

УДК 564.8

ГОРЯНСКИЙ В. Ю., ПОПОВ Л. Е.

МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ БЕЗЗАМКОВЫХ БРАХИОПОД С КАРБОНАТНОЙ РАКОВИНОЙ

Обсуждается необоснованность объединения в классе *Inarticulata* форм с известковой и фосфатно-кальциевой раковиной. Устанавливается новый класс *Lingulata*, включающий формы с хитиново-фосфатной раковиной. В классе *Inarticulata* сохраняются три отряда с известковой раковиной: *Craniida* и два новых отряда — *Craniopsida* и *Trimerellida*. Систематическое положение отряда *Kutorginida* остается неопределенным.

В современных системах классификации типа *Brachiopoda* формы с карбонатной раковиной, как правило, мозаично распределяются в составе таксонов, включающих наряду с ними более разнообразные беззамковые брахиоподы с фосфатно-кальциевой раковиной. Традиционно низкая оценка таксономического значения такого признака, как химический состав раковины, однако, не подтверждается последними биохимическими исследованиями М. Юп [10, с. 172]. Она обнаружила, что «в высшей степени невероятно, чтобы карбонатная раковина с характерным для нее составом протеинов, например *Crania* или вымершие формы с карбонатной раковиной в составе отряда *Lingulida*, могла возникнуть путем постепенных мутационных перестроек из предковой группы, имевшей набор протеинов, характерных для фосфатно-кальциевой раковины». Я. И. Старобогатов [5] также указывает на фундаментальные отличия между беззамковыми брахиоподами с фосфатно-кальциевой раковиной и брахиоподами с карбонатной раковиной во многих аспектах анатомии и онтогенеза. Рассмотрим их подробнее.

Целом. Обычная точка зрения [9, 11], что целомическое пространство в лофофоре представляет собой протоцель и мезоцель, а целомическое пространство ножки, полости тела и мантии отвечает метацелю, справедлива только для лингулид и акротретид, но может оспариваться для краниид и замковых брахиопод. Для класса *Articulata* важными представляются данные об онтогенезе видов *Terebratella inconspicua* Sowerby и *Notosaria nigricans* (Sowerby), приведенные Е. Персивалем [14, 15], проследившим полный цикл развития этих видов от начала дробления яйца до метаморфоза после прикрепления личинки. У личинок обоих видов хорошо различимы два парных целомических мешка. Передняя пара (мезоцель) находится в пределах переднего отдела и мантийных складок, а задняя пара (метацель) располагается в ножном участке тела.

У *Crania*, по мнению Старобогатова [5], большая часть полости тела, так же как и целомического пространства ручного аппарата, соответствует мезоцелю, а метацелю отвечает небольшое замкнутое целомическое пространство в задней части тела, так называемая анальная камера [6], и таким образом кранииды сохраняют во взрослом состоянии подразделение целомического пространства, характерное для личинок замковых брахиопод и утрачиваемое последними в процессе метаморфоза. Приведенные наблюдения позволяют провести гомологию между ножкой замковых брахиопод и анальной папиллой краниид.

Данные Персиваля в последнее время оспариваются В. В. Малаховым [3], поскольку у изученных им экземпляров личинок *Snismatocent-*

rum sakhalinensis parvum *Zezina* целѳм не подразделен на отделы. Следует, однако, отметить, что эти наблюдения основываются лишь на изучении экземпляров, извлеченных из выводковой камеры взрослых особей. Поэтому итерпретация подразделения целомического пространства, основанная на данных Персиваля и Старобогатова, вряд ли может быть поставлена под сомнение при современном уровне знаний о начальных стадиях онтогенеза брахиопод и имеет по крайней мере равные права на существование с традиционными представлениями. Она позволяет объяснить ряд сходных особенностей в анатомии краний и замковых брахиопод (например, тот факт, что гонады у обеих групп располагаются в целомических каналах мантии, в то время как у лингулид и акротретид — в перитонеальных перегородках), но, к сожалению не может быть проверена данными об онтогенезе краний.

Принятие изложенной концепции о подразделении целомического пространства у краний и замковых брахиопод означает, что раковина, мантия и мускулатура, управляющая движениями створок, у них являются производными мезосомы, в то время как аналогичные образования у брахиопод с фосфатно-кальциевой раковиной (лингулид и акротретид) — производные метасомы.

Онтогенез современных лингулид известен по работе Н. Ятсу, а наиболее полные сведения об онтогенезе современных дисцинид содержатся в исследованиях Ш. Чуанга [7]. Обе группы характеризуются планктотрофными личинками с длительной пелагической стадией, на которой они уже имеют лофофор и раковину. Мантийные складки развиваются без поворота, а при переходе к бентосному образу жизни животное прикрепляется ножкой — выростом ветральной лопасти мантии. Неоднократно отмечалось сходство личинок акротретид и лингулид, с одной стороны, и личинки форонид — актинотрохи — с другой [3, 9]. Для лингулид установлен схизоцельный способ образования целома.

У замковых брахиопод пелагическая стадия онтогенеза крайне непродолжительна; личинка — цефалула лейцитотрофная; развитие мантийных складок происходит с поворотом; при переходе к бентосному образу жизни она прикрепляется дистальным концом заднего сегмента тела, который преобразуется в хрящевой тяж — ножку. Раковина и лофофор формируются уже после осаднения личинки. Личинка замковых брахиопод может быть сопоставлена лишь с ранней актинотрохой форонид, до образования у последней метасомального выступа [3, 5]. Несмотря на значительные вариации в способах образования целома у замковых брахиопод [2], О. М. Иванова-Казас [4] склоняется к мнению, что, за единичными исключениями, у представителей этого класса, для которых прослежен эмбриогенез, он приближается к энтероцельному.

Химический состав раковины. Существующие филогенетические построения, согласно которым беззамковые брахиоподы с карбонатной раковиной возникали несколько раз от предков с фосфатно-кальциевой раковиной, нельзя признать убедительными, поскольку в них отсутствуют объяснения механизма преобразования химического состава раковины и ее структуры и нет примеров филогенетических рядов, иллюстрирующих возможность такого перехода [18, 21]. В то же время биохимические исследования Юп [10] свидетельствуют о значительной генетической дистанции между группами брахиопод с различным химическим составом раковины. По ее мнению, наиболее вероятным представляется возникновение системы протеинов, характеризующей карбонатную раковину, из системы протеинов периостракума, а следовательно, дивергенция групп брахиопод, различающихся по химическому составу раковины, должна была произойти еще до приобретения ими минерализованной раковины.

Пищеварительный тракт, латеральные мезентерии. Старобогатов обратил внимание на то, что U-образный пищеварительный тракт и переднее положение ануса у лингулид и акротретид могут рассматриваться как следствие погружения срединных частей целома и кишечника в инвагинацию вентральной стенки тела (метасомальный выступ), анало-

гично фороидам [4]. Таким образом, значительная часть тела (а не только ножка, как предполагал И. Егерстен [9]) гомологична с метасомальным выступом фороид, а латеральные мезентерии последних — гастропариетальным и илеопариетальным перегородкам лингулид и акротретид. Примечательно, что в обоих случаях гонады локализуются в перитонеальных перегородках.

У *Scania* метасомальный выступ отсутствует и пищеварительный тракт ориентирован медиально, а анус имеет постеромедиальное положение. Поэтому объяснить возникновение у них илеопариетальных перегородок по аналогии с лингулидами и акротретидами не представляется возможным. Слепой кишечный тракт у замковых брахиопод возник, скорее всего, как пedomорфное образование. При этом интересно отметить наличие слепого пищеварительного тракта на наиболее ранних из известных стадий онтогенеза у *Scania*. Появление гастропариетальных перегородок у замковых брахиопод (у *Scania* они отсутствуют), возможно, коррелятивно связано с возникновением слепого кишечника.

Нервная система. Несмотря на недостаточную изученность нервной системы у замковых брахиопод, имеется ряд существенных различий между ними и беззамковыми брахиоподами с фосфатно-кальцевой раковиной. У последних она локализуется в базальной части эпидермиса, а не в соединительной ткани, как у замковых брахиопод, образуются только один субэнтерический ганглий [8], различен характер иннервации ножки и раковинной мускулатуры. Нервная система краниид, как и у лингулид и акротретид, локализована в базальной части эпидермиса, отсутствует супраэнтерический ганглий. В то же время у *Scania* отсутствует краевой мантийный нерв, а субэнтерический ганглий парный и расположен в эпидермисе боковой стенки тела [6, 3, 11].

Как следует из приведенного обзора, имеются веские доводы в пользу полифилетического происхождения типа *Brachiopoda* в общепринятом его объеме. Среди них наиболее существенными представляются: а) различное подразделение целомического пространства, позволяющее считать мантию и раковину у брахиопод с карбонатной раковиной и беззамковых брахиопод с фосфатно-кальцевой раковиной не гомологичными, а аналогичными образованиями; б) различия в системах протеинов, характеризующих карбонатную и фосфатную раковины, указывают на то, что минерализованная раковина в каждом из двух случаев возникла уже после дивергенции; в) различия в анатомии указывают на то, что отделение предков замковых брахиопод и краниид от остальных лофофорат произошло еще до приобретения последними метасомального выступа. Имеются также заметные отличия в онтогенезе, строении пищеварительного тракта, нервной системы; ножка у лингулид и акротретид функционально эквивалентна, но не гомологична ножке замковых брахиопод. Все эти данные указывают на обособленное положение лингулид и акротретид по отношению к остальным брахиоподам и позволяют поставить вопрос о правомерности объединения всех их в составе одного типа.

Доводы в пользу монофилетического происхождения брахиопод с наибольшей полнотой рассматривались недавно А. Роуэллом [18], обратившим внимание на ряд сходных признаков, которые он рассматривал как синапоморфные. Наиболее существенным среди них следует считать большое сходство в строении лофофора у всех групп брахиопод при значительных отличиях от остальных лофофорат. Возможно два альтернативных объяснения этого сходства: либо тип лофофора, наблюдаемый у современных брахиопод, унаследован от их общих предков, либо это удивительный пример конвергенции.

Другая группа признаков связана со строением раковины: а) наличие раковины, выделяемой вентральной и дорсальной лопастями мантии, б) присутствие целомических каналов в мантии, в) развитие ресничек вдоль мантийного края. Гомология этих признаков у групп брахиопод с различным химическим составом раковины ставится нами под сомнение на основании наблюдений Персиваля.

гично форонидам [4]. Таким образом, значительная часть тела (а не только ножка, как предполагал И. Егерстен [9]) гомологична с метасомальным выступом форонид, а латеральные мезентерии последних — гастропариетальным и илеопариетальным перегородкам лингулид и акротретид. Примечательно, что в обоих случаях гонады локализуются в перитонеальных перегородках.

У *Scania* метасомальный выступ отсутствует и пищеварительный тракт ориентирован медиально, а анус имеет постеромедиальное положение. Поэтому объяснить возникновение у них илеопариетальных перегородок по аналогии с лингулидами и акротретидами не представляется возможным. Слепой кишечный тракт у замковых брахиопод возник, скорее всего, как пedomорфное образование. При этом интересно отметить наличие слепого пищеварительного тракта на наиболее ранних из известных стадий онтогенеза у *Scania*. Появление гастропариетальных перегородок у замковых брахиопод (у *Scania* они отсутствуют), возможно, коррелятивно связано с возникновением слепого кишечника.

Нервная система. Несмотря на недостаточную изученность нервной системы у замковых брахиопод, имеется ряд существенных различий между ними и беззамковыми брахиоподами с фосфатно-кальциевой раковиной. У последних она локализуется в базальной части эпидермиса, а не в соединительной ткани, как у замковых брахиопод, образуется только один субэнтерический ганглий [8], различен характер иннервации ножки и раковинной мускулатуры. Нервная система краниид, как и у лингулид и акротретид, локализована в базальной части эпидермиса, отсутствует супраэнтерический ганглий. В то же время у *Scania* отсутствует краевой мантийный нерв, а субэнтерический ганглий парный и расположен в эпидермисе боковой стенки тела [6, 3, 11].

Как следует из приведенного обзора, имеются веские доводы в пользу полифилетического происхождения типа *Brachiopoda* в общепринятом его объеме. Среди них наиболее существенными представляются: а) различное подразделение целомического пространства, позволяющее считать мантию и раковину у брахиопод с карбонатной раковиной и беззамковых брахиопод с фосфатно-кальциевой раковиной не гомологичными, а аналогичными образованиями; б) различия в системах протеинов, характеризующих карбонатную и фосфатную раковины, указывают на то, что минерализованная раковина в каждом из двух случаев возникла уже после дивергенции; в) различия в анатомии указывают на то, что отделение предков замковых брахиопод и краниид от остальных лофофорат произошло еще до приобретения последними метасомального выступа. Имеются также заметные отличия в онтогенезе, строении пищеварительного тракта, нервной системы; ножка у лингулид и акротретид функционально эквивалентна, но не гомологична ножке замковых брахиопод. Все эти данные указывают на обособленное положение лингулид и акротретид по отношению к остальным брахиоподам и позволяют поставить вопрос о правомерности объединения всех их в составе одного типа.

Доводы в пользу монофилетического происхождения брахиопод с наибольшей полнотой рассматривались недавно А. Роуэллом [18], обратившим внимание на ряд сходных признаков, которые он рассматривал как синапоморфные. Наиболее существенным среди них следует считать большое сходство в строении лофофора у всех групп брахиопод при значительных отличиях от остальных лофофорат. Возможно два альтернативных объяснения этого сходства: либо тип лофофора, наблюдаемый у современных брахиопод, унаследован от их общих предков, либо это удивительный пример конвергенции.

Другая группа признаков связана со строением раковины: а) наличие раковины, выделяемой вентральной и дорсальной лопастями мантии, б) присутствие целомических каналов в мантии, в) развитие ресничек вдоль мантийного края. Гомология этих признаков у групп брахиопод с различным химическим составом раковины ставится нами под сомнение на основании наблюдений Персиваля.

Среди признаков, рассматривающихся как синапоморфные для краниид и остальных «беззамковых брахиопод», имеющих фосфатно-кальциевую раковину, Роуэлл указывает наличие личиночной раковины, гидравлический механизм открывания створок, а для краниид и дисцинид — голопериферический рост раковины. Гидравлический механизм открывания створок у краниид резко отличается от такового у лингулид и акротретид. У *Scania* открывание створок происходит при помощи сокращения *obliquus inferioris*, прикрепленных передними концами к передней стенке тела. У лингулид и акротретид подобные мускулы отсутствуют, и гидравлический механизм открывания створок у них обслуживается дермальными мускулами. Предположение о наличии личиночной раковины у *Scania* является гипотетическим, а согласно Ш. Чуангу, есть все основания предполагать ее отсутствие на пелагической стадии онтогенеза у краниид. Голопериферический рост раковины возникал неоднократно в различных группах брахиопод, поэтому для установления родства этот признак может быть использован только при прослеживании конкретных филогенетических рядов.

Происхождение и ранние этапы эволюции брахиопод, в том числе и беззамковых, неоднократно являлось предметом дискуссии в публикациях последних лет. Наряду с традиционной точкой зрения о монофилетическим происхождении брахиопод (причем беззамковые брахиоподы с фосфатно-кальциевой раковинной считаются близкими по своей организации к родоначальной группе для всего типа [18, 22]) высказывались предположения об их полифилетическом происхождении [19, 23]. Обе гипотезы имеют свои сильные и слабые стороны. Важными критериями для проверки их достоверности, на наш взгляд, могут являться новые данные, подтверждающие подразделение целомического пространства у личинок замковых брахиопод, и изучение эмбриогенеза и пелагических личинок у *Scania*, для которых есть все основания ожидать большого сходства с личинками замковых брахиопод.

Существенные анатомические различия не дают оснований считать беззамковые брахиоподы с фосфатно-кальциевой раковинной близкими к непосредственным предкам краниид и замковых брахиопод. В то же время такие особенности анатомии современных *Scania*, как пищеварительный канал с функционирующим анусом, отсутствие замкового сочленения створок, гидравлический механизм открывания раковины, мантийная полость с обширным плевроцелем, являются следствием более примитивной организации и могли быть характерны для предков замковых брахиопод. С другой стороны, редукция ножки, разделение дорсальной стенки тела на пять изолированных друг от друга участков, смыкающихся к спинной створке, и пористость раковины, несомненно, позднейшие приобретения. Возникновение слепого кишечника у замковых брахиопод можно рассматривать как пedomорфное изменение. Сравнительные системы мускулов, управляющих движениями раковины, показывает, что гомологи *obliquus inferioris* краев у замковых брахиопод полностью редуцированы, вероятно, вследствие исчезновения гидравлического механизма открывания створок, а *obliquus superioris* гомологичны дидукторам *Articulata*, тогда как передние и задние аддукторы (*occlusores anteriores* и *occlusores posteriores*) — соответствующим мускулам замковых брахиопод. Из других мускулов *levator ani* может рассматриваться как единственный гомолог аджусторов замковых брахиопод.

Древнейшие представители отряда *Craniida*, известные с раннего ордовика, обнаруживают большое сходство с современными в структуре и пористости раковины, строении системы раковинной мускулатуры и мантийных каналов, большой величине плевроцеля в мантийной полости. Поэтому сравнительное изучение морфологии раковин краниид и других вымерших групп беззамковых брахиопод с карбонатной раковинной может способствовать выявлению важных особенностей начального этапа эволюции беззамковых брахиопод. Известны по крайней мере четыре такие группы. Из них кембрийские *Kutorginida* и *Obolellida* рас-

смаиваются обычно как самостоятельные отряды [11]. Две другие группы — надсемейство Trimerellacea и семейство Craniopsidae — обычно включаются в состав отряда Lingulida.

МОРФОЛОГИЯ РАКОВИНЫ КРАНИОПСИД

Приведенные ниже данные о строении раковины краниопсид основываются главным образом на изучении хорошо сохранившихся экземпляров *Pseudopholidops stolleyana* (Hune) из оандуского горизонта среднего ордовика Эстонии, любезно переданных для изучения Л. Хинтс. Как и у всех известных краниопсид, у *Pseudopholidops stolleyana* отсутствует замковое сочленение створок. Следы прикрепления мускулов представлены восемью парными отпечатками на обеих створках, расположенными по периферии висцеральных полей (рис. 1, а, б; табл. I, фиг. 2).

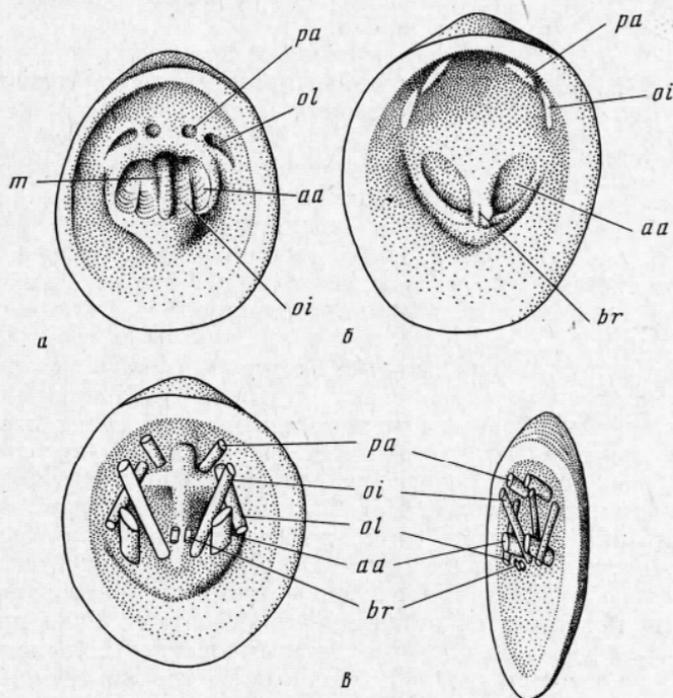


Рис. 1. Внутреннее строение и реконструкция системы мускулов у *Pseudopholidops stolleyana* (Hune): а — внутреннее строение брюшной створки, б — внутреннее строение спинной створки, в — реконструкция расположения основных мускулов. Обозначения: *aa* — передние аддукторы и их отпечатки (*occlusores anteriores*), *br* — отпечатки протракторов рук (*protractores brachiorum*), *m* — срединный валик, вероятный след прикрепления вентрального мезентерия, *oi* — внутренние косые мускулы и их отпечатки (*obliquus superiore*), *ol* — внешние боковые мускулы и их отпечатки (*obliquus inferiore*), *pa* — задние аддукторы и их отпечатки (*occlusores posteriores*)

Количество мускульных отпечатков и их локализация на обеих створках делают весьма затруднительным сопоставление с отпечатками мускулов на раковине раннепалеозойских лингулид. Более убедительное объяснение строения и особенностей функционирования мускульной системы у краниопсид можно получить, основываясь на предположении об ее сходстве с таковой у краниид. При этом вероятными гомологами *occlusores anteriores* являются крупные парные отпечатки на дорсальной висцеральной платформе и внешняя пара отпечатков на вентральной висцеральной платформе. По обе стороны от срединного валика на висцеральной платформе брюшной створки прикреплялись мускулы, гомологичные *obliquus superiore*; их дорсальными отпечатками являлись внешние компоненты на заднебоковых мускульных полях. Парные отпечатки на

внутренних частях заднебоковых дорсальных мускульных полей принадлежали, скорее всего, гомологам *occlusores posteriores*, а местами их прикрепления к брюшной створке служили парные отпечатки в постеромедиальной части висцерального поля. В заднебоковых частях висцерального поля брюшной створки распознаются еще два парных отпечатка мускулов. Они, скорее всего, являлись гомологами *obliquus inferiore*.

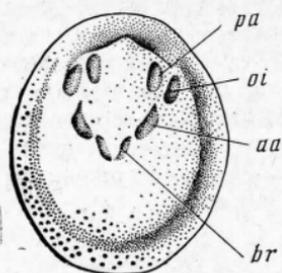


Рис. 2. Ядро спинной створки *Craniops impli-cata* (Sowerby) с отпечатками мускулов. Обозначения те же, что и на рис. 1

Противоположные концы этих мускулов, по всей видимости, прикреплялись к передней стенке тела и обеспечивали гидравлический механизм раскрытия створок. В антеромедиальной части висцеральной платформы спинной створки располагались небольшие отпечатки *protractores brachiorum* (рис. 1). У изученных раковин, как и у всех остальных краниопсид, не отмечалось никаких следов прикрепления аджусторов или основания ножки.

Предлагаемая реконструкция мускульной системы краниопсид в основном соответствует данным о строении мускульной системы у рода *Paracraniops* [20]. Кроме того, аналогично расположенные отпечатки мускулов наблюдались на ядрах спинных створок *Craniops implicata* (Sow.) из силура Западной Эстонии (рис. 2). Таким образом, есть все основания предполагать, что мускульная система у всех известных краниопсид имела большое сходство как по строению, так и по особенностям функционирования с таковой у краниид.

Участок прикрепления стенки тела к раковине — висцеральное поле — хорошо различим на обеих створках у *Lingulopholis* sp. nov. Передняя и боковые границы висцеральных полей обеих створок проходили вдоль приподнятых краев платформ, а задняя — вдоль заднебоковых мускульных полей. Вентральное висцеральное поле подразделяется длинным срединным валиком. Подобные образования не характерны для брюшной створки лингулид, но обычно наблюдаются у современных и древних краниид. Этот валик (рис. 1, *a*; табл. I, фиг. 2), скорее всего, представляет собой след прикрепления длинного вентрального мезентерия, который поддерживал пищеварительный тракт. Если предложенная гомология правильна, то кишечник у краниопсид был ориентирован медиально и имел анус в средней части задней стенки тела, как и у краниид. С другой стороны, у всех известных краниопсид не отмечается деление дорсальной стенки тела на пять изолированных участков, прикрепляющихся к спинной створке, — характерной особенности современных *Crania*.

МОРФОЛОГИЯ РАКОВИНЫ ТРИМЕРЕЛЛИД

Предлагаемая интерпретация морфологии раковины тримереллид основывается на изучении хорошо сохранившихся экземпляров *Eodinobolus kazakhstanicus* Gorjansky из дуланкаринского горизонта верхнего ордовика Южного Казахстана и *Palaeotrimerella* sp. из целиноградского горизонта среднего ордовика хребта Чингиз в Восточном Казахстане.

Отличительной особенностью тримереллид является своеобразное замковое сочленение створок, впервые детально описанное Б. Норфордом [12] для силурийского рода *Dinobolus* и Б. Норфордом и Г. Стил [13] для ордовикского рода *Eodinobolus*. Этот тип сочленения створок состоит из сочленовного углубления перед вентральной ложной ареей, в которое входил передний край гомеохилидиальной пластины и сочленовная пластина спинной створки (рис. 3; табл. I, фиг. 3, 4). Ось вращения створок соответствовала переднебоковым углам вентральных пропарей и заднебоковым бороздам вдоль дорсальной ложной ареей. При описанном типе сочленения створок были возможны лишь незначительные их движения в направлении, перпендикулярном плоскости комиссур.

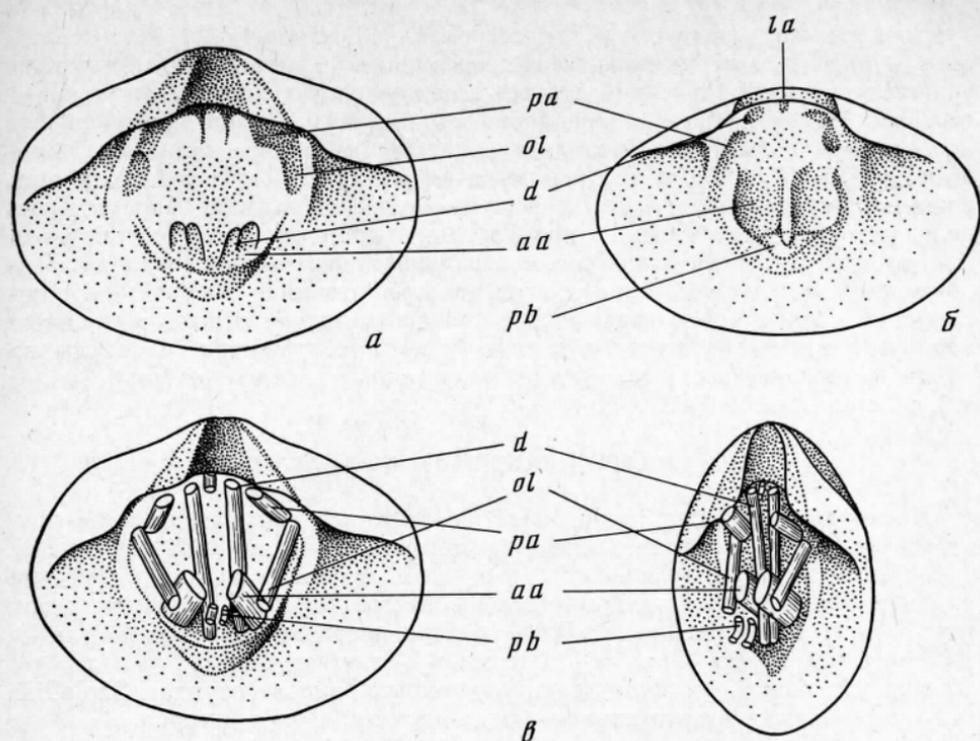


Рис. 3. Внутреннее строение створок и реконструкция системы мускулов у *Eodinobolus kazakhstanicus* Gorjansky: а — брюшная створка, б — спинная створка, в — реконструкция расположения основных мускулов. Обозначения: d — дидукторы и их отпечатки, la — отпечатки levator ani, остальные обозначения те же, что и на рис. 1

Как отмечали Норфорд и Стил, на спинной створке у *Eodinobolus* имелись по крайней мере два парных отпечатка мускулов, вынесенных за ось вращения, что позволяет предполагать наличие у тримереллид механизма открывания створок непосредственно при помощи мускулов. Указанные отпечатки имеются в заднебоковых частях сочленовной пластины (рис. 3, б; табл. I, фиг. 6) и принадлежали, вероятно, мускулам, исполнявшим функцию дидукторов. На брюшной створке у *Eodinobolus kazakhstanicus* утолщение перед сочленовной ямкой пересекается двумя субпараллельными бороздами, которые могли приближенно указывать на ориентировку дидукторов, поскольку при открывании створок они должны были вплотную примыкать к дну брюшной створки. В этом случае местами их прикрепления к брюшной створке могли служить два крупных парных отпечатка в средней части вентральной висцеральной платформы. Два парных отпечатка по бокам от них, как и крупные отпечатки в передней части дорсальной висцеральной платформы, отвечали передним аддукторам. Небольшие парные отпечатки на переднем конце дорсальной висцеральной платформы могли служить для прикрепления *protractores brachiozum*. Два крупных парных отпечатка в заднебоковых частях висцеральных полей обеих створок принадлежали, скорее всего, задним аддукторам, одной из функций которых являлась фиксация оси вращения створок. По бокам от их вентральных отпечатков наблюдается еще два парных отпечатка (рис. 3; табл. I, фиг. 5), которые могли служить местами прикрепления гомологов *obliquus inferiore* кранид и краниосид. Таким образом, у ордовикских тримереллид наряду с непосредственным открыванием створок при помощи мускулов продолжал функционировать и гидравлический механизм открывания створок. В целом мускульная система тримереллид вполне сопоставима с таковой у кранид и краниосид. Функцию дидукторов у первой из перечисленных групп беззамковых брахиопод приняли на себя видимо, гомологи *obliquus superiore*.

Висцеральные поля на обеих створках у *Eodinobolus* и *Palaeotrimella* в передних и боковых частях ограничены краями высоких висцеральных платформ, а задняя их граница проходила вдоль задних краев створок. У *Eodinobolus* не наблюдалось никаких следов прикрепления мезентериев, однако у целого ряда родов тримереллид, например *Monomerella*, *Sinotrimella* и др., наблюдается длинный, в различной степени развитый срединный валик, пересекающий вентральное висцеральное поле, который по аналогии с кранидами и краниопсидами мог служить местом прикрепления длинного вентрального мезентерия, поддерживавшего пищеварительный тракт. Указанием на сходное расположение кишечника у краниид и тримереллид может являться также и наличие непарного отпечатка мускула в задней части сочленовной пластины на спинной створке, который принадлежал, скорее всего, гомологу *levator ani*.

МОРФОЛОГИЯ РАКОВИНЫ ОБОЛЕЛЛИД

Приводящиеся ниже сведения об оболеллидах основываются на изучении хорошо сохранившихся экземпляров вида *Alisina sibirica* (*Aksarina*) из мунджибашского горизонта среднего кембрия бассейна р. Амзасс в Саяно-Алтайской горной области, любезно переданных для изучения Н. А. Аксариной, и *Trematobolus pristinus bicostatus Gorjansky* из нижнего кембрия бассейна р. Рассоха в Восточной Сибири.

Специфической особенностью изученных видов отряда *Obolellida* является наличие примитивного замкового сочленения створок. У обоих видов оно образовано двумя зубчиками на брюшной створке (рис. 4; табл. I, фиг. 10–12) и соответствующими им неглубокими ямками на спинной створке (табл. I, фиг. 9, 13), ограниченными спереди утолщениями раковины. Ось вращения фиксируется на обеих створках вдоль краев небольших прямых арей. Необходимо особо заострить внимание на гомологии основных структур, образующих замочный аппарат, и арей на обеих створках *Alisina* и *Trematobolus* с аналогичными образованиями на раковине замковых брахиопод, с которыми они идентичны как по функции, так и по происхождению. Этот замочный механизм можно рассматривать как примитивное замковое сочленение створок строфического типа.

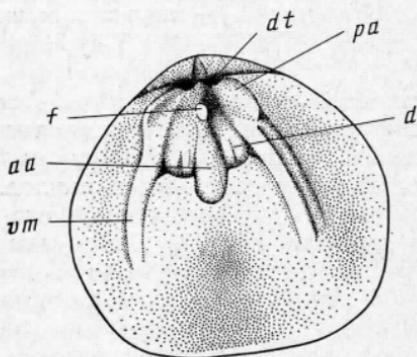


Рис. 4. Реконструкция расположения отпечатков мускулов на брюшной створке у оболеллид на основе изучения *Alisina* и *Trematobolus*. Обозначения: *dt* — зубы, *f* — форамен, *vm* — *vascula media*; остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 3

лялись к спинной створке на небольшом опущенном участке между пропареями (табл. I, фиг. 7, 9, 13). В осевой части они разделяются миофрагмой. Этот участок гомологичен нототириальной камере замковых брахиопод. На брюшной створке дидукторам принадлежали, скорее всего, два парных отпечатка, расположенных антеролатерально от внутреннего отверстия форамена. Между ними находились удлинённые парные отпечатки передних аддукторов. На спинной створке им отвечали два линейно-вытянутых, приподнятых отпечатка в передней части висцерального поля. Задние аддукторы прикреплялись к заднебоковым участкам висцеральных полей на обеих створках. В антеромедиальной части дорсального висцерального поля наблюдаются небольшие отпечатки *protractores brachiorum* (табл. I, фиг. 8).

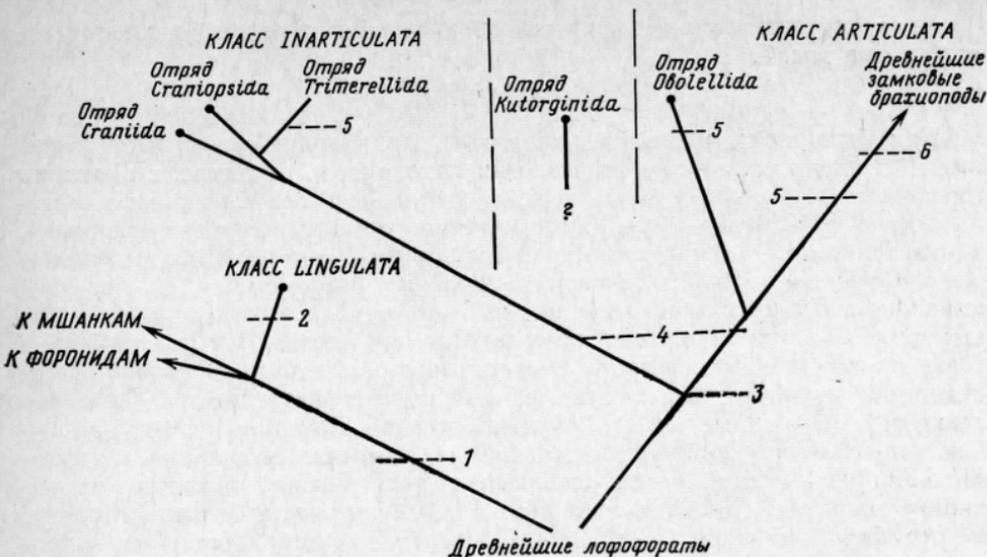


Рис. 5. Вероятные филогенетические связи древнейших групп брахиопод. Цифрами показаны места появления важнейших эволюционных событий: 1 — появление метасомального выступа, личинка оседает на вентральную стенку тела; 2 — появление фосфатно-кальцевой раковины; 3 — целом разделяется на крупный мезоцель, заходящий в лофофор и в мантию, и небольшой метацель, заходящий в ножку (метасомальный выступ отсутствует); 4 — появление карбонатной раковины; 5 — появление замкового сочленения; 6 — преобразование ножки в хрящевой тяж, возникновение слепого пищеварительного тракта

Висцеральная полость у изученных видов располагалась в задней трети раковины, вплотную примыкая к заднему краю. По размерам висцеральные поля на обеих створках значительно меньше, чем у других беззамковых брахиопод с известковой раковиной, и заметно отодвинуты назад. Еще одна отличительная особенность оболеллид — присутствие ножки, которая у *Alisina* и *Trematobolus* выходила через маленький форамен на брюшной створке. Внутреннее отверстие форамена окружено отпечатками аджусторов.

Остается неясным, был ли у оболеллид кишечник слепым или нет. Если у них сохранялся функционирующий анус, то, видимо, он располагался на проксимальном конце ножки, которую можно рассматривать в качестве гомолога анальной папиллы краниид. Поскольку в участке висцеральной полости между ртом и ножным фораменом отсутствовали какие-либо мускулы, подобная ориентация пищеварительного тракта представляется вполне возможной. В то же время тесно сближенные дидукторы в задней части спинной створки позволяют исключить локализацию ануса в середине задней стенки тела. Вероятно, вентральная миграция ножки у *Alisina* и *Trematobolus* могла быть коррелятивно связана с сохранением открытого пищеварительного тракта. В этом случае ножка, по-видимому, не представляла собой хрящевой тяж и по строению напоминала разросшуюся анальную папиллу краниид. В связи с этим примечательно, что у тех родов оболеллид, у которых ножка проходила между створками, отсутствует какое-либо замковое сочленение створок [17]. Это наблюдение Роуэлла подтверждается непосредственным изучением экземпляров *Obolella chromatica* Billings и *Vicia gemma* (Billings), латексные слепки которых были любезно переданы нам для изучения Ф. Коллером и Р. Ньюманом. Это же заставляет предполагать, что либо в составе отряда *Obolellida* искусственно объединены беззамковые брахиоподы и наиболее примитивные замковые брахиоподы, либо замковое сочленение у оболеллид возникло независимо в результате параллельной эволюции. В последнем случае весьма вероятно, что в составе отряда объединены слабо изменившиеся потомки переходной группы от беззамковых к замковым брахиоподам.

Наши представления о филогенезе древнейших групп брахиопод отражены на рис. 5.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как было показано выше, кранииды, краниопсиды и тримереллиды имеют большое сходство в морфологии раковины и, вероятно, в анатомии мягкого тела. Только эти три группы могут быть без сомнения оставлены в составе класса Inarticulata. Все они имеют известковую раковину, характеризуются полной редукцией ножки (этот признак может являться следствием редукции метасомы, подобно современным краниидам), кишечником с функционирующим анусом, расположенным в средней части задней стенки тела (последнее заключение подтверждается наличием следа прикрепления длинного вентрального мезентерия в осевой части брюшной створки у некоторых краниопсид и тримереллид и отпечатка леватора ани у тримереллид), сходным планом строения системы мускулов, управлявших движениями створок, с внешними боковыми мускулами *obliquus inferiore*, обеспечивавшими гидравлический механизм открывания створок. А. Вильямс и А. Райт [22] обнаружили большое сходство в структуре раковины краниопсид, которая характеризуется тонкокристаллическим первичным и ламинарным вторичным слоем раковины. В этот класс включаются три отряда.

Отряд *Craniida Waagen, 1885* характеризуется пористой раковинной с тонкокристаллическим первичным и ламинарным вторичным слоями раковины, хорошо развитым плевроцелем в мантийной полости, прикреплением стенки тела к спинной створке в пяти изолированных участках. Большинство краниид прикрепляется к субстрату путем цементации брюшной створкой.

Отряд *Craniopsida Gorjansky et Popov, ord. nov.* включает единственное семейство *Craniopsidae* и характеризуется непористой раковинной с тонкокристаллическим первичным и ламинарным вторичным слоями, более или менее развитыми висцеральными платформами в средней части обеих створок, мантийной полостью с хорошо развитой задней частью плевроцеля. Все краниопсиды цементировались примакушечной частью брюшной створки или же были свободнолежащими.

Отряд *Trimerellida Gorjansky et Popov, ord. nov.* включает крупные раковины с неясной структурой (согласно В. Яаануссону, их раковина

Объяснения к таблице I

Фиг. 1. *Craniops implicata* (Sowerby); экз. № 8/11921, ядро брюшной створки с отпечатками мускулов ($\times 20$); Эстония, скв. Эзере № 4, гл. 963, 2 м; нижний силур.

Фиг. 2. *Pseudotrimerella stolleyana* (Hune); экз. № 9/11921, внутреннее строение брюшной створки ($\times 25$). Эстония, г. Раквере; средний ордовик, оандусский горизонт.

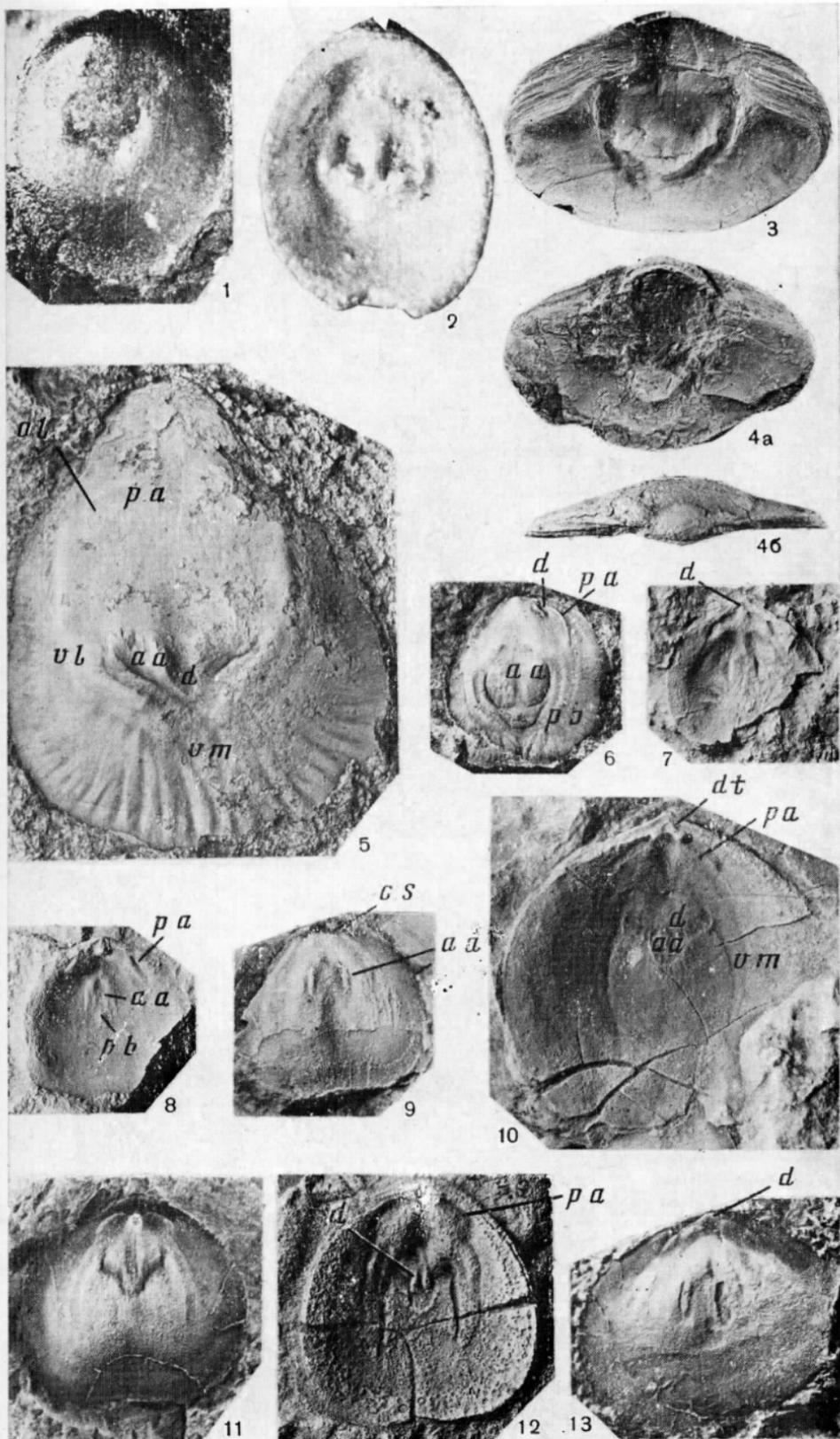
Фиг. 3, 4. *Eodinobolus kazakhstanicus* Gorjansky; 3 — экз. № 2/11921, внутреннее строение брюшной створки ($\times 1$); 4 — экз. № 3/11921 ($\times 1$): 4а — внутреннее строение спинной створки, 4б — вид сзади; Казахстан, Заилийский Алатау, район горы Сагаты, левый берег ручья Джайдап; верхний ордовик, дуланкаринский горизонт.

Фиг. 5, 6. *Palaeotrimerella* sp. ($\times 2$): 5 — экз. № 1/11921, ядро брюшной створки с отпечатками мускулов и мантийных сосудов; 6 — экз. № 8/12095, ядро спинной створки с отпечатками мускулов и мантийных сосудов; Казахстан, хребет Чингиз, правый берег р. Чаган напротив пос. Бестамак; средний ордовик, целиноградский горизонт.

Фиг. 7, 8, 10, 12. *Trematobolus pristinus bicostatus* Gorjansky: 7 — экз. № 15/8362, внутреннее строение спинной створки ($\times 2$); 8 — экз. № 14/8362, внутреннее строение спинной створки ($\times 2$); 10 — экз. № 7/8362, внутреннее строение брюшной створки ($\times 4$); 12 — экз. № 9/8362, внутреннее строение брюшной створки ($\times 4$); Восточная Сибирь, р. Рассоха в 10—12 км выше устья р. Саса-Юряге; нижний кембрий.

Фиг. 9, 11, 13. *Alisina sibirica* (Aksarina) ($\times 5$): 9 — экз. № 10/11921, ядро спинной створки; 11 — экз. № 11/11921, ядро брюшной створки; 13 — экз. № 12/11921, ядро спинной створки; Саяно-Алтайская горная область, левый берег р. Амзасс; средний кембрий, мунджибашский горизонт.

Обозначения: aa — отпечатки передних аддукторов (*occlusores anteriores*), cs — зубные ямки, d — отпечатки дидукторов, dt — зубы, ol — отпечатки внешних косых мускулов (*obliquus inferiore*), pa — отпечатки задних аддукторов (*occlusores posteriores*), vl — отпечатки *vascula lateralia*, vm — отпечатки *vascula media*.



могла быть арагонитовой), с хорошо развитыми ложными арееями и своеобразным замковым сочленением створок, состоящим из замочной пластины на спинной створке и сочленовного углубления на брюшной створке. Висцеральные платформы хорошо развиты на обеих створках, иногда полые. Задняя часть плевроцеля редуцирована. Все тримереллиды были свободнoleжащими.

Беззамковые брахиоподы с фосфатно-кальцевой раковиной вслед за Старобогатовым [5] рассматриваются в качестве особого класса. Аргументы в пользу этой точки зрения были подробно разобраны выше. Однако представляется не вполне удобным сохранение для этого класса название *Pleurogugia*, предложенное Г. Бронном в 1862 г., поскольку в первоначальной интерпретации в этот класс включались также и краииды. В связи с этим предлагается новое название — *Lingulata*.

Класс *Lingulata* объединяет лофофорных животных, имеющих двустворчатую раковину с фосфатно-кальцевой минерализацией, целом схизоцельного типа с редуцированным протоцелом, небольшим мезоцелом (брахиоцель) и обширным метацелом. Пищеварительный тракт U-образный, с передним положением ануса вблизи правого нефропора. Ножка представляет собой вырост вентральной лопасти мантии. Развиты латеральные мезентерии. Личинка — маллеула характеризуется длительной пелагической стадией, имеет лофофор и раковину. Развитие лопастей мантии в эмбриональной стадии происходит без поворота. Оседание личинки происходит, в отличие от брахиопод с карбонатной раковиной, не на задний конец тела, а на его брюшную сторону. Все упомянутые выше признаки (исключая способ образования целома, который у акротретид не прослежен) характерны для двух современных отрядов этого класса — *Lingulida* и *Acrotretida* — и возникли, вероятно, еще до их дивергенции. Помимо них в состав класса включаются два вымерших отряда — *Paterinida* и *Siphonotretida*.

В заключение пользуемся случаем выразить свою глубокую признательность Н. А. Аксариной, Г. Ц. Медоеву, М. Рубелю, Т. Б. Рукавишниковой и Л. Хинте, материалы коллекций которых послужили основой для настоящего исследования, а также Ф. Коллеру и Р. Ньюману, передавшим для изучения латексные слепки оболеллид, хранящиеся в Национальном музее США.

Изученная коллекция хранится под № 8362 и 11921 в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее им. Ф. Н. Чернышева в Ленинграде.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Иванова-Казас О. М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Трохофорные, щупальцевые, щетинкочелюстные, погонофоры. М.: Наука, 1977. 312 с.
2. *Малахов В. В.* Некоторые стадии эмбрионального развития брахиоподы *Snismatocentrum sakhalinensis parvum* и проблема эволюции способа закладки целомической мезодермы. — Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 1, с. 66—75.
3. *Малахов В. В.* Строение личинок замковой брахиоподы *Snismatocentrum sakhalinensis parvum*. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР. М., 1983, т. 109, с. 147—155.

4. *Мамжаев Ю. В.* О форонидах дальневосточных морей. Исследования дальневосточных морей СССР, М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1962, вып. 8, с. 219—237.
5. *Старобогатов Я. И.* Эволюция пелагических личинок первичноротых животных и проблема основных компонентов тела.— Зоол. журн., 1979, т. 58, вып. 2, с. 149—160.
6. *Blochman F.* Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden. Teil 1. Die Anatomie von *Crania anomala*. Jena: Gustav Fisher, 1892. 65 S.
7. *Chuang S.-H.* Larval development in *Discinisca* (Inarticulate brachiopod).— Amer. Zoologist, 1969, v. 17, p. 39—53.
8. *Hayman L. H.* The Invertebrates. V. 5. Smaller coelomate groups. N. Y.: McGraw-Hill Co., 1959, 783 p.
9. *Jägersten G.* Evolution of the metazoan life cycle. A comprehensive theory. L.—N. Y., 1972. 282 p.
10. *Jope H. M.* C-terminal end groups and sodium dodecylsulphate polyacrylamide gel electrophoresis; molecular construction and structure of protein. The protein of brachiopod shell — VI.— J. Compar. Biochem. and Physiol., 1979, v. 63, № 1, p. 163—173.
11. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda / Ed. Moore R. Lawrence: Geol. Soc. America — Univ. Kansas Press, 1965. 927 p.
12. *Norford B. S.* A well-preserved *Dinobolus* from Tandpile Group (Middle Silurian) of Northern British Columbia.— Palaeontology, 1960, № 3, p. 242—244.
13. *Norford B. S., Steele H. M.* The Ordovician trimerellid brachiopod *Eodinobolus* from the south-east Ontario.— Palaeontology, 1969, v. 12, pt 1, p. 161—171.
14. *Persival E. L.* A contribution to the life-history of the brachiopod *Terebratulina inconspicula*.— Trans. Roy. Soc. New Zealand, 1944, v. 74, p. 1—23.
15. *Persival E. L.* A contribution of the life-history of the brachiopod *Tegulorhynchina nigricans*.— Micros. Sci. Quart. J., 1960, v. 101, p. 439—457.
16. *Rowell A. J.* Some early stages in the development of the brachiopod *Crania anomala* (Müller).— Ann. Mag. Natur. History, 1960, ser. 13, v. 3, p. 35—52.
17. *Rowell A. J.* The genera of the brachiopod superfamilies *Obolellacea* and *Siphonotretacea*.— J. Paleontol., 1962, v. 36, p. 136—152.
18. *Rowell A. J.* The origin of the brachiopods. Lophophorates. Notes for a short course. Univ. Tennessee, 1981, p. 97—109.
19. *Valentine J. M.* General patterns of Metazoan Evolution.— In: Patterns of Evolution as illustrated by Fossil Record / Ed. Hallam A. Amsterdam: Elsevier, 1977, p. 27—54.
20. *Williams A.* The Caradocian brachiopod faunas of the Bala District, Merionethshire.— Bull. Brit. Museum Natur. History. Geol., 1963, v. 8, № 7, p. 329—471.
21. *Williams A., Hurst A. J.* Brachiopod Evolution.— In: Patterns of Evolution as illustrated by Fossil Record / Ed. Hallam A. Amsterdam: Elsevier, 1977, p. 79—121.
22. *Williams A., Wright A. D.* Shell structure of the Craniacea and other calcareous Inarticulate Brachiopoda.— Palaeontology, Spec. Papers, 1970, № 7. 51 p.
23. *Wright A. D.* Brachiopod Radiation.— In: The Origin of Major Invertebrate Groups / Ed. House M. R. Plate 3. Systematics Association Special Volume, 1979, № 12, p. 235—252.