

УДК 551.733.1:564.8

## ПЕРВЫЕ НАХОДКИ ЛИЧИНОЧНЫХ РАКОВИН У ОРДОВИКСКИХ ОРТИД

© 2004 г. А. А. Мадисон

Представлено академиком Б.С. Соколовым 08.12.2003 г.

Поступило 10.12.2003 г.

В настоящей работе описаны впервые обнаруженные личиночные раковины у брахиопод с кальцитово-раковинной подтипа *Rhynchonelliformea* из нижнего ордовика Ленинградской области. Отпечатки личиночных раковин на брюшной и спинной створках имеют различный рельеф, являющийся, вероятно, слепком с мягкого тела личинки. Сделан вывод о наличии у *Rhynchonelliformea* в нижнем палеозое планктотрофной долгоплавающей личинки.

В принятой в настоящее время классификации брахиопод выделено три подтипа: *Linguliformea*, *Craniiformea* и *Rhynchonelliformea* (*Treatise on Invertebrate Palaeontology*, 2000). Современные представители всех трех подтипов имеют личинок, существенно различающихся по типу строения и образу жизни. У *Linguliformea* из яйцевых оболочек выходит личинка, обладающая основными чертами строения взрослого животного и имеющая зачаток раковины, который называют эмбриональной раковинкой, или протегулюмом. В процессе плавания (около месяца) происходит дальнейший рост раковины и мягкого тела, причем новообразующаяся личиночная раковина растет под небольшим углом по отношению к протегулюму. Эмбриональная раковина отделена от личиночной кольцом нарастания, появление которого связано с переменой образа жизни. Обе раковины органические. После осаднения личинки начинает образовываться взрослая минеральная раковина, обычно отделенная от личиночной несколькими ярко выраженными кольцами роста, так называемыми “гало”. Таким образом, у *Linguliformea* насчитывается три типа раковины, отвечающие трем стадиям развития: эмбриональная, или протегулюм, личиночная и взрослая. Выделение взрослой раковины происходит в том числе и под мягкой личиночной раковинкой, и если последняя сохраняет в своем рельефе черты строения личинки, то минеральная раковина может

стать ее внутренним слепком. Эмбриональная раковина у современных брахиопод обычно имеет размеры до 100 мкм, а личиночная – около 300–400 мкм [1].

Личинки *Craniiformea* и *Rhynchonelliformea* лентотрофные, плавающие около суток и претерпевающие метаморфоз при осаднении. Они имеют ряд существенных отличий в своем строении, но для обоих подтипов характерны наличие пищевода при отсутствии рта и образование известковой раковины только по окончании метаморфоза. Таким образом, у современных форм *Craniiformea* и *Rhynchonelliformea* наблюдается только раковина взрослого типа.

Однако, несмотря на то, что у современных краниид в онтогенезе нет даже предпосылок для образования личиночной раковины, свидетельства о наличии таковой были обнаружены у ископаемых палеозойских и мезозойских краниид [2]. Это позволило предположить существование, по крайней мере, в палеозое у всех трех подтипов брахиопод долгоплавающей личинки, защищенной раковинкой [2], хотя соответствующие находки были сделаны только для краниид и строение личинок современных *Rhynchonelliformea* не допускает образования наружной личиночной раковины.

Первые находки слепков личиночных раковин ортид, подтверждающие возможность изменения основного типа строения личинок *Rhynchonelliformea* от палеозойских форм к нашему времени, были сделаны нами в среднеордовикских отложениях Ленинградской и Псковской областей. При промывке глин из волховского и кундаского горизонтов были получены экземпляры ювенильных форм ортид и клитамбонитид, наименьшие размеры которых составляют 0.5 мм. На некоторых раковинах ортид (пять брюшных и около сотни спинных створок) и клитамбонитид (три брюшные створки) примакущечный участок расположен в иной плоскости по отношению к остальной раковине. Этот участок, размер которого составляет обычно около 400 мкм, не несет линий роста и отделен от остальной раковины кольцами гало. Место расположения, размеры и особый рельеф этого участка, а также наличие

гало позволяют интерпретировать его как внутренний слепок с органической личиночной раковины. Сама ювенильная раковина имеет фиброзную микроструктуру (рис. 1з). Видимая длина фибр составляет около 50 мкм, а ширина – около 10 мкм. Строение личиночной раковины на брюшных и спинных створках у ортид и клитамбонитид в общих чертах сходное, однако незначительные колебания в размерах и очертаниях между видами все же имеются.

Брюшные створки ортид имеют гладкий, несколько приподнятый, отделенный одним-двумя кольцами гало, примакушечный участок шириной около 400 мкм и длиной до 200 мкм (рис. 1а, 1б). Макушка у некоторых видов может принимать вид трубочки длиной до 100 мкм, окружающей отверстие для выхода ножки (рис. 1а). Нахождение незначительного количества брюшных створок объясняется, скорее всего, истиранием задней части раковины, связанным с особенностями роста клювовидно загнутой макушки.

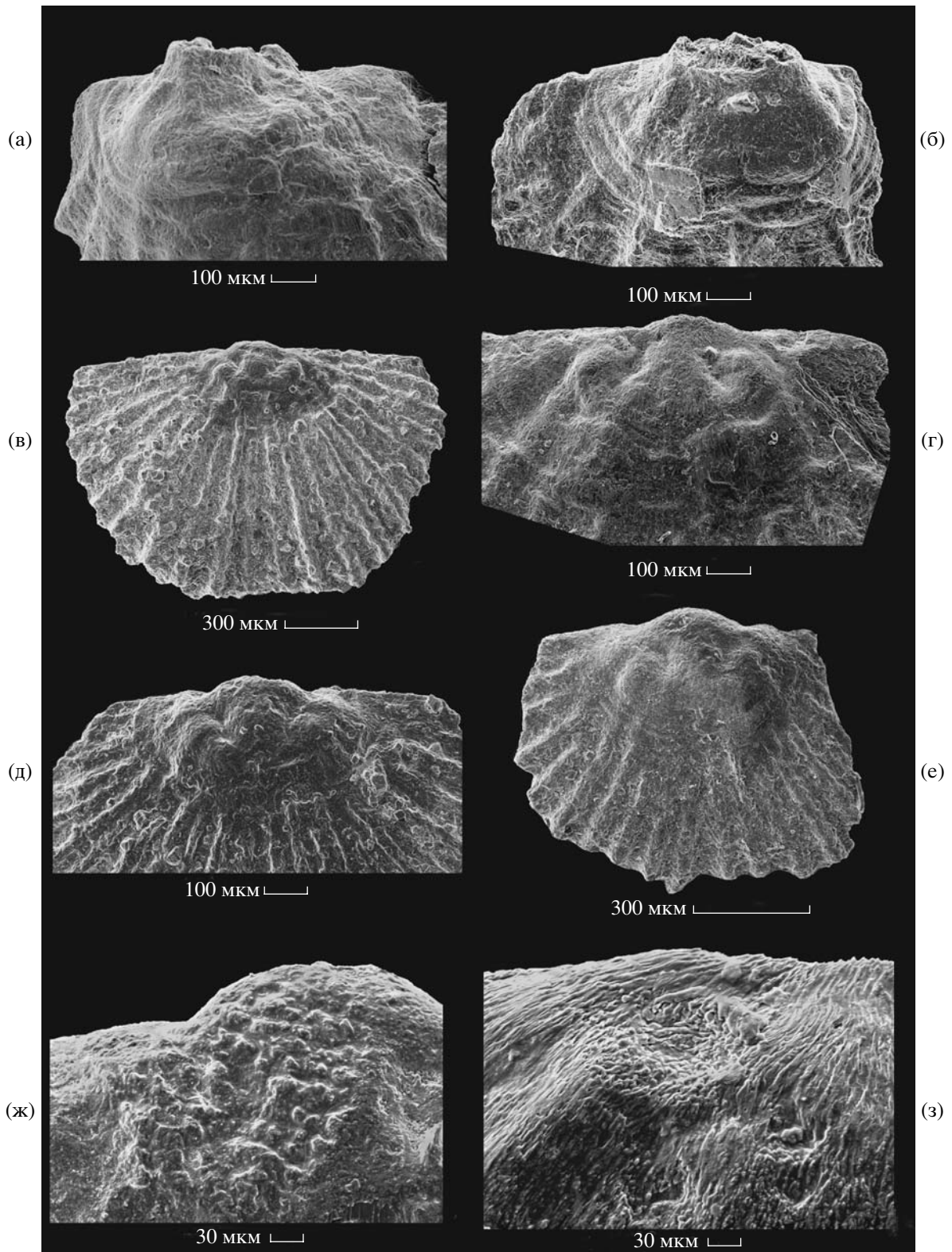
План строения личиночной раковины на спинных створках у всех видов одинаков (рис. 1в–1д). В средней части расположен вытянутый в переднем направлении широкий низкий валик в форме буквы “Т”, короткая часть которой образует макушку. У некоторых видов передний конец валика расширяется, у других – сужается. По бокам валика расположены два (*Orthis* sp.) или три бугорка (*Nothorthis penetrabilis*), границы между которыми могут иметь вид ямок или борозд в зависимости от степени выраженности. Бугорки могут сливаться друг с другом у переднего конца валика. Высота подъема примакушечного участка над остальной створкой может составлять от 20 до 50 мкм. В некоторых случаях кольца гало отсутствуют. Поверхность нескольких, по-видимому, особенно хорошо сохранившихся личиночных раковин целиком или частично покрыта мелкими бугорками размером около 5 мкм (рис. 1ж). Подобные бугорки отмечала на своем материале Г.Т. Ушатинская, интерпретировавшая их как негативные отпечатки несохранившейся органической раковины с внутренней ячеистой поверхностью [3]. Другие авторы, наблюдавшие аналогичный рельеф в примакушечной части у современных ювенильных теребратулид, считают его артефактом [4].

Несмотря на то, что, очевидно, личиночные раковины представляют собой полноценный слепок с мягкого тела личинки, реконструкция последнего представляется затруднительной ввиду полного отсутствия общих черт строения с личинкой современных брахиопод. Наибольшее сходство она имеет с реконструкцией мягкого тела личинки, предложенной для патеринид [5]. В передней части брюшной створки личиночной раковины патеринид имеется засечка, в точности повторяющая засечку № 4921/49 (рис. 1б), а спин-

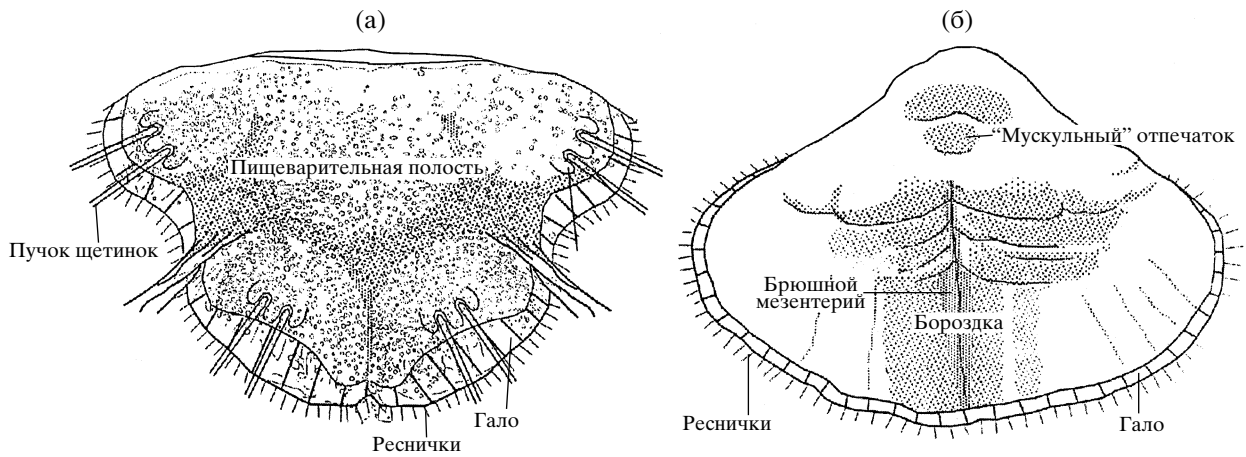
ные створки обоих типов личиночных раковин имеют сходную систему выпуклостей (рис. 2) [5]. Если допустить, что обе группы действительно имели личинок с общим планом строения в раннем палеозое, то это будет еще одним доказательством монофилетичности брахиопод с фосфатной и карбонатной раковинной. Следует иметь в виду, что единственные эмбриональные раковинки лингулид, обнаруженные в ископаемом состоянии [6], также отличаются от тех, что известны у современных представителей этой группы. Такое различие указывает, возможно, на наличие ценогенетических изменений в филогенезе лингулид.

Находки отпечатков личиночных раковин у ортид и клитамбонитид позволяют предположить, что раннепалеозойские *Rhynchonelliformea* имели питающуюся личинку, плавающую, как и личинки современных лингулид, при помощи ресничек лофофора. Личиночные раковины обеспечивали необходимую защиту и, будучи однослойными и легкими, не обременяли личинку при плавании. Возможно, ямки и борозды на внешней поверхности отвечают местам прикрепления мускулов, а бугорки соответствуют пищеварительной системе и парным целомам. Таким образом, мускульная система уже могла состоять из дидукторов и аддукторов. Однако с уверенностью можно говорить только о метамерном строении личинки. Также по строению брюшной створки ортид можно предположить наличие у их личинок ножного сегмента. Косвенным доказательством того, что у *Rhynchonelliformea* некогда существовала планктотрофная личинка, является наличие у личинок современных представителей нервных пластинок и пищевода. Такие структуры не нужны лецитотрофной личинке, и наиболее вероятным объяснением их присутствия является сохранение некоторых черт строения от личинки другого типа (устное сообщение В.В. Малахова, 2001). Замечателен также тот факт, что в онтогенезе современных *Linguliformea* и *Craniiformea* наблюдается сложение зародыша пополам с последующим образованием раковины, – стадия, отсутствующая в развитии *Rhynchonelliformea*. По расположению ряда структур В.В. Малахов [7] предположил, что стадия складывания “выпала” из онтогенеза *Rhynchonelliformea* и что именно с этим связано наличие третьей доли – мантии у современных личинок, т.е. в развитии современных замковых брахиопод имеются следы ценогенетических преобразований.

Предполагается, что все три подтипа брахиопод в раннем палеозое имели в своем онтогенезе стадию плавающей питающей личинки, которая была утрачена брахиоподами с карбонатной раковинной к нашему времени. Возможно, это произошло в связи с переходом в глубоководные условия обитания. Планктотрофная личинка более выгодна в условиях мелководья, откуда боль-



**Рис. 1.** Строение личиночных раковин у ортид. а – *Orthis* sp., брюшная створка. Экземпляр № 4921/40. Здесь и на рис. б–з – Ленинградская обл., р. Лызна, обрыв берега в 0.5 км от впадения в р. Сясь; нижний ордовик, нижний подгоризонт кундаского горизонта. б – брюшная створка (подотряд *Clitambonitidina*). Видна засечка в передней части раковины. Экземпляр № 4921/49. в – *Notorthis penetrabilis* Rubel, спинная створка. Экземпляр № 4921/41. г – *Orthis* sp., спинная створка. Экземпляр № 4921/42. д – *Notorthis* sp., спинная створка. Экземпляр № 4921/43. е – *Orthis* sp., спинная створка. Экземпляр № 4921/44. ж – *Orthis* sp. Фрагмент поверхности слепка личиночной раковины на спинной створке с мелкими бугорками. Экземпляр № 4921/46. з – *Orthis* sp., спинная створка. Справа видна часть центрального возвышения, в центре – разделяющее углубление. Экземпляр № 4921/45.



**Рис. 2.** Возможная реконструкция строения мягкого тела личинки *Micromitra cf. ornatella* по отпечаткам личиночной раковины; а – спинная сторона, б – брюшная сторона (по Williams et al., 1998).

шая часть брахиопод была вытеснена двусторонними моллюсками. Так или иначе, но под влиянием неблагоприятных факторов брахиоподам с карбонатной раковинной “пришлось” перейти к личинке современного строения, и при таком понимании переход к лецитотрофной личинке является эмбриоадаптацией.

Автор приносит глубокую благодарность Г.Т. Ушатинской и В.В. Малахову за консультации во время работы и Т.Н. Смирновой за руководство при изучении материала.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Williams A., James M.A., Emig S.S. et al. Development. In: Treatise of Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda (revised). N. Y.: Univ. Kansas; Geol. Soc. Amer., 1997. V. 1. P. 7–28.
2. Freeman G., Lundelius J.W. // *Lethaia*. 1999. V. 32. № 2. P. 197–217.
3. Ушатинская Г.Т. // ДАН. 2001. Т. 213. № 1. С. 154–157.
4. Stricker S.A., Reed C.A. // *Lethaia*. 1985. V. 18. P. 295–303.
5. Williams A., Popov E.L., Holmer L.E., Cusack M. // *Paleontology*. 1998. V. 41. Pt 2. P. 221.
6. Balinski A. // *Acta Paleontol. pol.* 1997. V. 42. № 1. P. 45–56.
7. Малахов В.В. В сб.: Современное состояние и основные направления изучения брахиопод. Доклады IV Международной школы. М., 1995. С. 51–82.