; длина экземпляра: а — 3,2 мм, б — 5,6 мм, в — 11,3 мм, г — 23 мм

створки заметно выпуклая. Дельтидиальные пластинки разделенные. Септальный валик высокий. Зубные пластины параллельные, незначительно вогнутые к бокам раковины. Полости между септой и приямочными гребнями слабо выражены вследствие заполнения их раковинным веществом. Круральные основания вогнутые, широкие, с отчетливыми равными по длине вентральными и дорсальными концами, наклоненными к плоскости симметрии. Между круральными основаниями и септальным валиком наблюдаются образования, являющиеся, возможно, внутренними замочными пластинами. Не исключено, что эти образования связаны с отложением дополнительного раковинного вещества. Круры ориентированы под углом к плоскости симметрии у замочного края, в передней части приобретают ориентировку, почти параллельную плоскости симметрии. Круры становятся более широкими и имеют слабо дифференцированные вентральные концы. Тип крур соответствует префальциферовому. На дистальном

конце пластины круп уплощаются, крупы приобретают обратный наклон к плоскости симметрии, имеют расходящиеся вентральные концы.

При длине 5,6, ширине 5,4 и толщине 2,5 мм раковина гладкая, без нуса и возвышения, с уплощенным передним краем и выпуклой макушечной частью. Зубные пластины сходятся ко дну брюшной створки, ножной воротничок заметный. Круральные основания широкие, слабоогнутые, наклоненные к плоскости симметрии, с равновеликими вентральными и дорсальными концами. Взаимоотношения септального валика с круральными основаниями не наблюдаются. Крупы близ замочной пластины наклонены к плоскости симметрии, имеют сильно удлиненные дорсальные концы. Появление вентральных концов круп отмечается на небольшом расстоянии от замочной пластины одновременно с приобретением ориентировки, параллельной плоскости симметрии. Стадию круп можно считать переходной от префальциферовой к фальциферовой.

На широкой уплощенной раковине длиной 11,3, шириной 10,3, толщиной 6,8 мм появляется пологий синус брюшной створки, макушка спинной створки значительно выпуклая. Зубные пластины слабо расходящиеся ко дну створки, ножной воротничок выражен. Форамен круглый, маленький, дельтидиальные пластинки соприкасающиеся. Замочный желобок четкий, более узкий и короткий, чем у молодых экземпляров. Круральные основания почти от самой макушечной части параллельны плоскости симметрии, значительно вогнутые, имеют длинные дорсальные и слабо развитые вентральные концы. Возможно развитие внутренних замочных пластин, облегающих низкий септальный валик. Крупы по всей длине параллельны плоскости симметрии, вогнутые в средней части. Такой тип круп можно считать фальциферовым.

Взрослые экземпляры, длина которых превышает 13—14 мм, характеризуются округло-четыреугольной раковинкой, глубоким синусом брюшной створки и большим возвышением спинной створки. Септальный валик низкий. Внутренние замочные пластины не выражены. Ориентировка круральных пластин и круп остается параллельной плоскости симметрии раковины по всей длине. Дорсальные концы круп сильно развитые, четкие, вентральные концы редуцированы. Резкий изгиб круп, направленный выпуклостью к бокам раковины, приходится на вентральную половину круп. На переднем конце круп наблюдается расхождение вентральных концов, что придает им характер пластин, вогнутых к бокам.

При изучении онтогенетических стадий *L. moutoniana* на юных раковинах обнаружены образования, которые можно сопоставить с внутренними замочными пластинами. Сильное развитие дополнительных известковых образований позволяет сомневаться в природе этих образований. Возможно их возникновение за счет уплотнения известкового вещества. На самом маленьком экземпляре наблюдаются крупы, приближающиеся по типу к префальциферовому. От типично префальциферовых они отличаются приобретением на дистальном конце ориентировки, параллельной плоскости симметрии. Префальциферовый тип сохраняется у экземпляров длиной до 5 мм. При длине 5—11 мм наблюдается постепенный переход от префальциферовых круп к фальциферовым. Изменения затрагивают ориентировку круральных пластин и круп, приобретающих положение, параллельное плоскости симметрии. Наблюдается удлинение дорсальных концов круп и дифференциация вентральных окончаний.

Род *Orbirhynchia* Pettitt, 1954

Стадии развития изучались на раковинах *O. cuvieri* (рис. 3). При длине и ширине, равной 4 мм, толщине 2 мм раковина округлая с равновыпуклыми створками и прямыми комиссурами. Зубные пластины расходящиеся. Наблюдается прислонение замочных пластин к массивному закругленному септальному валику; круральные основания широкие, сла-

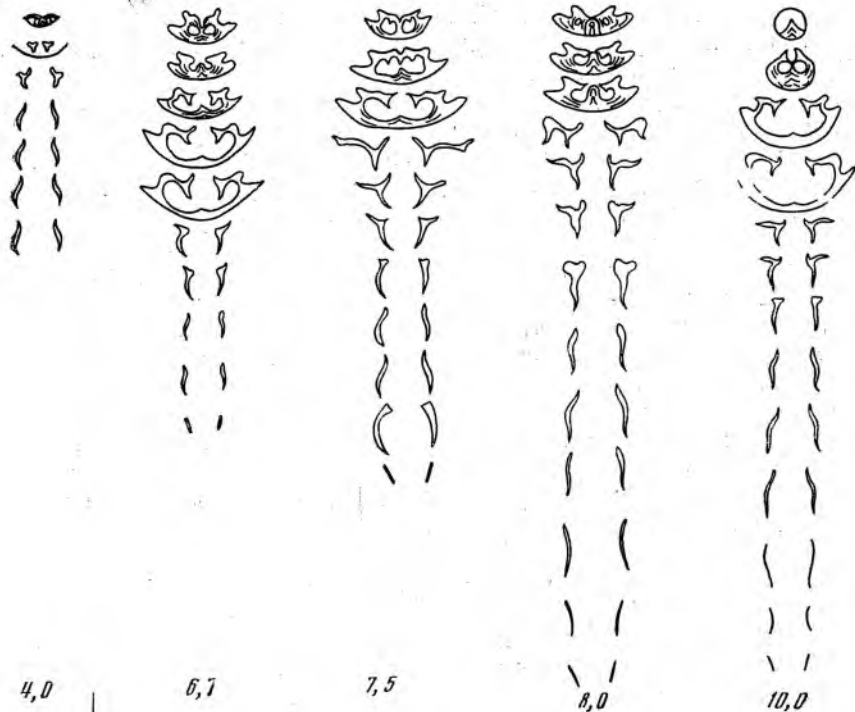


Рис. 3. Серия поперечных срезов через спинную створку *Orbirhynchia cuvieri* Orbigny, 1847. Цифрами указана длина створки

бо наклоненные к плоскости симметрии, с длинными, вышуклыми к середине вентральными и длинными, вогнутыми к середине дорсальными концами. Круры широкие, параллельные плоскости симметрии, близкие к префальциферовым. Характер изогнутости крур повторяет форму круральных оснований с укороченными вентральными концами.

На экземпляре длиной 6,7, шириной 6 и толщиной 4 мм видны ребрышки у переднего края, пологий, дуговидный синус на брюшной створке. Ножной воротничок выражен. Возможно присутствие внутренних замочных пластин¹, сливающихся с септальным валиком. Круральные основания незначительно наклонены к плоскости симметрии. Круры широкие, образованы за счет удлинения дорсальных концов круральных оснований. Вентральные концы круральных оснований редуцируются близ замочной пластины. На переднем крае круры уплощены.

Трапецевидным передним краем, изогнутыми боковыми комиссурами, отчетливыми ребрышками переднего края обладают экземпляры длиной 7,5, шириной 6,8 и толщиной 4 мм. Внутренние замочные пластины облекают низкий септальный валик. Видны выступающие дорсально концы круральных оснований, резко изогнутые. Вентральные концы их в непосредственной близости с собственно крурами уменьшаются. Круры широкие, уплощенные на конце, близкие к фальциферовым.

Редукция внутренних замочных пластин, прислонение круральных оснований к септальному валику, появление фальциферовых крур наблюдаются на экземпляре длиной 8, шириной 7,3 и толщиной 4,3 мм. На переднем конце круральных оснований появляется боковой изгиб дорсальных концов, сохраняющийся по всей длине крур, он характерен для рода. Отсутствие внутренних замочных пластин отмечено на взрослом экземпляре дли-

¹ Как и для рода *Lacunosella*, наличие внутренних замочных пластин в онтогенезе спорно; возможно, появление этих образований объясняется уплотнением дополнительного известкового вещества.

ной 10, шириной 9,6 и толщиной 7,0 мм. Для него характерно развитие глубокого синуса на брюшной створке и ребер в передней половине раковины. Круральные основания, слившиеся с низким септальным валиком, широкие, сильно изогнутые, с выпуклыми внутрь вентральными концами и вогнутыми внутрь дорсальными. При переходе в круры круральные основания теряют вентральные окончания. Круры формируются за счет разрастания дорсальных концов, что типично для фальциферовых крур. Передние концы крур слегка вогнуты к бокам раковины.

Сравнение развития скелетных элементов у родов *Lacunosella* и *Orbithynchia* позволило выявить близкое направление изменений в онтогенезе. Общие черты развития — это появление внутренних замочных пластин на ряде возрастных стадий, вплоть до стадии, предшествующей взрослой, наличие широких круральных пластин с сильно развитыми вентральными и дорсальными концами. Изменение типа крур от префальциферового к фальциферовому отчетливо у обоих родов. Родовые отличия возникают на ранних стадиях развития. Выпуклая внутренняя сторона вентральных концов круральных оснований у *Orbithynchia* и вогнутая у *Lacunosella*, сильно изогнутые дорсальные концы крур у первого рода выявляются при незначительных размерах раковины — 4–5 мм.

Под *Monticlarella Wisniewska, 1932*

Исследование стадий развития производилось на примере *M. lineolata* Phillips, 1835 из нижнего баррема Крыма (рис. 4). Одновременно был тщательно расплифован один экземпляр типового вида — *M. czenstochoviensis* Wisn., 1932, любезно предоставленный нам для изучения М. Вишневской.

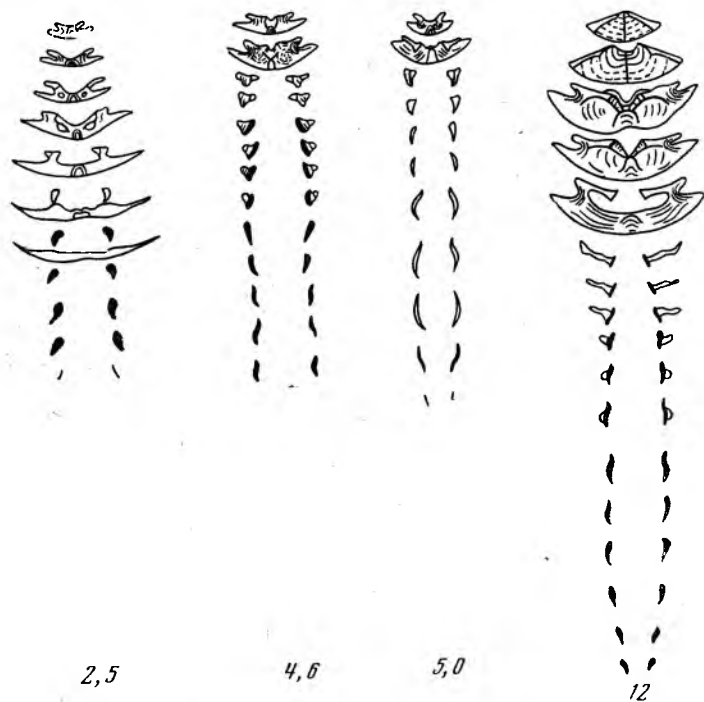


Рис. 4. Серия поперечных срезов через спинную створку *Monticlarella lineolata* Phillips, 1835. Цифрами указана длина створки

Самый маленький экземпляр *M. lineolata* (рис. 4, а) имеет длину и ширину 2,5 и толщину 0,8 мм. Раковина округло-треугольная, уплощенная, лишенная складчатости. Створки равновыпуклые. Форамен овально-вытя-

нутый в длину. Дельтидиальные пластинки маленькие, разделенные. Зубные пластины короткие, параллельные. Наблюдаются довольно четкие внутренние замочные пластины, массивный септальный валик. Круральные основания на значительном расстоянии слиты с замочными пластинами. Круры близкие к спинулиферовым, что четко наблюдается на их дистальном конце и слабо выражено близ замочного края вследствие их сращения с внутренними приямочными гребнями (рис. 5).

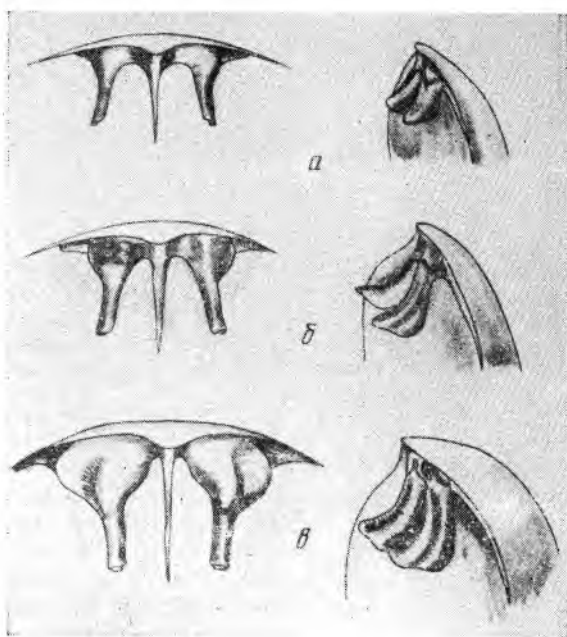


Рис. 5. Реконструкция круп *Monticlairella lineolata* Phillips, 1835; длина экземпляра: а — 2,5 мм, б — 4 мм, в — 11 мм

На экземпляре длиной 4,6, шириной 4,0 и толщиной 2,0 мм (рис. 4, б) отмечается довольно выщуклая брюшная створка, гладкая раковина без следов складчатости. Дельтидиальные пластинки разобщенные. Зубные пластины короткие, параллельные. Хорошо видны широкие внутренние замочные пластины, косо ориентированные по отношению к низкому массивному септальному валику. В поперечном сечении септальный валик имеет шлемовидную форму. Круральные основания узкие, с равно выраженными короткими вентральными и дорсальными концами, четко отделенные от замочных пластин. Круры близ кардиналия имеют характерный спинулиферовый облик; они представляют собой короткие, уплощенные пластины, наклоненные к плоскости симметрии под острым углом. На значительном расстоянии с крурами связаны наружные замочные пластины. На самом конце круры слабо изгибаются, намечается тенденция к сближению их вентральных концов и расхождению дорсальных, что позволяет сравнивать их с префальциферовыми крурами.

Гладкая раковина с уплощенными краями отмечается при длине и ширине 5 и толщине 2,8 мм (рис. 4, в). Наблюдается граница внутренних замочных пластин с круральными основаниями. Ориентировка круральных оснований изменяется по направлению вперед от наклоненной к плоскости симметрии до почти параллельной ей. Круры в макушечной части слиты с замочной пластиной, ориентированы параллельно плоскости симметрии. В передней половине круры широкие, с вогнутой внутренней по-

верхностью. На дистальном конце круры уплощаются и незначительно вогнуты к боковым сторонам.

Появление слабо заметной складчатости переднего края, значительной выпуклости макушки брюшной створки, маленького округлого форамена происходит при длине раковины 7—8 мм.

Взрослые раковины длиной свыше 11—12 мм (рис. 4, з) имеют округло-треугольную форму, синус на спинной створке и возвышение на брюшной. Передняя комиссура широко трапецевидно изогнута. Могут быть мелкие складочки по переднему краю. Зубные пластины наклонены к бокам раковины. Внутренние замочные пластины четкие, прослеживаются на значительном расстоянии, прислоняются к высокому септальному валику. Круральные основания в виде узких, слабовогнутых пластин с равно развитыми дорсальными и вентральными концами. Круральные пластины наклонены к плоскости симметрии, в районе отхождения крур приобретают ориентировку, параллельную плоскости симметрии. Круры широкие, вогнуты к середине раковины, ориентированы параллельно плоскости симметрии, с развитыми в одинаковой степени вентральными и дорсальными концами. Последние поперечные сечения крур показывают редукцию вентральных концов, уплощение дорсальных концов с приобретением наклона к плоскости симметрии.

Впервые присутствие внутренних замочных пластин у взрослых *M. szenstochoviensis* было обнаружено Вишневской (Wishniewska, 1932), а затем Чайльдсом (Childs, 1969). Т. Н. Смирнова (1965) не отмечала этого образования при шлифовке первого экземпляра типового вида. Повторные пришлифовки *M. szenstochoviensis*, не прокаленного перед шлифованием, позволили обнаружить внутренние замочные пластины, довольно четко выступающие через толстый слой вторичных раковинных отложений в области макушки.

Проведенные исследования позволяют дать более четкое определение аркуиферовых крур и подтверждают самостоятельность этого типа. Аркуиферовые круры характеризуются довольно широкими пластинами, параллельными плоскости симметрии раковины, с развитыми в равной степени вентральными и дорсальными концами. В передней половине круры наклонены к плоскости симметрии. Круральные основания обычно слабовогнутые, реже уплощенные, наклонены к плоскости симметрии.

Аркуиферовые круры изучались нами у четырех видов рода *Monticlarella* — *M. szenstochoviensis*, *M. lineolata*, *M. weberi* и *M. acmecetensis*. У всех видов аркуиферовый тип выражен довольно четко, однако в зависимости от наклона плоскости пришлифовок и степени детальности срезов может незначительно изменяться ориентировка крур относительно плоскости симметрии и стираться граница между вентральными и дорсальными концами крур. У представителей *M. weberi* даже при детальных пришлифовках в различной степени выражены основания крур, что связано с незначительным изменением ориентировки раковины при шлифовании. Такая же картина наблюдается у разных экземпляров *M. lineolata* и *M. szenstochoviensis* (рис. 6, 7). Указанные изменения картины крур, по-видимому, не связаны со степенью выпуклости раковины, все пришлифованные экземпляры имеют умеренно выпуклую раковину, слабо изогнутую в поперечном и продольном сечении. У всех рассмотренных видов аркуиферовым крурам соответствует горизонтальная замочная пластина с хорошо заметными равновеликими вентральными и дорсальными частями круральных оснований, параллельных плоскости симметрии. В передней половине круры пластиновидные, наклоненные к плоскости симметрии.

Согласно систематике Эгера (Ager, 1965), род *Monticlarella* относится к семейству *Dimerellidae* и подсемейству *Norellinae*. Последние исследования Дагиса показали, что димереллиды характеризуются крурами, отличными от аркуиферовых, и вымирают в триасе. В. П. Камышан (1968) отнес этот род к семейству *Rhynchonellidae* в основном по наличию струйчатой рако-

вины. Сравнительный анализ онтогенетических изменений, проведенный у представителей типичных базилиолид и рода *Monticlarella*, позволяет предполагать их генетическое родство. В пользу этого свидетельствует наличие у тех и других на ранних стадиях круп, близких к префальциферовому типу; септального валика и вероятных внутренних замочных пластин; широких пластиновидных круп, ориентированных параллельно плоскости симметрии раковины; ареалы распространения, не выходящие за пределы Средиземноморской области.

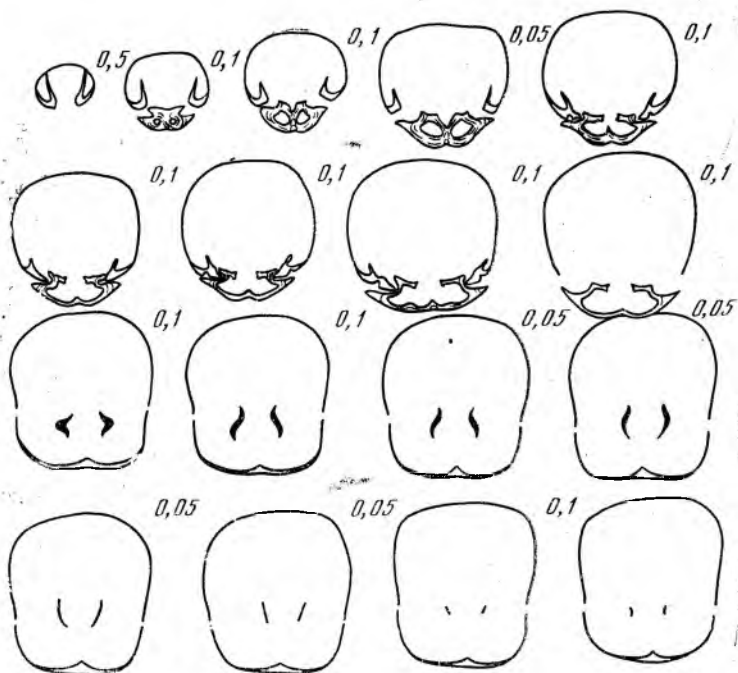


Рис. 6 Аркуиферовые крупы у *Monticlarella czenstochoviensis* Wisniewska, 1932

Можно предполагать, что исходным типом для аркуиферовых и фальциферовых круп является спинулиферовый. Спинулиферовые крупы прослеживаются у молодых *Monticlarella lineolata* при длине раковины 2,5 мм. На юных стадиях у остальных изученных родов спинулиферовые крупы не отмечались, возможно вследствие их слияния с внутренними частями замочных пластин. Стадия префальциферовых круп или близких к ним наблюдается у всех трех родов при размерах раковины, составляющих около трети от средней длины взрослой раковины. На последующих стадиях наблюдается переход от префальциферовых круп к фальциферовым у *Lacunosella* и *Orbiryhynchia* и к аркуиферовым у *Monticlarella*. Стадия круп, переходная от префальциферовой к стадии взрослых круп, прослеживается при относительной длине раковины около 0,5 мм. При относительной длине раковины 0,8 мм стадия круп соответствует взрослой. У *Lacunosella* и *Orbiryhynchia* внутренние замочные пластины отмечаются на ряде возрастных стадий, включая стадию появления круп взрослого облика, т. е. при относительных размерах раковины 0,8. Потеря внутренних замочных пластин происходит на самых последних стадиях, при относительных размерах раковины, превышающих 0,8.

Фальциферовые крупы образуются на базе префальциферовых за счет удлинения дорсальных и редукции вентральных концов с приобретением латерального уплощения. Формирование аркуиферовых круп происходит путем одинакового развития дорсальных и вентральных концов круп, так-

же уплощенных с боков. Проведенные исследования показывают, что круры префальциферового типа являются исходными как для фальциферовых, так и для аркуиферовых, в связи с чем неверно считать их разновидностью

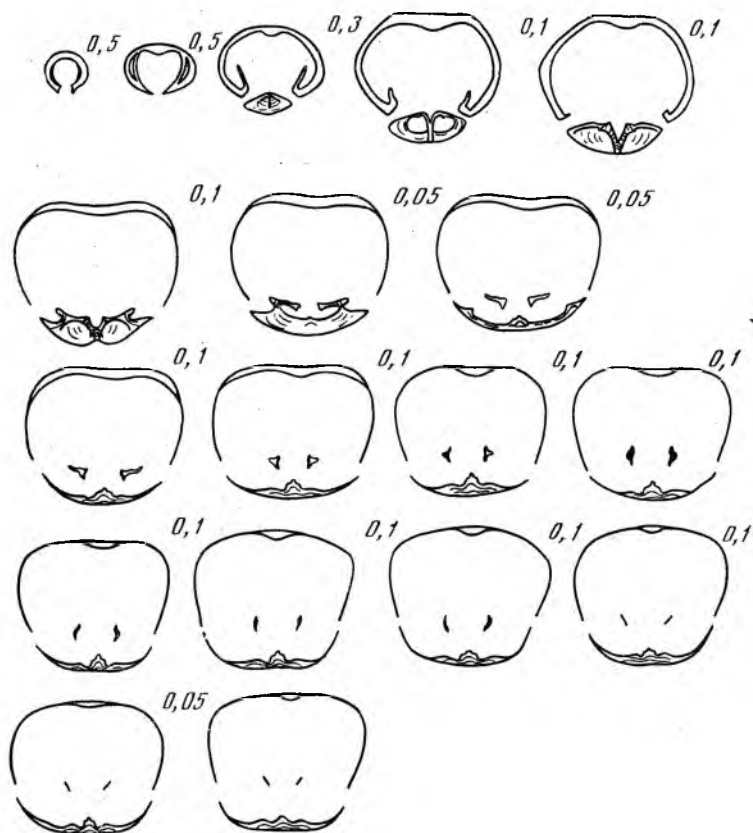


Рис. 7. Аркуиферовые круры у *Monticlarella lineolata* Phillips, 1835

фальциферовых (Ager, 1962). Скорее всего это самостоятельный тип крур, о чем свидетельствует наличие префальциферовых крур у взрослых представителей цирриид, относящихся к семейству Wellerellidae.

ЛИТЕРАТУРА

- Дагис А. С. 1963. Верхнетриасовые брахиоподы Юга СССР. М., Изд-во АН СССР, стр. 1—248.
- Дагис А. С. 1965. Триасовые брахиоподы Сибири. М., «Наука», стр. 1—186.
- Дагис А. С. 1968. Юрские и раннемеловые брахиоподы севера Сибири. Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, вып. 41, стр. 1—167.
- Камышан В. П. 1968. Новые данные о морфологии и систематике мезозойских струйчатых ринхонеллид. Палеонтол. ж., № 3, стр. 49—62.
- Макридин В. П. 1964. Брахиоподы юрских отложений Русской платформы и некоторых прилегающих к ней областей. М., «Недра», стр. 1—339.
- Смирнова Т. Н. 1965. О родах-синонимах в семействе Rhynchonellidae. Палеонтол. сб., Львов, вып. 2, № 2, стр. 38—41.
- Ager D. V. 1965. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt II. Brachiopoda. Rhynchonellida. Kansas, p. 597—632.
- Childs A. 1969. Upper Jurassic Rhynchonellid Brachiopods from Northwestern Europe. Bull. Brit. Museum Natur. History, Geol., Suppl. 6, p. 1—123.
- Cooper G. A. 1959. Genera of tertiary and recent Rhynchonelloid brachiopods. Smiths. Misc. Collect., vol. 139, № 5, p. 1—90.
- Wisniewska M. 1932. Les Rhynchonellides du jurassique superior de Pologne. Paleontol. polon., t. 2, p. 1—71.