

А. С. ДАГИС

УЛЬТРАСТРУКТУРА РАКОВИН КОНИНКИНИД (BRACHIOPODA)

(Представлено академиком Б. С. Соколовым 6 VI 1972)

Несмотря на существенный прогресс, достигнутый в последнее десятилетие в области изучения ультраструктур современных и ископаемых брахиопод, который связан с широким применением электронной микроскопии (⁽¹⁻⁶⁾ и др.), общая картина эволюции секреторной деятельности мантии этого типа организмов, и в первую очередь замковых брахиопод, содержит ряд спорных моментов. Особый интерес для решения таких неясных вопросов представляют таксоны, имевшие отклонившуюся от так называемой стандартной (⁽⁴⁾) секреторную деятельность мантии, одним из которых являются триас-лейасовые конинкиниды. Ниже приводятся основные результаты ревизии ультраструктуры раковин этой группы.

Материал и методика. Изучались раковины конинкинид из верхнетриасовых отложений Кавказа (*Amphiclina intermedia*, *Koninckina rhaetica*, *K. leopoldiaustriae*, *Amphiclinodonta* sp.), Крыма (*Amphiclinodonta taurica*), Венгрии (*Amphiclina squamula*), Южных Альп (*Koninckina leonhardi*) и лейаса Восточных Карпат (*Koninckella* sp.). Ультраструктура исследовалась на ориентированных срезах, полированные поверхности которых протравливались и напылялись золотом. Для протравливания использованы 2% раствор трилона Б (время воздействия около 15 мин) и 5% раствор лимонной кислоты (время воздействия 15—30 сек). Наблюдения проводились под электронным сканирующим микроскопом («Stereoscan», Cambridge).

Ультраструктура раковины. Стенка раковины всех исследованных экземпляров построена однотипно и состоит из двух слоев. Внешний слой сложен тонкими, удлинёнными кристалликами кальцита — фибрами (рис. 1, 6, 7). У всех конинкинид фибры в поперечном сечении отчетливо ромбические (2, 3, 8), относительно очень крупные (до 0,025 мм по меньшему диаметру), наклонены под углом в среднем около 30° к внешней поверхности створок. Расположены фибры крайне закономерно, в радиальные, перпендикулярные к линиям нарастания, ряды. Толщина внешнего фиброзного слоя изменчива. Она минимальна в

Рис. 1. 1—5 — *Amphiclinodonta taurica* (Moissiev): 1—3 — экз. № 394/396 (1 — поперечный срез через спинную створку, видна туберкула (в центре), фиброзный (внизу) и призматический (в средней части, по обе стороны туберкулы) слои, 560×; 2 — тот же экземпляр, слегка косой срез через основание туберкулы, 550×; 3 — то же, 1100×; 4 — экз. № 394/397, срез, параллельный к поверхности брюшной створки, видны поперечные срезы через кристаллы призматического слоя, 280×; 5 — экз. № 394/416, поперечный срез через югум, сложенный фибрами 600×; Крым, р. Салтир, норийско-рэтские отложения. 6 — *Amphiclina squamula* Bittner, экз. № 394/398, фибры на скеле спинной створки, 240×; Веспрем, Венгрия, карнийский ярус. 7 — *Amphiclina intermedia* Bittner, экз. № 394/395, продольный срез через брюшную створку, контакт фиброзного слоя с породой, 540×; Северо-Западный Кавказ, г. Корыта, норийский ярус. 8 — *Koninckina rhaetica* Bittner, экз. № 394/394, поперечный срез через брюшную створку, виден контакт фибр с породой, 650×; Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, норийско-рэтские отложения

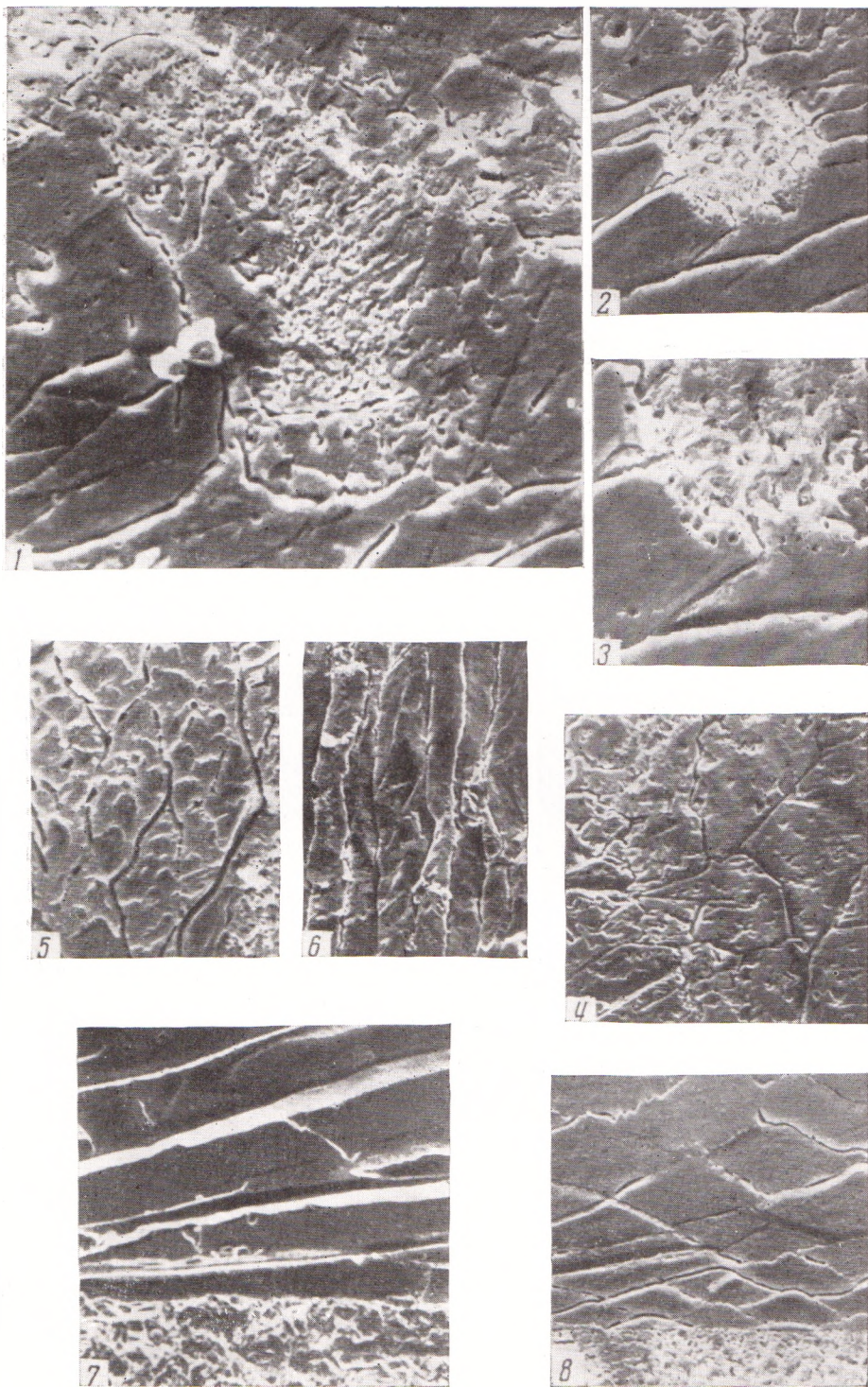


Рис. 1

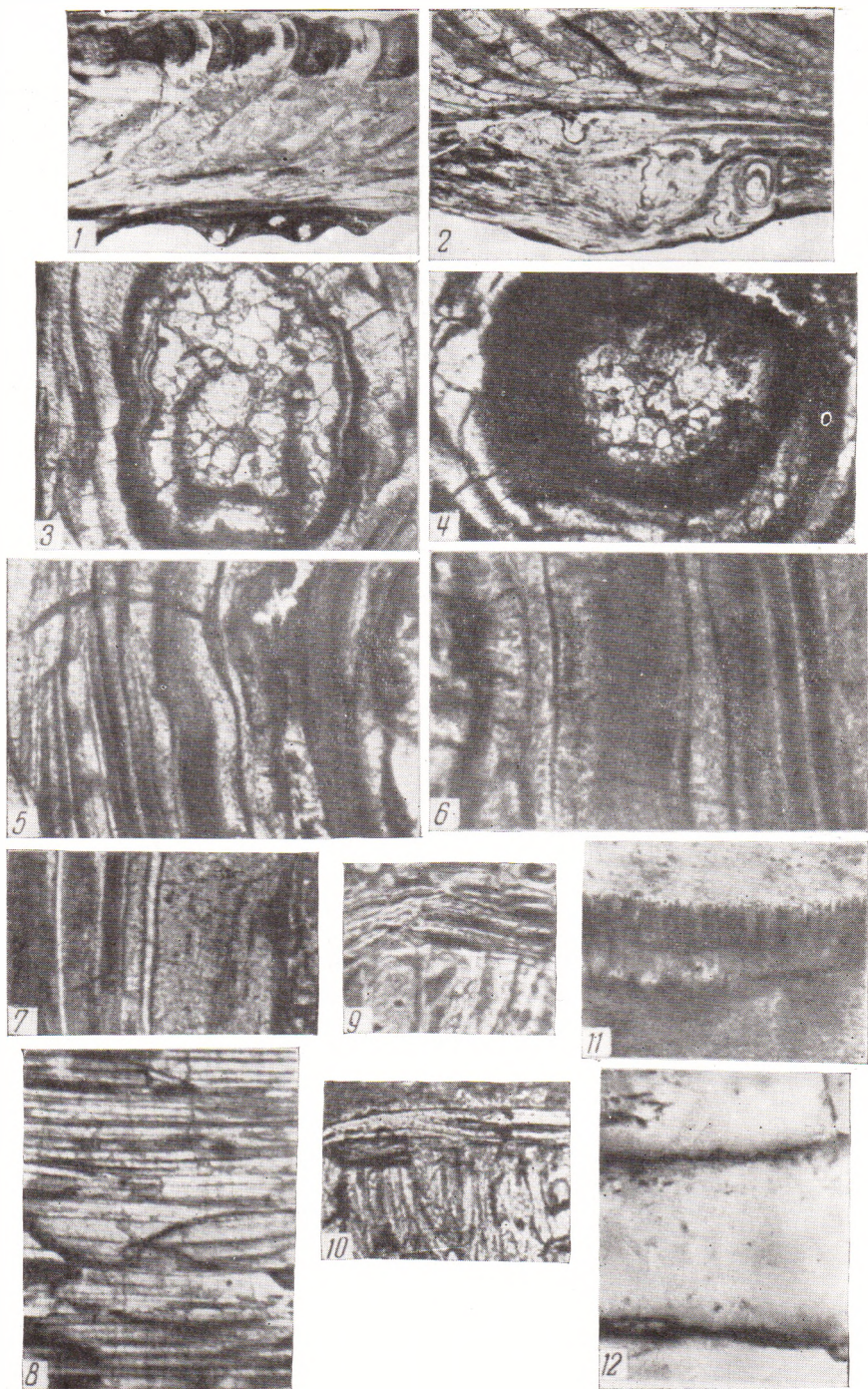


Рис. 1. Микроструктура погребенного жемчуга *Plikatotrigonioides dushiulense* Mart. et Kol. Монголия, Гоби, Души-Ула, альб; радиальные срезы. 1 — раковина со всеми слоями и погребенным в экзоперламуре жемчугом (20×); 2 — перламутровые слои раковины с погребенными жемчужинами (30×); 3, 4 — центральная часть жемчужины со всеми слоями (150×); 5—7 — основные слои жемчужины: конхиолиновый, призматический, эндоперламур и экзоперламур (300×); 8 — слои экзоперламута жемчужины (70×); 9 — призматический слой жемчужины на контакте с конхиолиновым слоем (1260×); 10 — миоостракум раковины (периостракум и призматический слой) (420×); 11 — призматический слой жемчужины между двумя слоями экзоперламута (1260×); 12 — конхиолиновые (темные) слои между слоями экзоперламута (1260×)

примакушечных частях, где не превышает диаметра 3—5 фибр, и достигает значительных размеров в краевых частях створок. Фиброзный слой развит повсеместно на обеих створках.

Внутренний слой состоит из полигональных столбчатых кристаллов кальцита, обычно 0,05—0,07 мм в диаметре, ориентированных перпендикулярно к поверхности створок (рис. 1, 4). Он присутствует у всех видов конинкинид и распространен на значительной части поверхности, за исключением краевых частей (вдоль внешних краев лимба), где развит только фиброзный слой. Внутренний слой слагает также внутренние скелетные образования — зубы, кардиналий и др., за исключением ручного аппарата. Только начало круп сложено этим слоем, тогда как югальные образования и спираль имеют фибриозное строение⁽⁵⁾.

Многие конинкиниды имеют туберкулы на лимбе, ультраструктура которых отлична от обеих слоев раковины. Туберкулы имеют вид субцилиндрических, наклоненных к внешним частям створок стержней, состоящих из мелкокристаллического кальцита (рис. 1, 1—3), сходного по структуре с первичным слоем брахиопод, характеризующихся стандартной секреторной деятельностью мантии.

По ультраструктуре стержни также не отличимы от талеол строфоменид и текоспирид, а также стержней в туберкулах древних тецидеид⁽²⁾. Туберкулы появляются на внешней части лимба, примерно около места начала секреции призматического слоя, остаются открытыми (т.е. функционирующими) на поверхности лимба, а затем перекрываются призматическим слоем. Они никогда не начинаются сразу у внешнего края раковины, в связи с чем их следы не заметны на внешней поверхности створок.

Внешний слой конинкинид, имеющий очевидное фиброзное строение, может быть сопоставлен только с вторичным слоем большинства групп замковых брахиопод, что указывает на отсутствие у этого таксона каких-либо аналогов первичного слоя, и эта черта является наиболее примечательной в ультраструктуре конинкинид. Отсутствие первичного слоя не может быть объяснено сохранностью материала, поскольку все препараты были изготовлены из заключенных в породу экземпляров, у которых всегда отсутствовали дофоссилизационные повреждения; все они обычно происхождением из осадков, указывающих на спокойные гидродинамические условия осадконакопления, и сохранили все тончайшие детали внешнего и внутреннего строения.

Указания на первичный слой у *Koninckina leonhardi*⁽⁴⁾ следует считать ошибочными. Образования, принятые за аналоги этого слоя, в действительности являются неорганической известковой пленкой.

Таксономические и филогенетические выводы. Вильямс^(4, 5) полагал, что конинкиниды имели ультраструктуру раковины, характерную для форм со стандартной секреторной деятельностью и осложненную лишь появлением третьего стабильного призматического слоя. Последнее обстоятельство, наряду со спиральными ручными подержками конинкинид, послужило основой для включения этой группы в состав отряда *Spiriferida*.

Ревизия ультраструктуры конинкинид показывает, что секреторный режим мантии у этой группы был специфическим, и он не может быть отождествлен со стандартным. Такими не свойственными формам со стандартным секреторным режимом чертами являются отсутствие аналогов первичного слоя и появление талеолообразных структур. В то же время обе эти особенности сближают конинкинид со строфоменидами, поскольку у последних (по крайней мере у многих форм) не обнаруживается мелкокристаллического первичного слоя⁽⁵⁾, а талеолы характеризуют большинство родов этого таксона. В целом же ультраструктура раковин конинкинид содержит как признаки, характерные для форм, имевших стандартную секреторную деятельность мантии, так и черты,

свойственные большинству строфоменоидных брахиопод. Формально в равной степени она может быть интерпретирована как сильно модифицированная стандартная ультраструктура, или ее происхождение может быть выведено из строфоменоидного ламинарного типа в результате явлений фетализации, поскольку у ряда групп древних строфоменид известен фиброзный слой, унаследованный от ортид (⁴, ⁵). Ни одной из этих гипотез в настоящее время не может быть отдано предпочтение, в связи с чем опрометчивыми следует считать построения, в которых одной из интерпретаций ультраструктур раковин конинкинид придается решающее значение при определении конкретных филогенетических связей этой группы (⁴, ⁵).

Более вероятное положение конинкинид в системе брахиопод может быть определено в результате сравнительно-морфологических исследований всего комплекса скелетных образований, которые явно склоняют чашу весов в пользу происхождения этой группы от строфоменид. Вогнуто-выпуклая раковина, строфический рост, наличие псевдодельтидия и хилядия, апикальный форамен, а также строение кардиналия, отдельные элементы которого могут быть гомологизированы только с таковыми строфоменид, являются у конинкинид чертами явно строфоменоидными. Со спириферидами конинкинид сближают только спиральные ручные поддержки, но более внимательное изучение этой структуры позволяет выявить существенные отличия в ее строении у сравниваемых групп, важнейшим из которых является ориентировка конусов спирали, а следовательно и поддерживаемых ими лофофоров. Последние у конинкинид были направлены вентрально, и такая ориентировка лофофоров известна исключительно у строфоменид, только у последних они поддерживались гидростатически (⁷), а не при помощи твердых скелетных образований, как у конинкинид.

Поскольку строение самого лофофора является чертой, несомненно более важной, чем способ его фиксации (⁸), ручной аппарат конинкинид также не дает прямых доказательств сходства этой группы со спириферидами. Вполне вероятно, что брахийдий конинкинид не гомологичен таковому спириферида и появился независимо от последних, как и в другой группе мезозойских строфоменид — сем. Thecospiridae.

Кауен и Радвик (⁹) с конинкинидами сближали лейасовых Cadomellidae. Несмотря на ошибочность исходных предпосылок (известковый ручной аппарат Кауеном и Радвиком был обнаружен у *Cadomella davidsoni*, в действительности относящейся к роду *Koninckella*), эти построения следует признать наиболее вероятными. Семейства *Koninckinidae* и *Cadomellidae* по всем основным морфоструктурам являются, несомненно, сходными (исключение составляет спиральный ручной аппарат, который не обнаружен у кадомеллид) и, вероятно, родственными таксонами, которые могут быть объединены в надсем. *Koninckinacea* из отряда *Strophomenida* (¹⁰).

Институт геологии и геофизики
Сибирского отделения Академии наук СССР
Новосибирск

Поступило
30 V 1972

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ J. Armstrong, *Paleontology*, 12, 2 (1969). ² P. G. Baker, *Paleontology*, 13, 1 (1970). ³ R. Grant, *J. Paleontology*, 42, 1 (1968). ⁴ A. Williams, *Spec. Pap. Paleontology*, 2 (1968). ⁵ A. Williams, *Lethaia*, 1 (1968). ⁶ A. Wright, A. Williams, *Spec. Pap. Paleontology*, 7 (1970). ⁷ M. Rudwick, *Paleontology*, 11, 3 (1968). ⁸ Е. А. Иванова, *Палеонтол. журн.*, 4 (1967). ⁹ R. Cowen, M. Rudwick, *Geol. Mag.*, 103 (1966). ¹⁰ M. Rudwick, *Living and Fossil Brachiopods*, 1970.