



АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОЛОГИИ И ГЕОФИЗИКИ, ВЫП. 41

А. С. ДАГИС

ЮРСКИЕ  
И РАННЕМЕЛОВЫЕ  
БРАХИОПОДЫ  
СЕВЕРА СИБИРИ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
МОСКВА 1968

**Юрские и раннемеловые брахиоподы Севера Сибири.**  
Дагис А. С. Труды Института геологии и геофизики  
СО АН СССР, вып. 41. 1968 г.

Книга является первой монографией по юрским и раннемеловым брахиоподам Севера Сибири. В ней описано 56 видов, из которых 32 являются новыми. Рассмотрено стратиграфическое распространение брахиопод, установлены характерные комплексы для отдельных стратиграфических подразделений. Выявлено большое биогеографическое значение брахиопод. На основании изучения онтогенеза рассмотрена система мезо-кайнозойских теребратулид.

Книга рассчитана на геологов и палеонтологов, занимающихся вопросами стратиграфии юрских отложений.

Табл. 2, илл. 81, фототабл. 26, библи. 106 назв.

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР

*В. Н. САКС*

## ВВЕДЕНИЕ

Предлагаемая вниманию работа имеет своей целью ознакомить читателя с результатами изучения одной из наиболее слабо освещенных в литературе групп ископаемых из юрских и меловых отложений северных районов Сибири — брахиопод.

Материалом для монографии послужили коллекции, собранные из разных районов севера Сибири от восточного склона Северного Урала на западе до Охотского побережья на востоке. Прежде всего, это наша коллекция лейасовых брахиопод, собранная в 1960—1964 гг. в северо-восточной части СССР, на Охотском побережье (бассейны рек Вилиги и Армани) и на Омолонском массиве по рекам Булун, Токур-Юрях, Вижуальная, в верхнем течении р. Левый Кедон, а также в Вилюйской синеклизе, по рекам Вилюй и Марха.

Значительные коллекции брахиопод из ниже- и среднеюрских отложений разных районов севера Якутии (Вилюйская впадина и нижнее течение р. Лены) были переданы автору сотрудниками ВНИГРИ Т. И. Кириной и Н. М. Джонаридзе. Наиболее крупная коллекция позднеюрских и раннемеловых брахиопод из Хатангской впадины и Таймыра, а также восточного склона Северного Урала была собрана В. А. Захаровым и В. Н. Саксом. Небольшие сборы юрских и меловых брахиопод передали автору М. С. Месежников (восточный склон Северного Урала), Н. И. Шульгина (Хатангская впадина и прилегающие районы), Р. А. Биджиев (нижнее течение р. Лены), Б. И. Мальков (р. Бохапча, бассейн р. Колымы). Интересные сборы из юрских отложений Северо-Востока СССР были получены от палеонтолога СВГУ И. В. Полуботко. Кроме того, при написании работы были использованы коллекции А. С. Мойсеева из верхнеюрских отложений р. Зырянки (бассейн Колымы), хранящиеся в Центральном Геологическом музее им. Ф. Н. Чернышева (ЦГМ) и Е. Эйхвальда из верхнеюрских отложений восточного склона Северного Урала, хранящаяся на кафедре исторической геологии геологического факультета ЛГУ. Схематическая карта расположения основных местонахождений брахиопод приведена на рис. 1.

Оригинальные экземпляры описанных видов хранятся в музее Института геологии и геофизики СО АН СССР в Новосибирске (коллекция № 78).

При написании главы, касающейся общих вопросов морфологии и систематики мезо-кайнозойских брахиопод, автором был получен ценный сравнительный материал от В. П. Макридина, Ю. И. Каца, В. П. Камышана (Харьковский университет), Е. С. Порецкой (Ленинградский университет), а также Г. А. Купера (Национальный музей США, Вашингтон) и Д. А. Б. Пирсона (Лондонский университет).

Использованная в работе терминология общепринята и достаточно полно освещена в соответствующем томе «Основ палеонтологии» (1960) и в «*Treatise on Invertebrate Paleontology, part H, Brachiopoda*» (1965).

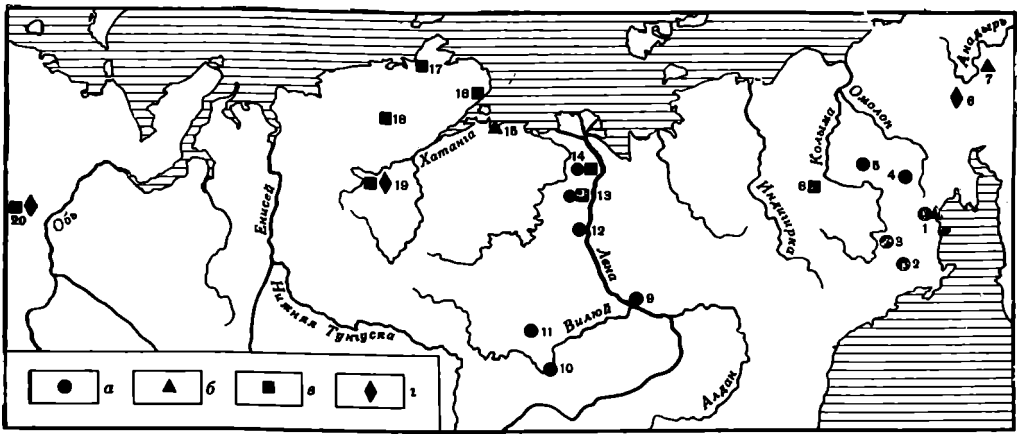


Рис. 1. Схематическая карта расположения основных местонахождений брахиопод: а — лейасовые; б — среднеюрские; в — позднеюрские; з — раннемеловые

1 — р. Вилига; 2 — р. Малтан; 3 — р. Боханча; 4 — бассейн р. Ледовый Кедон; 5 — реки Токур-Юрях и Булун; 6 — р. Укумвеем, бассейн р. Анадыря; 7 — р. Майн; 8 — р. Зырянка; 9 — р. Леписке; 10 — р. Вилюй; 11 — р. Марха; 12 — р. Моторчуна; 13 — р. Молодо; 14 — р. Эйakit; 15 — Анабарский залив; 16 — р. Чернохребтная; 17 — р. Каменная; 18 — р. Дябака-Тари; 19 — р. Боарка; 20 — верхнее течение р. Сев. Сосьва (реки Ятрия, Толья, Яны-Манья)

Рисунки в тексте выполнены автором, за исключением реконструкций внутреннего строения раковин, изготовленных по эскизам автора в Художественно-оформительском комбинате Ленинградского отделения Художественного фонда СССР художником А. С. Дёриным. Фотографии брахиопод изготовлены в фотолaborатории отдела палеонтологии и стратиграфии Института геологии и геофизики СО АН СССР В. Ф. Горкуновым. В оформлении работы принимали участие сотрудники института Н. П. Боровских и Г. П. Клопотная.

При написании монографии и подготовке ее к печати ценные советы были получены от В. П. Макридина и особенно В. Н. Сакса, взявшего на себя труд редактирования.

Всем лицам, содействовавшим выполнению данной работы, автор выражает глубокую признательность.

## ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЮРСКИХ И РАННЕМЕЛОВЫХ БРАХИОПОД СЕВЕРА СИБИРИ

Юрские и раннемеловые брахиоподы Сибири до настоящего времени оставались очень плохо изученными. Исключение составляют лишь позднелурские брахиоподы восточного склона Северного Урала, недавно детально описанные В. П. Макридиным (1964).

Из территории Северо-Востока СССР первые брахиоподы были описаны А. С. Моисеевым (1938) из коллекций А. В. Зимкина и В. А. Цареградского, собранных в бассейне р. Зырянки. Из верхнелурских отложений этого района А. С. Моисеев описал большой комплекс брахиопод, который лишь частично удалось ревизовать в настоящей работе. Последнее связано с ограниченным количеством материала в коллекции А. С. Моисеева, а следовательно, и недоступностью его для всестороннего изучения с применением методики пришлифовок.

В настоящей работе описаны переизученные представители семейства Boreiothyridae — *Terebratula goliensis* Moiss. [*Boreiothyris goliensis* (Moiss.)]<sup>1</sup>, *T. lamutkensis* Moiss. [*Boreiothyris lamutkensis* (Moiss.)], *T. zimkini* Moiss. [*Boreiothyris zimkini* (Moiss.)], *T. pelecypodaeformis* Moiss. [*Boreiothyris pelecypodaeformis* (Moiss.)], *Terebratula kropotkini* Moiss. [*Taimyrothyris kropotkini* (Moiss.)]. К роду *Boreiothyris* также относится форма, описанная А. С. Моисеевым как *Terebratula siriankensis* Moiss., которая представлена единственным сильно деформированным экземпляром. По всей вероятности, этот вид является синонимом одного из перечисленных выше видов рода *Boreiothyris*. Систематическое положение остальных видов — *Terebratula subkokozensis* Moiss., *T. ex gr. cyclogonia* Zeusch., *T. sibirica* Moiss., *T. bočerensis* Moiss., *T. kolimaensis* Moiss. — до настоящего времени остается не ясным. По внешнему облику *T. kolimaensis* Moiss. и *T. sibirica* Moiss. обнаруживают сходство с родом *Pinaxiothyris*, а *T. bočerensis* Moiss. с родом *Uralella*, но это предположение требует проверки.

В 1947 г. вышел VIII том «Атласа руководящих форм ископаемых фаун СССР» (нижний и средний отделы юрской системы), в котором А. С. Моисеевым из среднеюрских (в действительности верхнеплинских) отложений Охотского побережья описаны два новых вида — *Septaliphoria viligaensis* Moiss. [*Orlovirhynchia viligaensis* (Moiss.)] и *Septaliphoria najahaensis* Moiss. [*Rudirhynchia najahaensis* (Moiss.)].

Некоторые сведения о лейасовых брахиоподах Якутии были приведены З. В. Кошелкиной (1962), описавшей из верхнего плинсбаха р. Алдана *Rhynchonella sibirica* Kosch. [*Rimirhynchia najahaensis* (Moiss.)] и *Zeilleria aldanensis* Kosch., а также *Septaliphoria muogdanensis* Kosh. из разновозрастных отложений р. Молодо, являющуюся синонимом *Orlo-*

<sup>1</sup> Здесь и далее в квадратных скобках дано современное наименование видов.

*virhynchia viligaensis* (Moiss.). Ряд видов брахиопод, особенно из лейаса, упоминается в стратиграфических работах (Тучков, 1962 и др.), но нашими исследованиями эти определения не подтвердились.

Значительно полнее изучены юрские брахиоподы восточного склона Северного Урала. Первая форма верхнеюрских отложений этого района *Terebratula stroganovi* [*Uralella stroganovi* (Orb.)] была описана А. Орбиньи (Orbigny in Murchison, Verneuil, Keyserling, 1845) из сборов майора Стражевского. Дальнейшие сведения о брахиоподах из волжских отложений этого района содержатся в капитальной сводке по палеонтологии России Э. И. Эйхвальда «Lethaea Rossica» (Eichwald, 1865—1868), в которой из бассейна р. Тольи описаны три новых вида — *Terebratula striatissima* Eichwald [*Uralorhynchia striatissima* (Eichwald)], *Rhynchonella micropteryx* Eichwald [*Fusirhynchia micropteryx* (Eichwald)] и *Rhynchonella grossecostata* Eichwald. Последняя форма описана по единственному экземпляру плохой сохранности, скорее относящемуся к роду *Ptilorhynchia*.

В 1964 г. была опубликована крупная работа В. П. Макридина, в которой проведена ревизия ряда описанных видов из волжских отложений Северного Урала, а также установлены новые виды (*Uralella gigantea* Makridin, *U. jani-maniensis* Makridin, *Rouillieria tolli* Makridin, скорее относящаяся к роду *Uralella*, *Rhynchonella saranpaulensis* Makridin) и один новый род — *Uralella*.

Мезозойские брахиоподы Хатангской впадины и прилегающих территорий описываются в настоящей работе впервые. Также впервые публикуются сведения о систематическом составе неокомских брахиопод Сибири. Наблюдения над экологией валанжинских брахиопод Хатангской впадины проводились В. А. Захаровым (1966).

## НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ МОРФОЛОГИИ И СИСТЕМАТИКИ МЕЗО-КАЙНОЗОЙСКИХ БРАХИОПОД

К настоящему времени морфология раковины и функциональное значение отдельных признаков достаточно полно освещены в литературе благодаря работам Бичера (Beecher, 1893, 1897), Томсона (Thomson, 1927), Мьюр-Вуд (Muir-Wood, 1934), Эллиотта (Elliott, 1947, 1948, 1952, 1953 и др.), Купера (Cooper, 1959), Эгера (Ager, 1956, 1958, 1962), В. П. Макридина (1964) и других, а также в последних сводках по палеонтологии («Основы палеонтологии». Мшанки, брахиоподы, 1960 и «Treatise on Invertebrate Paleontology, part H, Brachiopoda», 1965). Особенно полно изучены детали наружного строения раковины, в основном освещенные в статьях Бакмена (Buckman, 1907, 1916, 1918, 1919) и Томсона (Thomson, 1927). Для большинства морфологических структур брахиопод также разработана терминология, которая, за редкими исключениями, является общепринятой.

В настоящей работе мы приводим не полный морфологический анализ раковины мезо-кайнозойских брахиопод, а лишь углубленное изучение отдельных структур внутреннего строения, имеющих решающее значение для построения системы послепалеозойских брахиопод. К таким структурам мы относим в первую очередь ручные поддержки. В связи с тем, что раковины теребратулоидных и ринхонеллоидных брахиопод имеют существенные отличия в устройстве интересующих нас структур, их морфология будет рассмотрена отдельно для каждой группы.

### ОТРЯД TEREBRATULIDA

Наиболее важными скелетными элементами внутреннего строения теребратулоидных брахиопод являются ручные поддержки — скелетные образования, тесно связанные с важнейшим органом брахиопод — лофофором. В связи с тем, что лофофор в постэмбриональном развитии проходит сложные стадии превращения, изменяются в течении онтогенеза и известковые поддержки лофофора, у многих групп обнаруживающие сложные стадии метаморфоза, что позволяет применить в систематике этой группы онтогенетический принцип и в значительной степени приблизить систему теребратулоидных брахиопод к филогенетической системе.

Первоначально среди теребратулоидных брахиопод, имеющих ручные поддержки в виде петли, в разной степени усложненной, были выделены два существенно различающиеся морфологически типа этой структуры, имеющие к тому же разное соотношение с лофофором. Это петля теребратулоидная, состоящая из коротких нисходящих ветвей и в разной степени изогнутой поперечной ленты, выраженной в виде перемычки, соединяющей концы нисходящих лент. У современных форм такого рода



петля связана большей частью с плектолофусным лофофором. Ее нисходящие ветви поддерживают задние концы боковых лопастей лофофора, а поперечная лента является основанием, к которому прикрепляются спиральные руки. Круры, по данным Вильямса и Райта (Williams, Wright, 1961), у всех теребратулоидных брахиопод, равно как и у всех замковых брахиопод, всегда лежат в полости тела и поддерживают постеро-латеральную полосу лофофора, содержащую ротовое отверстие. Другой тип петли — теребрателлоидный — характеризуется длинными нисходящими и восходящими ветвями и поперечной лентой. Он тоже связан с плектолофусным лофофором, но длинные нисходящие и восходящие ветви в данном случае полностью поддерживают боковые лопасти лофофора.

Одновременно были отмечены существенные различия в онтогенетическом развитии этих разных типов петель. Короткая теребратулоидная петля развивается без сложных стадий метаморфоза, путем частичной резорбции первичной центропеловой петли (у палеозойских форм) или в результате соединения коротких нисходящих ветвей поперечной лентой. Петля в этом случае развивается только от кардиналия и состоит исключительно из первичных элементов (Beecher, 1893). Петля теребрателлоидного типа проходит в своем развитии сложные стадии метаморфоза и развивается как от кардиналия, так и от септы. Нисходящие ветви теребрателлоидных петель, по мнению Бичера, являются аналогами всей петли теребратулоидного типа (первичный элемент), в то время как восходящие ветви, берущие начало от септального столбика, представляющие собою вторичные элементы ручных поддержек, не имеют аналогов в известковых образованиях ручного аппарата короткопелельчатых теребратулоидных форм. Впоследствии среди этих двух основных типов петли, отличающихся как деталями строения, так и онтогенезом, был выделен ряд модификаций, но почти всеми исследователями при этом отмечались принципиальные различия между основными двумя типами строения и развития ручных поддержек, которые были положены в основу выделения крупных таксонов, вплоть до подотрядов (Muir-Wood, 1955).

Среди короткопелельчатых теребратулоидных брахиопод еще Е.-Делоншамом (Eudes-Deslongchamps, 1884) было отмечено присутствие в юрских отложениях видов, сохраняющих общий с теребратулоидными формами план строения петли, но отличающихся значительной длиной. Таковы длинные теребратулоидные петли Делоншам принимал как свидетельство связи этих форм с теребрателлоидными формами. Впоследствии детальный сравнительный анализ относительно длиннопелельчатых юрских и короткопелельчатых меловых теребратулоидов был проведен Сахни (Sahni, 1928), который считал обе эти группы близкими и резко отличающимися от теребрателлоидных форм. Из онтогенетических данных Сахни указал, что молодые юрские относительно длиннопелельчатые формы имеют короткие петли, равно как короткими петлями в молодом возрасте характеризуются и меловые короткопелельчатые формы. Относительно длинные петли юрских форм, по мнению этого автора, являются кульминационной точкой дифференциации петли мезозойских теребратулоидов.

Наиболее полно различия в строении петель юрских теребратулоидных брахиопод были рассмотрены В. П. Макридиным (1964), который среди представителей семейства Terebratulidae выделит две модификации ручных поддержек — петли короткофланговые и длиннофланговые. Для первых характерна сравнительно малая длина петли и отсутствие у нее длинных выростов — фланг, на местах соединения нисходящих ветвей и поперечной ленты. Петля второго типа имеет большую относительную длину и снабжена длинными флангами. Разные морфологические типы петель были использованы В. П. Макридиным для выделения двух новых подсемейств — *Lobothyrinae* и *Loboidothyrinae*, из которых первое ха-

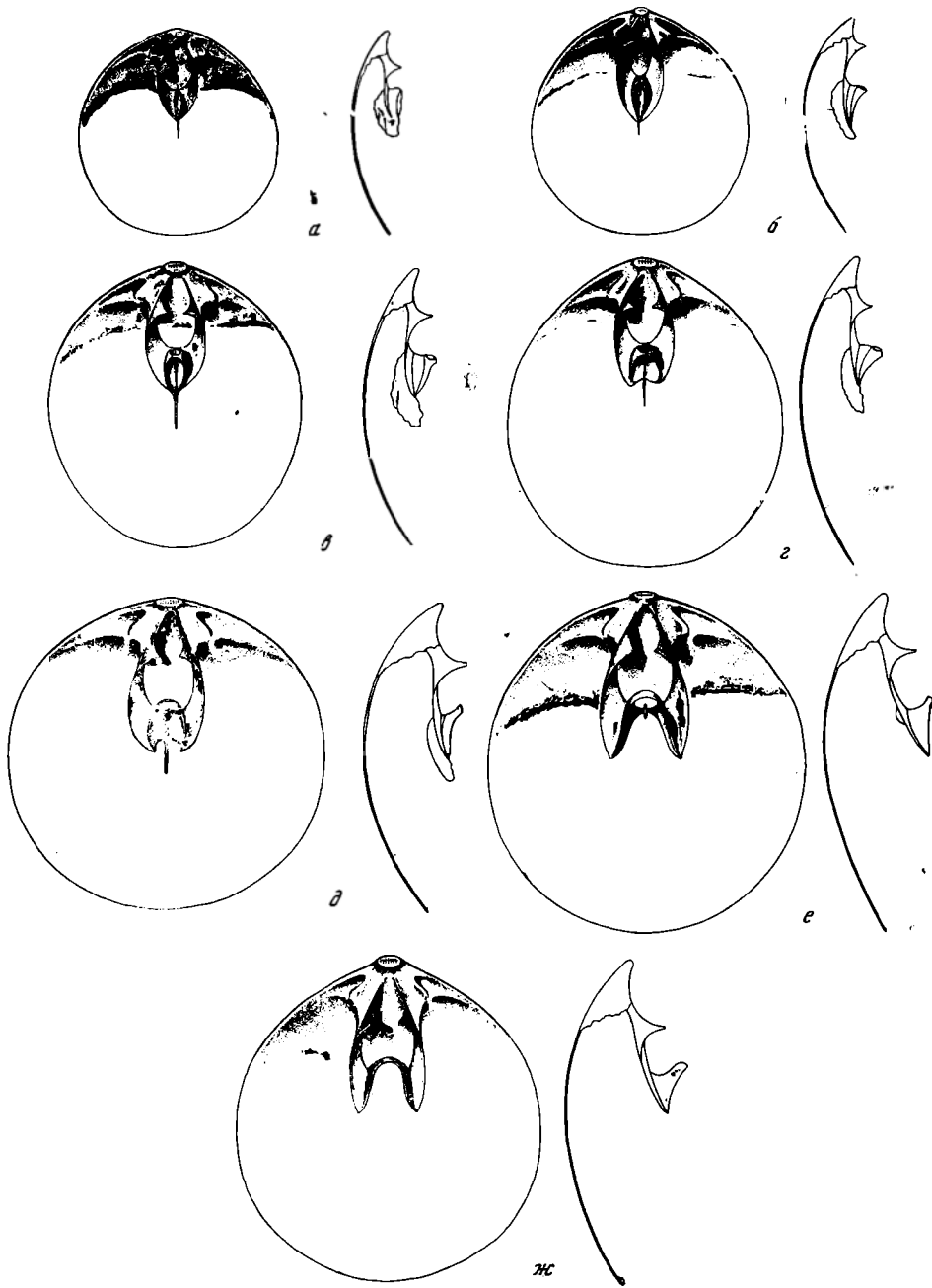


Рис. 2. Реконструкции ручного аппарата молодых экземпляров *Viligothyris viligaensis* sp. nov.

а — длина 6 мм; б — длина 6,7 мм; в — длина 8,0 мм; г — длина 8,6 мм; д — длина 9,5 мм; е — длина 10,7 мм; ж — длина 10,5 мм

рактируется короткофланговой петлей, а второе — длиннофланговой петлей. В. П. Макридин не привел фактического материала по онтогенетическому развитию ручного аппарата описанных им типов разных петель и ограничился лишь замечанием, что на юных стадиях роста раковины петля рассматриваемых Terebratulidae развивалась по единому плану,

отвечающему короткофланговому типу, а затем у ряда родов происходило быстрое нарастание флангов. Таким образом, вслед за Сахни (Sahni, 1928) В. П. Макридин полагал, что эти типы петель являются довольно близкими, их онтогенетическое развитие прямое и проходит без сложных стадий метаморфоза.

Изучение постэмбрионального развития раковин нескольких родов юрских и раннемеловых брахиопод Сибири, а также проведенные потом широкие поиски молодых особей теребратулид в мезозойских отложениях других районов и данные, полученные после их исследования показали, что типы петли теребратулоидных брахиопод В. П. Макридина имеют крайне различное постэмбриональное развитие. Некоторое сходство, наблюдаемое у взрослых короткофланговых и длиннофланговых петель теребратулоидных форм, в свете новых данных является следствием гомеоморфии в довольно сильно отдаленных генетических линиях.

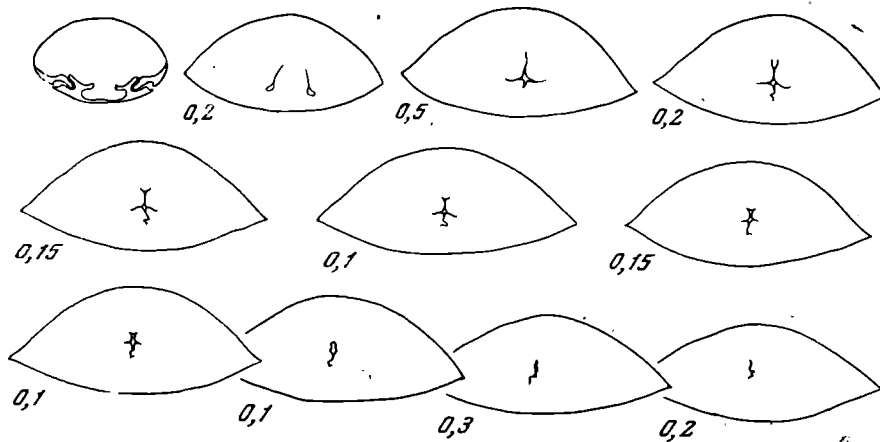


Рис. 3. Серия поперечных срезов через раковину *Viligothyris viligaensis* sp. nov. длиной 6 мм

Среди длиннофланговых форм наиболее полно постэмбриональное развитие ручных поддержек изучено у рода *Viligothyris*. Материалом для исследований послужили молодые экземпляры вида *Viligothyris viligaensis* sp. nov., собранные в приустьевой части р. Ясчан (бассейн р. Вилиги) из верхнеплинсабахских отложений. Изученный материал собран из одного прослая известковых стяжений, в котором из теребратулоидных брахиопод встречаются исключительно представители вида *V. viligaensis* sp. nov. и, следовательно, есть все основания собранные в этом прослое молодые раковины относить к этому же виду.

Наиболее молодые исследованные нами раковины имеют в длину около 4,5 мм. Несмотря на неполную сохранность их ручного аппарата самых молодых особей, что не позволяет привести его реконструкцию, эта петля может быть охарактеризована как центронелловая, с ясно выраженным, хотя и не длинным эхмидием и высокой вертикальной пластиной, простирающейся как в вентральном, так и в дорзальном направлениях. Вертикальная пластина простирается на значительное расстояние от конца эхмидия к лобному краю. Относительная длина ручных поддержек составляет несколько более половины длины раковины.

У более взрослых раковин длиной около 6 мм на гребне вентральной части вертикальной пластины появляются расходящиеся узкие пластины (рис. 2а, 3). Эхмидий по-прежнему хорошо выражен, вертикальная пластина высокая, почти в два раза длиннее эхмидия, простирается на значительное расстояние от переднего конца эхмидия к лобному краю.

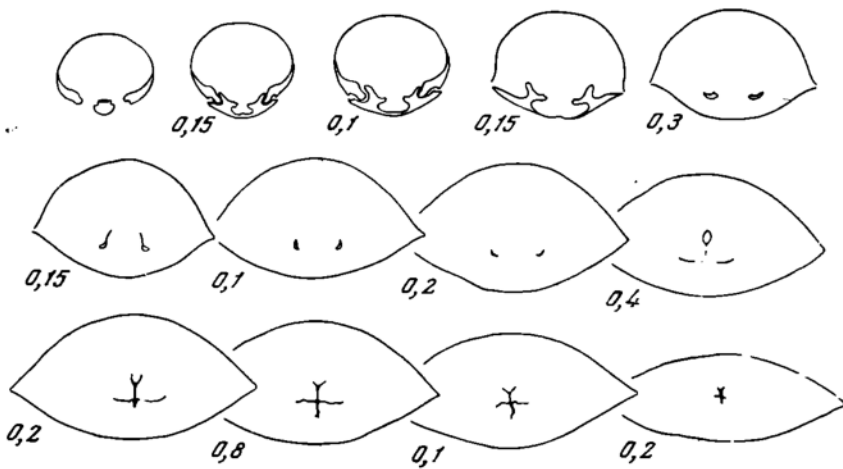


Рис. 4. Серия поперечных срезов через раковину *Viligothyris viligaensis* sp. nov. длиной 6,7 мм

Следующая стадия роста ручных поддержек характеризуется образованием перемычки, соединяющей пластины, отходящие от вентрального гребня вертикальной пластины. Эхмидий и вертикальная пластина поперечно хорошо развиты (рис. 2б, 4). Самый маленький экземпляр с соединенными пластинами имеет в длину 6,5 мм. В дальнейшем, до длины в 8—8,5 мм никаких существенных изменений в строении ручных поддержек не происходит и лишь увеличиваются в размерах вторичные образования, отходящие от вентральной части вертикальной пластины (рис. 2в, 5).

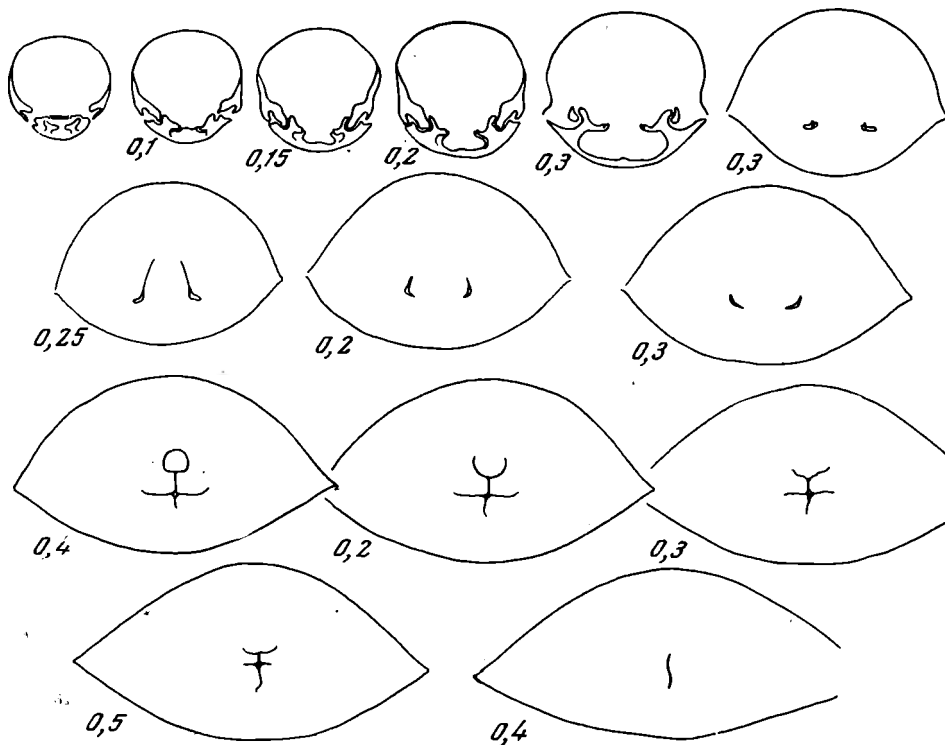


Рис. 5. Серия поперечных срезов через раковину *Viligothyris viligaensis* sp. nov. длиной 8,0 мм

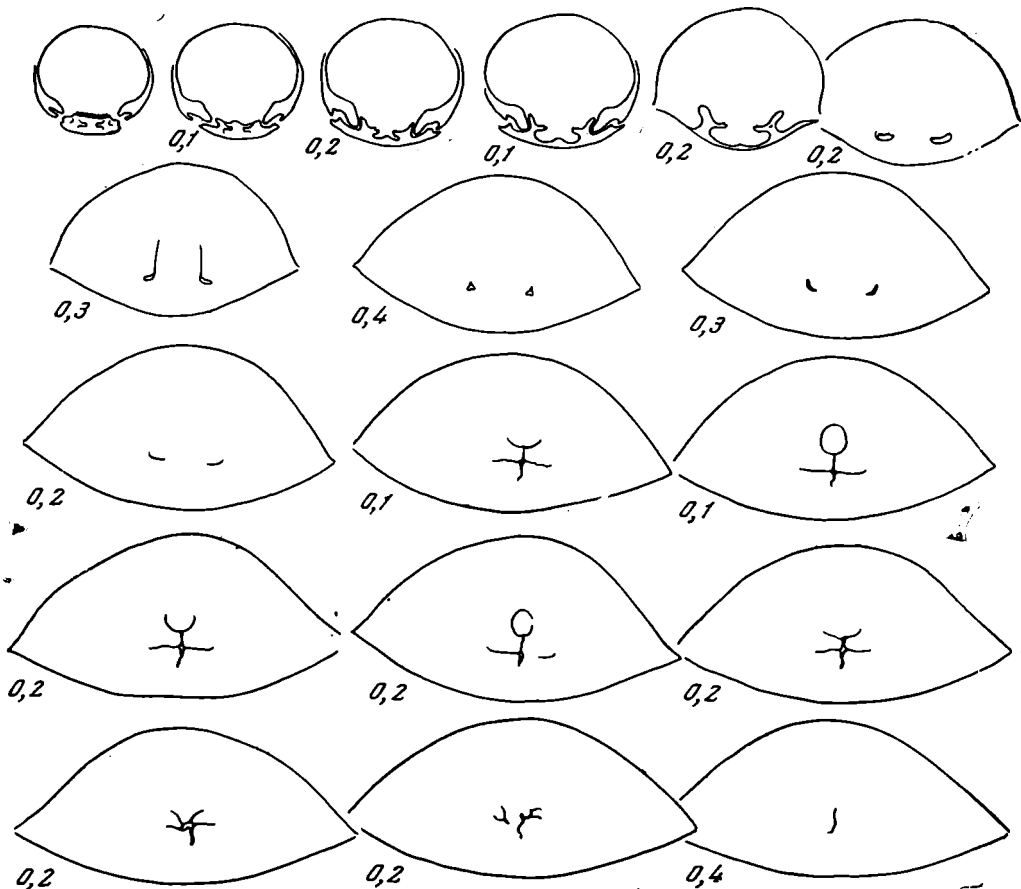


Рис. 6. Серия поперечных срезов через раковину *Viligothyris viligaensis* sp. nov. длиной 8,6 мм

Раковины длиной 8,5—9,5 мм обнаруживают расщепление эхмидия, дальнейшее увеличение вторичных элементов петли и дорзальное перемещение последних по вертикальной пластине по направлению к нисходящим ветвям (рис. 2г, 6).

Дальнейший метаморфоз петли заключается в увеличении резорбции эхмидия и миграции вторичных элементов петли в дорзальном направлении вплоть до встречи оснований вторичных элементов петли на вертикальной пластине с местами прикрепления нисходящих ветвей (рис. 2д, 7). Подобного типа петля была встречена у раковин длиной от 8,5 до 10 мм. Еще более крупные экземпляры имеют уже обособленные нисходящие ветви петли, что достигается путем дальнейшей резорбции средней части ручных поддержек, но еще сохраняются узкие ленты, соединяющие места сочленения нисходящих ветвей и вторичных элементов петли (теперь уже выраженных в виде направленной к замочному краю дуги) с дорзальной частью сильно редуцированной вертикальной пластины (рис. 2е, 8). Такого рода петли были обнаружены у экземпляров, имеющих 10—12 мм длины.

Дефинитивная стадия онтогенетического развития ручного аппарата у *Viligella viligaensis* sp. nov. достигается путем резорбции соединительных лент и остатков дорзальной части вертикальной пластины, а также увеличения длины флангов и размеров поперечной ленты. Наиболее мо-

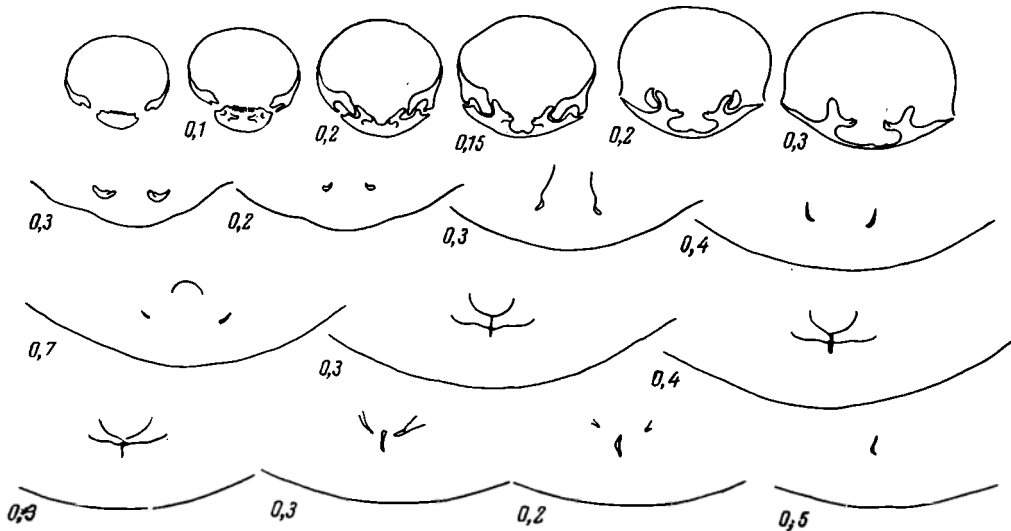


Рис. 7. Серия поперечных срезов через раковину *Viligothyris viligaensis* sp. nov. длиной 9,5 мм

лодой экземпляр, у которого были обнаружены ручные поддержки, уже сходные с таковыми взрослых особей, имеет 10,5 мм (рис. 2ж, 9), но следы соединительных лент были обнаружены и у экземпляров длиной около 13 мм.

Среди сибирских юрских теребратулид сходное развитие ручного аппарата было обнаружено у ааленского вида *Gigantothyris ochoticus* sp. nov., правда по значительно менее полному материалу. Если разные стадии роста *Viligothyris viligaensis* sp. nov. исследованы на 23 экземплярах, то онтогенез *Gigantothyris ochoticus* sp. nov. был прослежен всего

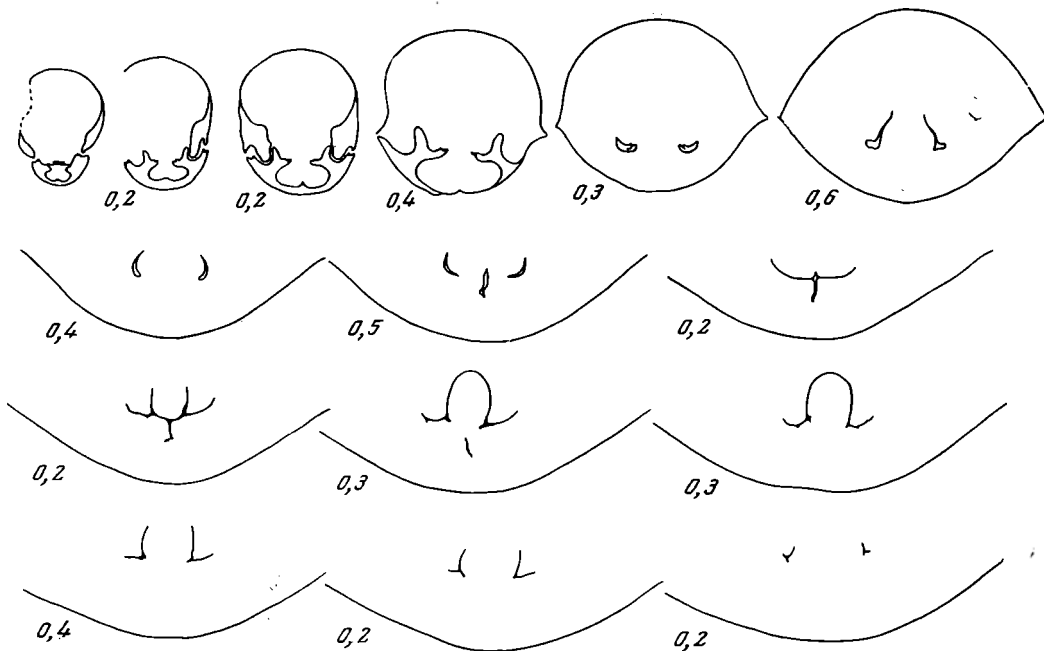


Рис. 8. Серия поперечных срезов через раковину *Viligothyris viligaensis* sp. nov. длиной 10,7 мм

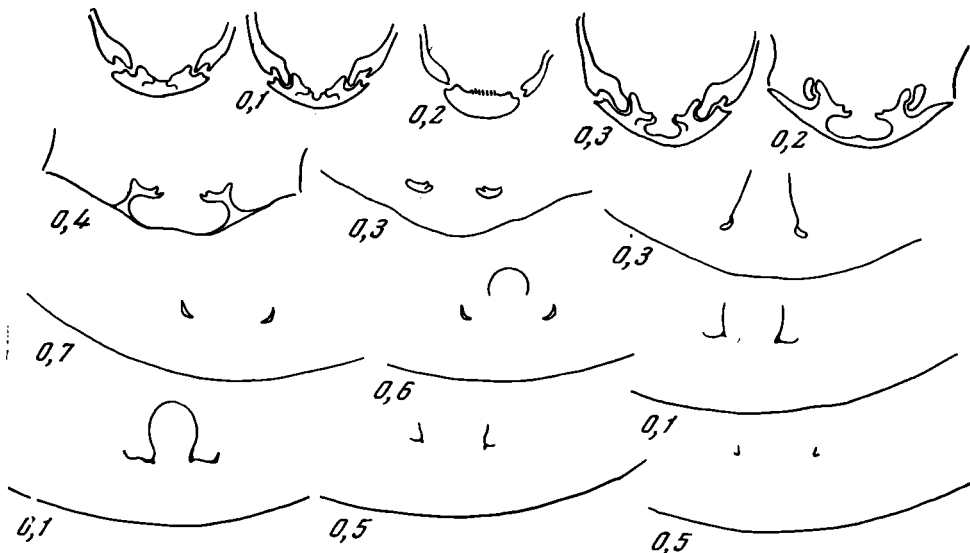


Рис. 9. Серия поперечных срезов через раковину *Viligothyris viligaensis* sp. nov. длиной 10,5 мм

по двум формам, которые имели ручные поддержки, сходные с изображенными на рис. 2д, е.

Более полно изучено постэмбриональное развитие ручных поддержек у раннемеловых представителей рода *Taimyrothyris*. Центронелловая петля с очень высокой вертикальной пластиной была обнаружена у валанжинской формы этого рода (*Taimyrothyris* sp.) длиной около 7 мм



Рис. 10. Реконструкция ручного аппарата молодого экземпляра *Taimyrothyris* sp. длиной в 7 мм

(рис. 10). Более поздние стадии развития петли встречены у пяти экземпляров *Taimyrothyris humilis* sp. nov. длиной 5,5—7,5 мм (рис. 11). Поскольку онтогенез ручных поддержек рода *Taimyrothyris* не обнаруживает существенных отличий от онтогенеза ручных поддержек рода *Viligothyris*, по-видимому, нет необходимости останавливаться на его подробном описании.

Сходный с *Viligothyris* характер постэмбрионального развития ручных поддержек имеет триасовый род *Triadithyris* Dagens. Онтогенез ручных поддержек типового вида последнего рода (*Triadithyris gregariaformis* Zugm.), изученный нами по материалу из норийско-рэтских отложений Памира, также вполне согласуется с таковым, описанным для *Viligothyris viligaensis* sp. nov. Наиболее молодые изученные особи длиной в 3—4 мм имеют центронелловую петлю с высокой вентральной пластиной, на вентральном гребне которой с возрастом происходит закладка вторичных элементов петли и их разрастание. В процессе дальнейшего роста начинается резорбция эхмидия и разделение нисходящих ветвей петли.

Совершенно иным типом постэмбрионального развития характеризуются ручные поддержки у теребратулид, имеющих короткие петли, лишенные флангов. Онтогенез ручных поддержек современных форм с такого типа петель был описан Е.-Делоншамом (Eudes-Deslongchamps, 1884) у *Gryphus vitraeus* Born. Из рисунков, приведенных Е.-Делоншамом, видно, что развитие петли у этого вида прямое, без сложных стадий метаморфоза. Первоначально появляются нисходящие ветви, которые в дальнейшем разрастаются и соединяются на концах поперечной лентой. Сходные данные были получены Штайнихом (Steinich, 1955), изучившим онтогенетическое развитие поздне мелового вида *Chatwinothyris subcardinalis* Sahni.

Древние представители короткопетельчатых форм имеют близкое, но несколько отличное постэмбриональное развитие ручных поддержек. Наиболее полно онтогенетические изменения ручных поддержек были изучены нами у *Lobothyris punctata* Sow. из нижнего плинсбаха северо-западного Кавказа. Самый молодой исследованный экземпляр длиной 2,8 мм имеет сходящиеся нисходящие ветви, которые вблизи места их соединения слегка вентрально изогнуты и несут не высокую, но отчетливую вертикальную пластину, прослеживающуюся только в вентральном направлении (рис. 12а, 13). Петля у таких особей в некоторой степени напоминает центронелловую, но здесь нет ясно выраженного эхмидия. С возрастом увеличивается вентральный изгиб нисходящих ветвей у их соединения с вертикальной пластиной и начинается резорбция переднего края петли (рис. 12б) и таким образом начинается формирование поперечной ленты. В дальнейшем расширяется поперечная лента и исчезает вертикальная пластина, причем последняя, по-видимому, не резорбируется, а расщеп-

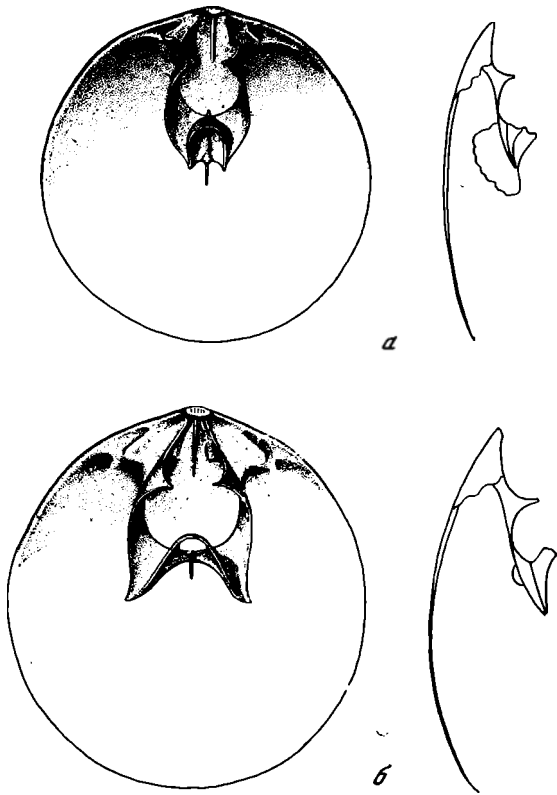


Рис. 11. Реконструкция ручного аппарата молодых экземпляров *Taimeothyris humilis* sp. nov.

а — длина 5,5 мм; б — длина 6,8 мм



ляется и ее место занимает гребнеобразный выступ на поперечной ленте (рис. 12в, 14). При последующем росте петли расширяется поперечная лента, исчезает гребневидный перегиб в ее средней части, постепенно увеличивается изгиб поперечной ленты в вентральном направлении. Развитие петли у *Lobothyris punctata* Sow. происходит на ранних стадиях и

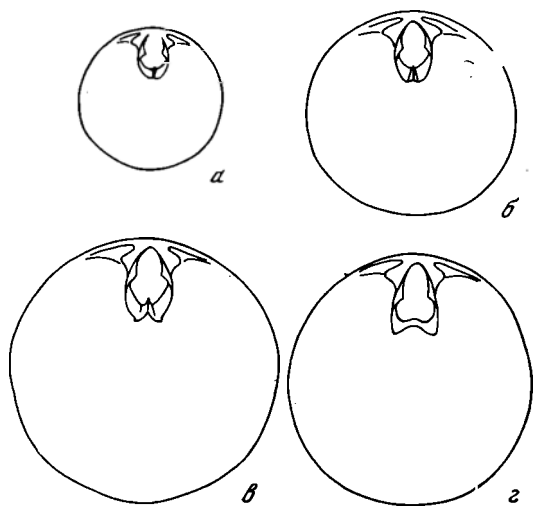


Рис. 12. Реконструкция ручного аппарата молодых экземпляров *Lobothyris punctata* (Sow.)  
а — длина 2,8 мм; б — длина 4 мм; в — длина 4,8 мм;  
г — длина 4,4 мм

экземпляры, имеющие длину 5 мм, характеризуются уже ручными поддержками, очень сходными с таковыми взрослых особей.

Практически тождественно протекает развитие ручных поддержек у рода *Stroudithyris* Buckman, которое было изучено по серии экземпляров из среднеюрских отложений северного Кавказа. Среди триасовых форм онтогенез ручных поддержек изучался нами у «*Lobothyris*» *kushlini* Dagys<sup>1</sup> из норийско-рэтских отложений Памира. На рис. 15 приведены реконструкции ручных поддержек нескольких молодых экземпляров этого вида, которые позволяют полагать, что онтогенез петли у «*Lobothyris*» *kushlini* Dagys имеет те же

тенденции, как и у *Lobothyris punctata* Sow.

Таким образом, поздне триасовые, а также ранне- и среднеюрские короткофланговые теребратулиды сохраняют еще некоторые черты сходства

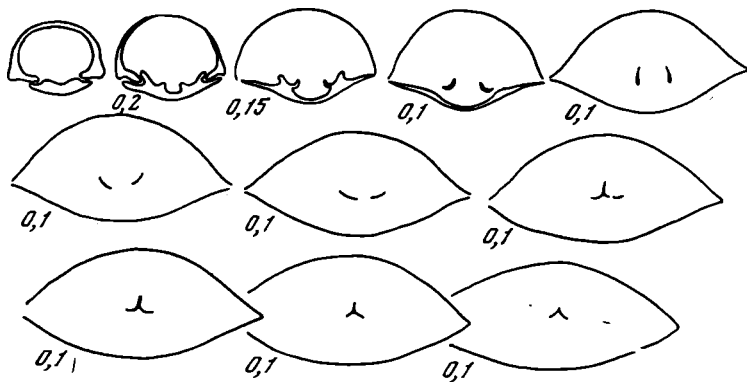


Рис. 13. Серия поперечных срезов через раковину *Lobothyris punctata* (Sow.) длиной 2,8 мм

в онтогенетическом развитии ручных поддержек с палеозойскими диелязматидами, хотя настоящая центронелловая петля у них не обнаружена и, по-видимому, отсутствует у самых молодых экземпляров. (Для сравнения на рис. 16 приведена серия реконструкций ручного аппарата молодых экземпляров *Dielasma elongata* Schloth.). В этом заключается основное раз-

<sup>1</sup> Этот вид имеет иной характер круп и замочных пластин по сравнению с типичными представителями рода *Lobothyris* Buckman, и его следует выделить в новый род.

личие между постэмбриональным развитием короткофланговых петель у раннемезозойских видов и меловых, а также современных форм.

По-видимому, утеря ранних стадий постэмбрионального развития ручных поддержек (центронелловой стадии) в результате тахигенеза, на

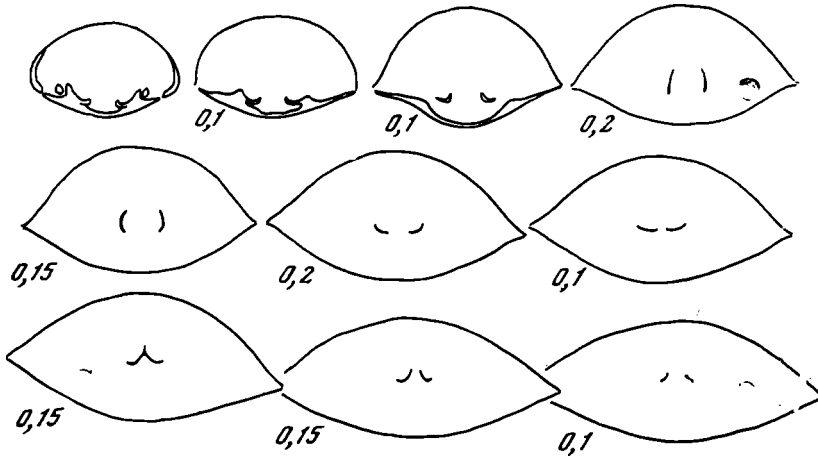


Рис. 14. Серия поперечных срезов через раковину *Lobothyris punctata* (Sow.) длиной 4,8 мм

что указывал еще Томсон (Thomson, 1927), у теребратулид происходило весьма постепенно, на протяжении длительного промежутка времени.

Как видно из приведенных данных по онтогенезу ручных поддержек короткофланговых и длиннофланговых теребратулид, эти формы, обладая минимальными различиями в морфологии взрослых раковин, имеют

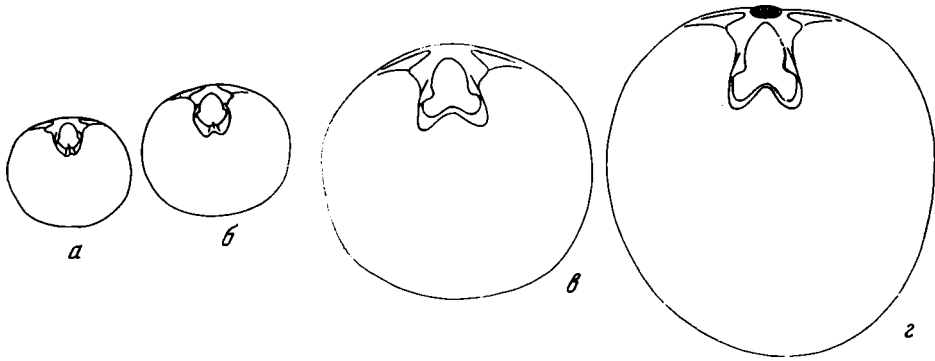


Рис. 15. Реконструкции ручного аппарата молодых экземпляров «*Lobothyris kushlini* Dagys

а — длина 3,0 мм; б — длина 3,4 мм; в — длина 6,0 мм; г — длина 10 мм

разные типы постэмбрионального развития петель. Основное различие заключается в том, что формы с короткофланговыми петлями имеют ручные поддержки, состоящие исключительно из первичных элементов, как это предполагалось Бичером (Becher, 1893) для всех теребратулоидных форм, тогда как длиннофланговые теребратулиды, наряду с первичными элементами, представленными нисходящими ветвями, имеют отчетливые вторичные элементы, зарождающиеся на вентральном гребне вертикальной пластины. Последние, насколько можно судить по характеру их образо-

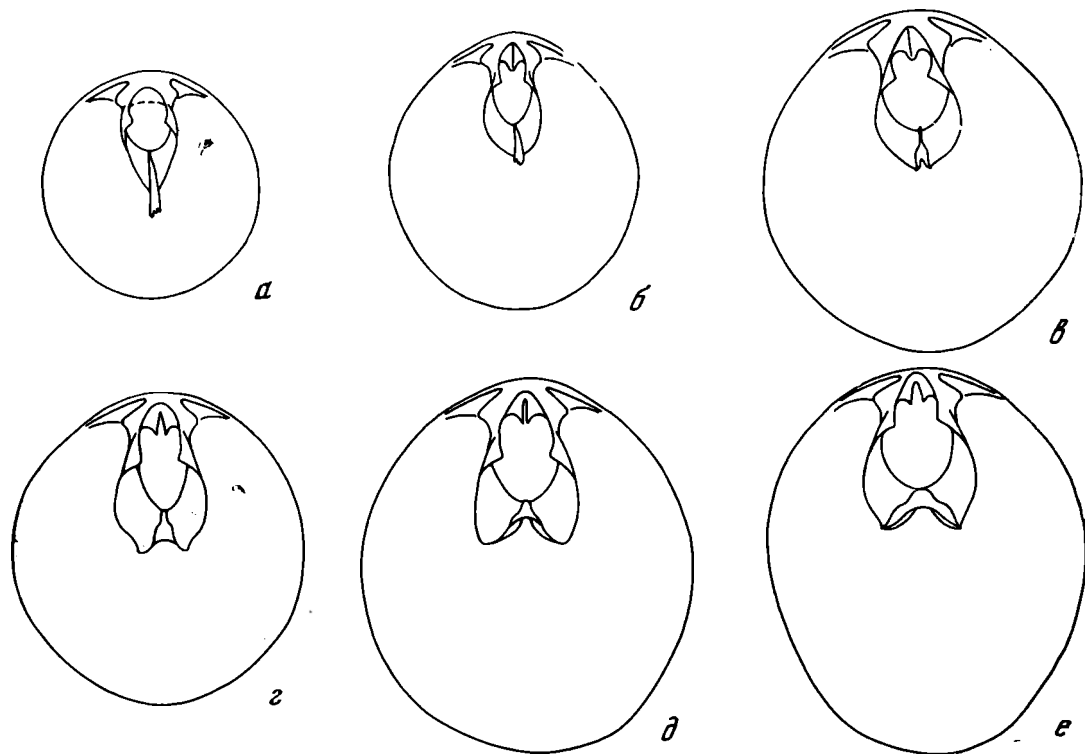


Рис. 16. Реконструкции ручного аппарата молодых экземпляров *Dielasma elongata* Schloth. Тюрингия, Цехштөйи

а — длина 4,1 мм; б — длина 5,0 мм; в — длина 6,4 мм; г — длина 5,7 мм; д — длина 7,3 мм; е — длина 7,7 мм

вания, являются гомологичными восходящим ветвям теребратулоидных форм. Весьма важным отличием в онтогенезах ручных поддержек рассматриваемых групп теребратулидных брахиопод является степень развития и характер вертикальной пластины. У короткофланговых форм она выражена очень слабо, простирается в вентральном направлении и известна только у древних представителей, тогда как у длиннофланговых форм вертикальная пластина достигает больших размеров и прослеживается от ручных поддержек как в вентральном, так и дорзальном направлении. К рассмотрению этой важнейшей особенности молодой петли длиннофланговых форм мы еще вернемся при сравнительной характеристике теребратулоидных и теребрателлоидных брахиопод.

Последнее существенное отличие между короткофланговыми и длиннофланговыми теребратулидами заключается в разных темпах прохождения постэмбрионального развития. Если, вслед за Еллиоттом (Elliott, 1952), это выразить в виде отношения длины молодой раковины, когда петля достигает облика взрослых ручных поддержек, к средней длине взрослых особей, то получающиеся величины, которые мы называем коэффициентом темпа постэмбрионального развития, обнаруживают существенные различия в рассматриваемых группах. У короткофланговых теребратулоидных форм этот коэффициент равен 0,1—0,16 для раннемезозойских форм и, по-видимому, значительно меньше для меловых и современных видов. Длиннофланговые формы имеют коэффициент темпа постэмбрионального развития значительно больший, притом он довольно стабильный и как у триасовых (род *Triadythyris*), так и у меловых (род *Tai-myrothyris*) форм равен около 0,30—0,35.

В заключение анализа ручных поддержек теребратулоидных брахиопод следует остановиться на вопросах взаимоотношения разных петель с лофофором. Короткофланговые формы живут в современных морях и имеют плектолофусный лофофор (роды *Gryphus* Megerle, *Abyssothyris* Thomson и др.). Ископаемые формы, вероятно, тоже имели сходный лофофор, но не исключена возможность, что на подобного типа поддержках мог развиваться и иного характера лофофор, как резонно было отмечено Вильямсом (Williams, 1956) для палеозойских диелезматид. Онтогенез ручных поддержек короткофланговых теребратулид (например *Lobothyris punctata* Sow.) более или менее уверенно позволяет предполагать наличие лишь шизолофусного лофофора у наиболее молодых исследованных экземпляров. На возможность появления такого типа лофофора указывает вертикальная пластина, разделявшая, по-видимому, генеративные зоны шизолофусного лофофора (Stehli, 1956). Но стадию шизолофусного лофофора проходят все более сложные лофофоры, и, следовательно, он не может служить даже косвенным указанием характера взрослого лофофора.

Представители длиннофланговых теребратулид в современных морях не известны и тем не менее, благодаря имеющимся полным данным по онтогенезу ручных поддержек у этих форм, можно утверждать, что они связаны с плектолофусным лофофором. Благодаря работам Бичера (Becher, 1897), Еллиотта (Elliott, 1948), Стели (Stehli, 1956), Вильямса (Williams, 1956) и многих других исследователей в настоящее время довольно полно освещена связь разных модификаций лофофора с соответствующими изменениями в постэмбриональном развитии ручных поддержек у современных форм и приведены интерпретации подобных связей у ископаемых представителей отряда Terebratulida. Основываясь на этих данных, можно полагать, что наиболее молодая центронелловая петля длиннофланговых форм соответствует шизолофусному лофофору, имевшему вид овала с вырезкой в передней части, которую занимала вентральная часть вертикальной пластины. Появление вторичных элементов ручных поддержек свидетельствует об углублении и округлении передней вырезки, начале обособления боковых рук и образовании циголофусного типа лофофора. Разрастание вторичных элементов петли и резорбция, приводящая к отделению нисходящих ветвей, сопровождалась развитием спиральных рук и превращением циголофусного лофофора в плектолофусный. Взрослый лофофор был плектолофусным, но его соотношение с ручными поддержками было, по-видимому, отличным от известного как у короткофланговых теребратулид, так и длиннопетельчатых теребрателлид.

Наиболее вероятно, что соотношение ручных поддержек и лофофора у длиннофланговых форм было такое же, как и у девонского рода *Cimcinnella* Schmidt, в трактовке Вильямса и Райта (Williams, Wright, 1961). По-видимому, длинные фланги петли поддерживали сильно сближенные боковые руки лофофора, имевшие скорее единственный брахиальный канал. Данные по онтогенезу ручных поддержек длиннофланговых теребратулид не противоречат подобным построениям.

Одним из наиболее сложных и неясных вопросов системы и филогении брахиопод отряда Terebratulida является происхождение надсемейства Terebratellaceae и его положение в системе. Обычно появление теребрателляций связывают с семейством Zeilleridae (Muir-Wood, 1955; Stehli, 1956; Elliott, 1957), но отсутствие детальных исследований по постэмбриональному развитию ручных поддержек цейллерид давало возможность высказывать лишь предположения, основанные на морфологическом сходстве взрослых особей, не доказанные наиболее важными онтогенетическими данными.

Первые неполные данные по развитию петли триасового представителя рода *Zeilleria* Bayle (*Z. moisseievi* Dagys) были опубликованы нами (Дагис, 1958). В настоящее время, на основании изучения онтогенеза

ряда поздне триасовых и лейасовых видов рода *Zeilleria*, получены значительно более обширные сведения об онтогенезе ручных поддержек этого рода, позволившие достаточно детально осветить основные закономерности роста петли этого своеобразного и еще недостаточно изученного семейства. Наиболее исчерпывающие сведения получены в результате изучения молодых особей *Zeilleria bukowski* Bittner из норийско-рэтских отложений Северного Кавказа. Самый молодой исследованный экземпляр, длиной около 2,5 мм, имеет длинные, ориентированные почти

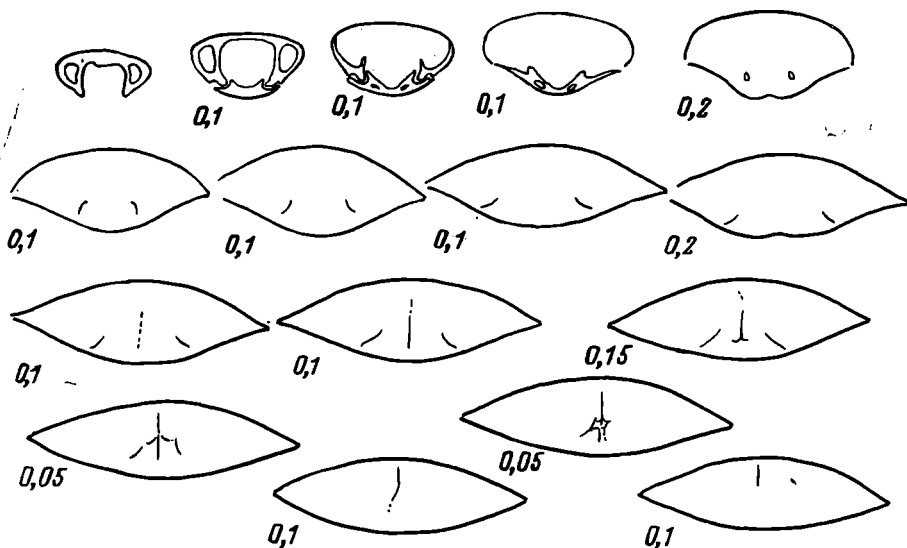


Рис. 17. Серия поперечных срезов через *Zeilleria bukowski* Bitt. длиной 2,5 мм

перпендикулярно к поверхности спинной створки, нисходящие ленты, прикрепленные на концах к высокой вертикальной пластине. В принципе подобная петля является центронелловой, но ее детали не ясны ввиду плохой сохранности исследованного материала. Вертикальная пластина в передней части выступает и в дорзальную сторону, но никакой связи с дном створки не обнаружено (рис. 17). Более взрослая петля, встреченная у раковин длиной 2,5—3 мм, уже имеет на вентральном гребне вертикальной пластины довольно большой капюшон с резорбированным задним концом. Вертикальная пластина по-прежнему высокая, никаких следов соединения с септой, несмотря на многочисленность исследованных форм и прекрасную сохранность материала, не обнаружено (рис. 18а, 19). С ростом происходит разрастание капюшона, его миграция дорзально на вертикальной пластине и соответственно резорбция последней. Одновременно идет расщепление передней части капюшона, а после соединения последнего с нисходящими ветвями начинается процесс разделения ручных поддержек в плоскости симметрии раковины (рис. 18б—г). Подобного типа петли были обнаружены у особей длиной 3—3,7 мм.

Дальнейший метаморфоз ручных поддержек идет в сторону разрастания восходящих ветвей и одновременной их резорбции. Начало резорбции восходящих ветвей связано с появлением лакун (рис. 18д, 20), увеличение которых приводит к отделению восходящих ветвей от нисходящих (рис. 18е). Формирование восходящих ветвей у *Zeilleria bukowski* происходит при длине раковин в 3,5—4 мм. Следующая стадия развития ручных поддержек зафиксирована у экземпляра длиной в 4,5 мм (рис. 18ж, 21). Этот экземпляр имеет уже относительно узкие восходящие ветви и в значительной степени резорбированные нисходящие ветви, которые

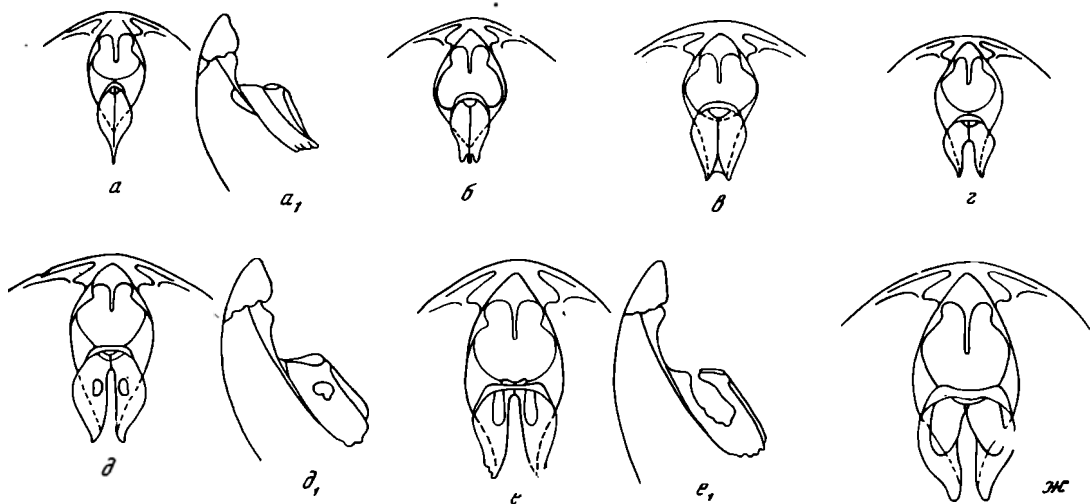


Рис. 18. Реконструкции ручного аппарата молодых экземпляров *Zeilleria bukowski* Bitt.

а — длина 2,8 мм; б — длина 3,3 мм; в — длина 3,5 мм; г — длина 3,0 мм; д — длина 3,7 мм; е — длина 3,9 мм; ж — длина 4,5 мм

соединены только на небольшом промежутке. Полное разделение нисходящих ветвей и утоньшение петли в целом приводит к образованию взрослой петли, которой характеризуются особи, имеющие в длину более 4,5 мм.

Аналогичным онтогенезом ручных поддержек характеризуется другой триасовый вид — *Zeilleria moisseievi* Dagys. Отдельные стадии развития петли были получены также после изучения *Zeilleria* sp. из лейасовых отложений Северо-Западного Кавказа, которые полностью совпадают с приведенными выше данными по онтогенетическому развитию *Zeilleria bukowski* Bittner.

При рассмотрении общего хода постэмбрионального развития петли у рода *Zeilleria* выявляется одна важная особенность, а именно очень

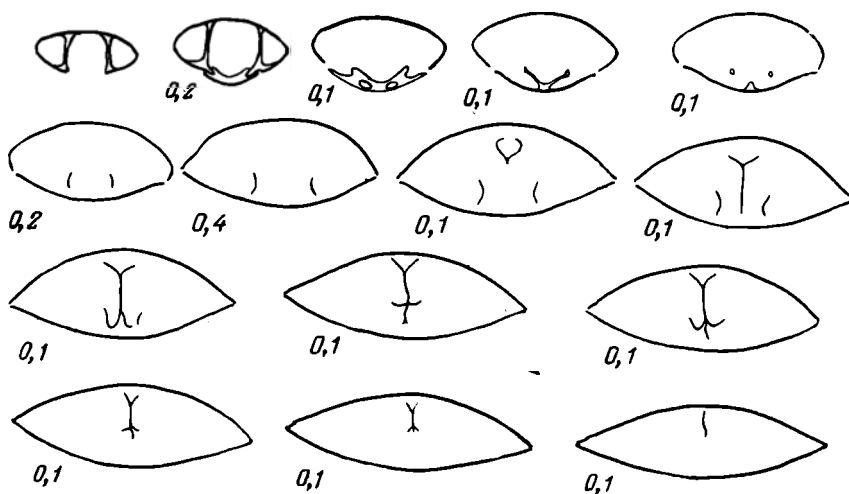


Рис. 19. Серия поперечных срезов через раковину *Zeilleria bukowski* Bitt. длиной 2,8 мм

большое сходство в последовательности и характере онтогенетических изменений у рода *Zeilleria* и древнейшего среди Terebratellaceae семейства — Dallinidae. Отличие намечается только в начальных стадиях роста.

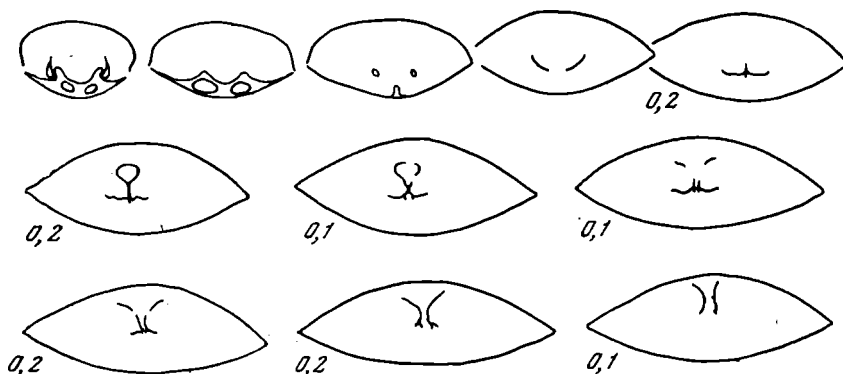


Рис. 20. Серия поперечных срезов через раковину *Zeilleria bukowski* Bitt. длиной 3,7 мм

У настоящих Dallinidae первым элементом ручных поддержек, появляющимся на начальных стадиях роста, является септальный столбик, к которому в дальнейшем присоединяются нисходящие ветви, а на вентральном гребне происходит закладка восходящих ветвей в виде капюшона. У *Zeilleria* на наиболее ранних стадиях, которые удалось изучить,

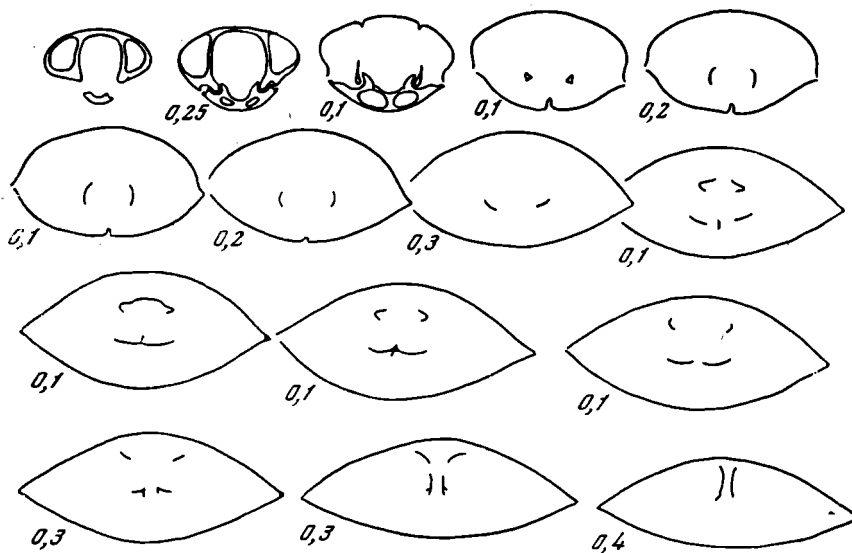


Рис. 21. Серия поперечных срезов через раковину *Zeilleria bukowski* Bitt. длиной 4,5 мм

имеются уже сформированные нисходящие ветви, которые крепятся к высокой вертикальной пластине. Возникновение вторичных элементов у этого рода происходит на вентральной части вертикальной пластины. В дальнейшем развитие ручного аппарата у даллинид и рода *Zeilleria* идет сходным образом и в онтогенезе последнего можно узнать все стадии, характерные для семейства Dallinidae. Поздняя прекампагиформная стадия

*Zeilleria bukowski* Bitther изображена на рис. 18а, кампагиформная — рис. 18б, в, г, френулиформная — рис. 18д, теребраталиформная — рис. 18ж.

Нашими исследованиями неохваченными остаются наиболее молодые стадии развития петли рода *Zeilleria*, в связи с чем не исключена возможность, что первоначально вертикальная пластина образовалась как септа, которая была затем сразу в значительной степени резорбирована после закладки нисходящих ветвей, но это маловероятно. Вертикальная пластина у молодых раковин *Zeilleria* и септальный столбик у *Dallinidae* являются, по-видимому, гомологичными образованиями и соединение

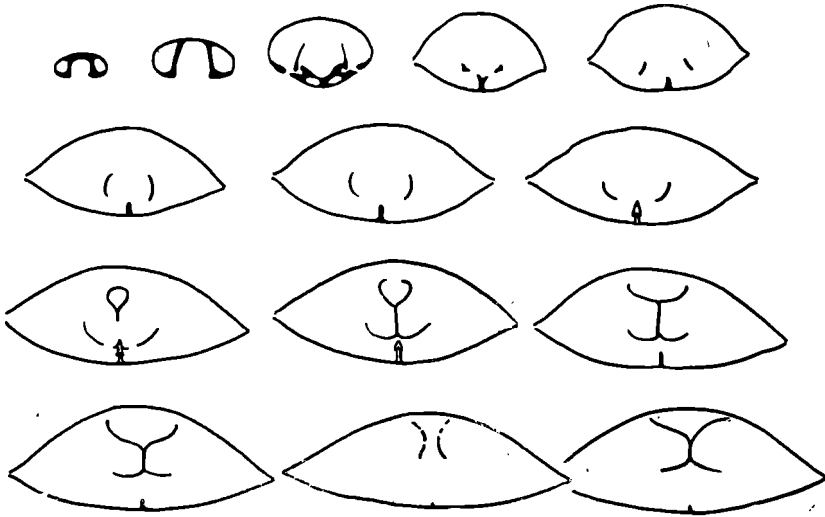


Рис. 22. Серия поперечных срезов через раковину *Aulacothyropsis* sp. длиной 2,3 мм

петли с дном створки у *Dallinidae* скорее всего произошло в результате слияния вертикальной пластины и септальных образований или же в итоге сильного разрастания вертикальной пластины, которая могла достигнуть спинной створки и срастись с последней. Подобные следы срастания вертикальной пластины и септы отмечаются в литературе. В. П. Макридин (1984) приводит данные Ю. И. Каца, обнаружившего на поперечных срезах утолщения и искривления на месте перехода септы в вертикальную пластину у мелового даллинидного рода *Kafirnigania*. Вентральная часть септы у этого рода, соответствующая вертикальной пластине, имеет отчетливые шипы, которые отсутствуют на дорзальной части септы. Двойственный характер септы достаточно хорошо виден на поперечных срезах рода *Vandobiella* Pojariskaja (Пожариская, 1966). Ясные следы соединения септы и вентральной пластины наблюдались нами у древнейших даллинид — рода *Aulacothyropsis* Dagys (рис. 22). По-видимому, поначалу эти явления срастания были случайны, как у диелязма-тоидного рода *Rhaetina* (Дагис, 1958), который в отдельных случаях имеет ручные поддержки, соединенные с дном створки на молодых стадиях. Дополнительные исследования онтогенетического развития рода *Rhaetina* показали, что сильное разрастание вертикальной пластины и слияние с дном спинной створки встречается у всех видов этого рода на самых разных стадиях превращения центронелловой петли в петлю диелязма-тоидную. Количество молодых экземпляров с прикрепленными вертикальными пластинами не зависит от видовой принадлежности и в отдельных пробах варьирует от 3 до 35% по отношению к общему числу молодых особей.





































































































































































































































































































































































































