УДК 564.5:551.732

Первые брахиоподы с карбонатным скелетом: появление, расселение, строение стенки раковины

Г.Т. Ушатинская, Я.Е. Малаховская

Палеонтологический институт РАН, Москва;
E-mail: gushat@paleo.ru

Самые ранние на Земле брахиоподы с карбонатной раковиной принадлежат отрядам Obolellida и Kutorginida. Впервые появившись на Сибирской платформе в середине томмотского века, оболеллиды в течение раннего кембрия широко расселились по земному шару. Первое появление куторгинид тоже отмечается в томмотское время в восточной Азии — в Монголии, а несколько позднее — в атдабане и ботоме они распространились по всей Евразии и Северной Америке. К середине кембрия оба отряда вымерли. В морфологии раковин этих брахиопод и в их микроструктуре имеются признаки, которые по отдельности позднее повторялись у представителей других более молодых отрядов фанерозойских брахиопод — явление архаического многообразия, весьма распространенное на начальных этапах эволюции.

Ключевые слова: древнейшие брахиоподы, Obolellidae, Kutorginidae, центр происхождения, географическое распространение, замковое сочленение, строение стенки раковины

Начало раннего кембрия на Земле характеризовалось массовым появлением первых скелетных организмов: археоциат, губок, моллюсков, ископаемых неясного систематического положения, так называемых мелкораковинных ископаемых small shelly fossils (SSF); почти одновременно с названными животными появились и брахиоподы (Rozanov, Zhuravlev, 1992). Центром происхождения многих из этих групп, вероятно, явилась Сибирская платформа, располагавшаяся в начале кембрия в приэкваториальной зоне (Журавлева и др., 1964; McKerrow et al., 1992) и представлявшая собою в то время обширный тепловодный эпиконтинентальный бассейн (рис. 1). В ее центральной части выделялась полоса, называемая переходной зоной, которая служила фациальным барьером на границе лагунной и нормально-морской частей бассейна. Это была спокойная, мелководная зона в несколько десятков километров шириною и протяженностью до 2000 км с рассеянными водорослевыми и археоциато-водорослевыми холмами — биогермами, между которыми накапливался тонкозернистый карбонатно-глинистый материал. В породах отмечается несколько повышенное содержание P_2O_5, что было вообще характерно для томмотских отложений и отражало, вероятно, повышенную концентрацию фосфатов в морской воде (Розанов, 1980). Палеотемпературы, определенные по глаукониту, в

Рис. 1. Схема фациального районирования нижнекембрийских отложений Сибирской платформы (по Ярусное расчленение…, 1984).Условные обозначения: I–III — фациальные регионы: I — Турухано-Олекминский, II — Анабаро-Синский, III — Юдомо-Оленекский; 1 — отложения лагунного типа, 2 — рифогенные отложения, 3 — доманиковые отложения открытого шельфа, 4 — граница Сибирской платформы, 5 — граница рифовой зоны.

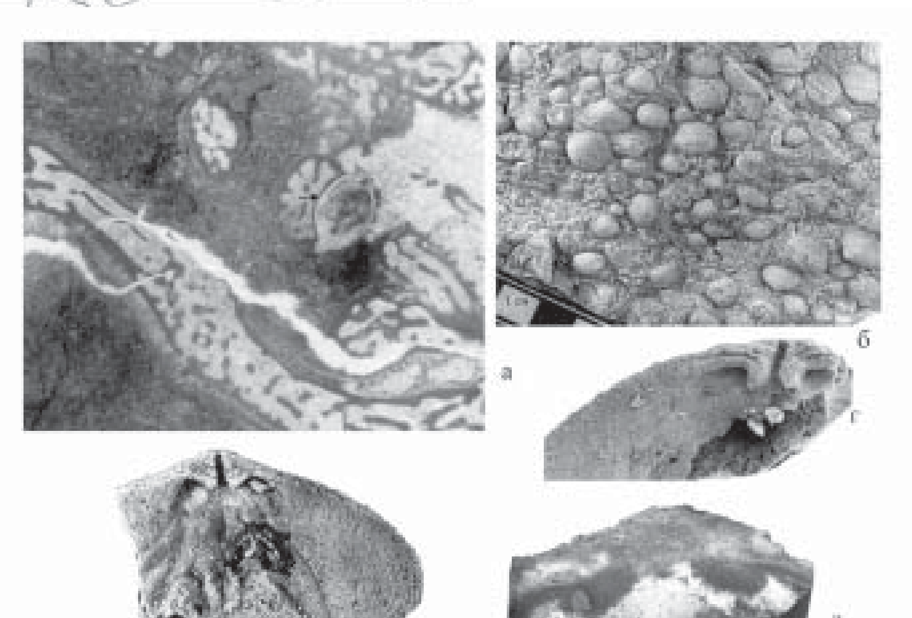


Рис. 2. Некоторые представители оболеллид: а — ПИН, шлиф № 3848/710, продольный разрез раковины *Obolella* sp. (указана стрелкой), прикрепившейся внутри рифовой постройки в полости, сформированной археоциатами. Видно, что ножка проходила между створками у заднего края, передний край приоткрыт (×6); Сибирская платформа, среднее течение Лены, Ой-Мурен; атдабанский ярус, пестроцветная свита; (фотография А.Ю. Журавлева); б — скопление створок рода *Magnicanalis* на поверхности напластования; Восточное Забайкалье, пос. Георгиевка; атдабанский-ботомский ярусы, быстринская свита; в–д — *Bicia sofia* Ushatinskaya, 1988; местонахождение и возраст те же; в — ПИН, экз. № 2019/527, брюшная створка изнутри (×15); г — ПИН, экз. № 2019/519, брюшная створка изнутри (×25); д — ПИН, экз. № 2019/504, примакушечная часть спинной створки изнутри (×15).

Таблица 1. Ярусное и зональное расчленение нижнего и среднего кембрия по археоциатам и трилобитам в среднем течении рек Лена и Алдан (Сибирская платформа) (Пельман и др., 1992)

Отдел	Ярус	Зоны по археоциатам	Зоны по трилобитам
Средний кембрий	Амгинский		*Tomagnostus fissis – Paradoxides sacheri*
			Triplagnostus gibbus
			Kounamkites
			Schistocephalus
Нижний кембрий	Тойон-		*Anabaraspis splendens*
		Irinaecyathus grandiperformatus	*Lermontovia grandis*
			Bergeroniellus ketemensis
			Bergeroniaspis ornata
	Ботомский		*Bergeroniellus asiaticus*
			Bergeroniellus gurarii
		Carinocyathus squamosus — Botomocyathus zelenovi	*Bergeroniellus micmacciformis — Erbiella*
	Атдабанский	*Fansycyathus lermontovae*	*Judomia*
		Nochoroicyathus kokoulini	
		Carinacyathus pinus	*Pagetiellus anabarus*
		Retecoscinus zegebarti	*Fallotaspis*
			Protofallotaspis jakutensis
	Томмотски ский	*Dokidocyathus lenaicus*	
		Dokidocyathus regularis	
		Nochoroicyathus sunnaginicus	

этом районе в томмотском веке приблизительно составляли 28–32 °С (Николаева, 1981). Наиболее полные разрезы нижнего кембрия переходной зоны располагаются в среднем течении рек Лена и Алдан. Именно оттуда из зоны *regularis* (второй снизу зоны томмотского яруса) известен самый ранний из описанных родов брахиопод, обладавших карбонатной раковиной — *Nochoroiella* Pelman, 1983 (табл. 1, 2). Ю.Л. Пельман (1983) отнес его к отряду Obollelida. В последнем издании «Treatise on invertebrate paleontology» (Williams et al., 2000, с. 206) высказывается сомнение в принадлежности его к оболеллидам и к брахиоподам вообще. Действительно, материала очень немного, раковинка совсем маленькая, внутреннее строение ее не известно, так что вопрос о ее систематическом положении

Таблица 2. Стратиграфическое и географическое распространение брахиопод из отрядов Obolellida и Kutorginida в нижнем и среднем кембрии

Отдел	Нижний кембрий														Средн.кембрий							Регионы	Автîры
Ярус	тî м м î			àтдàбàн				бî тî м à				тî йî н			àм ãин .				м àйский				
Зона	1	2	3	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	1	2	3	4	1	2	3		
Отряд OBOLELLIDA																							
Сем ейсвî Obolellidae																							
Nochoroiella Pelman,1983																						Сибирская платформа	Пельман и др., 1992
Obolella Billings,1861																						ЮВ Сибирской платформы	Пельман и др., 1992
																						Среднее теч. р.Лены	Пельман, 1977
																						Север Сибирской платф.	Пельман и др., 1992
																						Алтае-Саянская область	Аксарина, Пельман, 1978
																						Сев.Америка, Невада	Rowell, 1977
																						Германия	Freyer, 1981
																						Сев.Америка, Лабрадор	Rowell,1962
																						Сев.Америка, Массачузет	Landing, 1988
																						Индия	Triparthi et al.,1984
																						Испания	Linan,Mergl,1982
																						Ньюфаундленд	Landing et al., 1988
																						Дальний Восток	Пельман и др., 1992
																						Казахстан	Горянский, Конева, 1983
																						Восточно-Европ. платф.	Стратиграфия…, 1981
Monoconvexa Pelman,1977																						Сибирская платформа	Пельман, 1977
Sibiria Gorjansky,1977																						Сибирская платформа	Горянский, 1977
Alisina Rowell,1962																						Мексика	Stewart et al., 1984
																						Ньюфаундленд	Rowell, 1962
																						Казахстан	Конева, 1979
																						Сибирская платформа	Пельман и др., 1992
																						Алтае-Саянская область	Аксарина, Пельман, 1978
Magnicanalis																						Забайкалье	Ушатинская, 1987
Rowell,1962																						Индия	Triparthi et al.,1984

	Скандинавия	Rowell, 1962
Bicia	Забайкалье	Ушатинская, 1987
Walcott,1901	Сев.Америка, Нью-Йорк	Rowell,1962
Brevipelta Geyer,1994	Сев.Африка	Geyer,1994
Ivshinella Koneva,1979	Казахстан	Конева, 1979
Trematobolus	Ближний Восток	Cooper,1976
Matthew,1893	Сев.Африка	Geyer,1995
	Сев.Америка, Нью-Брансвик	Rowell, 1962
	Сибирская платформа	Горянский и др., 1964
	Испания	Mergl,Linan,1986
Отряд KUTORGINIDA		
Семействî Kutorginidae		
Khasagtina Ushatinskaya,	Монголия	Ушатинская, 1988
1988	Франция, Монтань Нуар	Kerber,1988
	Алтае-Саянская область	Пельман, Аксарина, 1978
Kutorgina	Германия	Freyer,1981
Billings, 1861	Сев.Америка, Невада	Rowell,1977
	Казахстан	Конева, 1979
	Восток Сев.Америки	Lochman, 1956
	Сибирская платформа	Горянский и др., 1964
	Австралия	Roberts,Jell, 1990
	Южный Китай	Huang et al., 1994
	Гренландия	Popov et al., 1997
Yorkia	Сев.Америка, Нью-Йорк	Rowell, 1962
Walcott,1897	Алтае-Саянская область	Аксарина, Пельман, 1978
	Новый Южный Уэльс	Brock, 1998
	Испания	Gil Gid,Melou,1986
Agyrekia	Казахстан	Конева, 1979
Koneva,1979	Австралия	Laurie,1986
	Гренландия	Popov et al.,1997
Haupiria MacKinnon, 1983	Австралия	MacKinnon,1983

остается открытым. Но в том же регионе, немного выше по разрезу в третьей снизу зоне томмотского яруса — в зоне *lenaicus* появился род *Obolella* Billings, 1861, уже обладавший вполне определенными признаками брахиопод (табл. 2). Его первые находки известны на юго-востоке Сибирской платформы, в районе р. Джанда (Пельман и др., 1992). Это была маленькая (около 0,5 см в поперечнике), слабо двояковыпуклая карбонатная раковина, покрытая снаружи тонкими радиальными струйками, с узкими интерареями и ножкой, проходившей между створками. Об образе жизни оболеллид может свидетельствовать фотография, на которой видно, что *Obolella* обитала в полостях среди археоциатовых построек, прикрепляясь короткой массивной ножкой, проходившей между створками у заднего края (рис. 2а). В конце томмота и первой половине атдабана род *Obolella* широко распространился на всем пространстве переходной зоны, он встречается как в среднем течении рек Лена и Алдан, так и на севере — в горах Хараулах (табл. 1, 2; рис. 3). Но за пределами Сибирской платформы род еще не известен. В середине атдабанского века началась крупнейшая раннекембрийская трансгрессия (Розанов, 1984), и ареал оболеллид расширяется, а их таксономическое разнообразие начинает стремительно расти (табл. II, рис. 4). На Сибирской платформе, в Алтае-Саянской складчатой области и Забайкалье эти брахиоподы становятся весьма многочисленной группой. Среди них появилось несколько новых родов: *Sibiria* Gorjansky, 1977, *Monoconvexa* Pelman, 1977, *Magnicanalis* Rowell, 1962, *Bicia* Walcott, 1901 (табл. II). В среднем течении Лены в отложениях зон *Pagetiellus anabarus* и *Judomia* (атдабанский ярус) скопления разрозненных створок *Obolella* иногда образуют прослои мощностью 0,5–1см и протяженностью в несколько метров. В Забайкалье в георгиевской свите (верхняя часть атдабанского — низы ботомского ярусов) наблюдались скопления раковин *Magnicanalis* в виде ракушечной мостовой (рис. 2,б). Роды *Sibiria* и *Monoconvexa* за пределами Сибирской платформы не известны, хотя род *Sibiria* был широко распространен на данной территории, и в его составе описано пять видов. Тогда же, во второй половине атдабанского века, род *Obolella* проник в Северную Америку и, вероятно, дал начало роду *Alisina* Rowell, 1962. Появление древних оболеллид отмечается в Северной Африке (род *Brevipelta* Geyer, 1994), где они также в некоторых слоях являются породообразующим элементом (Geyer, 1994). Все оболеллиды в атдабанское время встречаются исключительно среди карбонатных или глинисто-карбонатных осадков, накапливавшихся в мелководных бассейнах приэкваториальной зоны.

На протяжении следующего ботомского века трансгрессия, начавшаяся в середине

Рис. 3. Географическое распространение отрядов Obolellida (черный треугольник) и Kutorginida (черный квадрат) в верхней половине томмотского и нижней половине атдабанского веков (палеогеографические реконструкции здесь и далее по McKerrow et al., 1992).

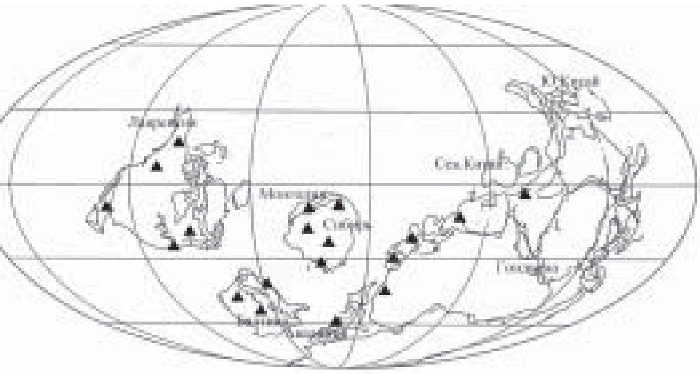


Рис. 4. Географическое распространение отряда Obolellida (черный треугольник) в верхней половине атдабанского — ботомском веках.

атдабана, достигла своего максимума; обширные мелководные эпиконтинентальные моря занимали огромные пространства, широко распространились карбонатные и терригенно-карбонатные фации, и вместе с ними продолжалось расселение брахиопод. Ботомские отложения с остатками оболеллид известны на западе и востоке Северной Америки, на Сибирской платформе, в Алтае-Саянской складчатой области, в Монголии и Забайкалье, в Казахстане и Средней Азии, в Северной Африке, Южной Европе и на Ближнем Востоке, на юге Австралии (табл. 2, рис. 4). Намечаются некоторые различия в составе оболеллид из разных регионов. На Сибирской платформе и прилегающих к ней районах Забайкалья и Дальнего Востока, особенно многочисленны были *Obolella, Sibiria, Bicia, Magnicanalis*. На территории Казахстана и Средней Азии эти роды отсутствовали. Их здесь заменяли представители рода *Ivshinella.* В Северной Африке широко распространился род *Brevipelta* (Geyer, 1994). В Северной Америке часто встречается род *Alisina*, но присутствуют также роды *Obolella* и *Bicia* (табл. II). Во второй половине ботомского века на территории Ближнего Востока появился самый молодой из известных родов оболеллид — *Trematobolus* Matthew, 1983. В течение тойонского века он широко распространился в Северной Африке, в Испании, известен на территории Сибирской платформы и на востоке Северной Америки (табл. 2, рис. 5). К концу амгинского яруса все оболеллиды вымерли.

Из представителей другого древнего отряда брахиопод — Kutorginida, тоже обладавших карбонатной раковиной, ранее всех, вероятно, появился род *Khasagtina* Ushatinskaya, 1988, описанный из верхов томмотского и низов атдабанского ярусов на северо-западе Монголии (Ushatinskaya, 1987) (табл. 2, рис. 3). Вероятно, близка к нему форма, описанная М. Кербером как Brachiopoda gen. et sp. indet из аналогов ботомского яруса в горах Монтань-Нуар Франции (Kerber, 1988). Наиболее известен в отряде род *Kutorgina* Billings, 1861, в составе которого описано около 20 видов. Первые находки куторгин указываются из отложений атдабанского яруса р. Кия и Горной Шории (Алтае-Саянская область), более поздние их находки известны на территории Германии в слоях *Lusatiops* (нижняя половина ботомского яруса). В течение второй половины раннего кембрия куторгины широко распространились во многих районах мира: в Алтае-Саянской области, Сибирской платформе, южном и северо-восточном Казахстане, Киргизии, Дальнем Востоке, Северном Китае (табл. 2, рис. 6). Они известны и в Северной Америке, как в западной ее части (Невада, Калифорния, Большой бассейн), так и на востоке (Аппалачи, п-ов Лабра-

Рис. 5. Географическое распространение отряда Obolellida (черный треугольник) в тойонском-амгинском веках.

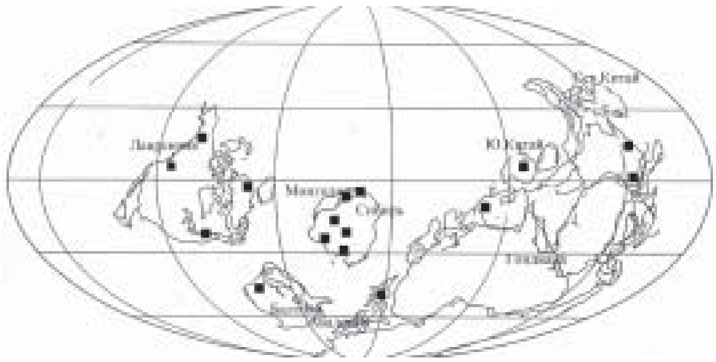
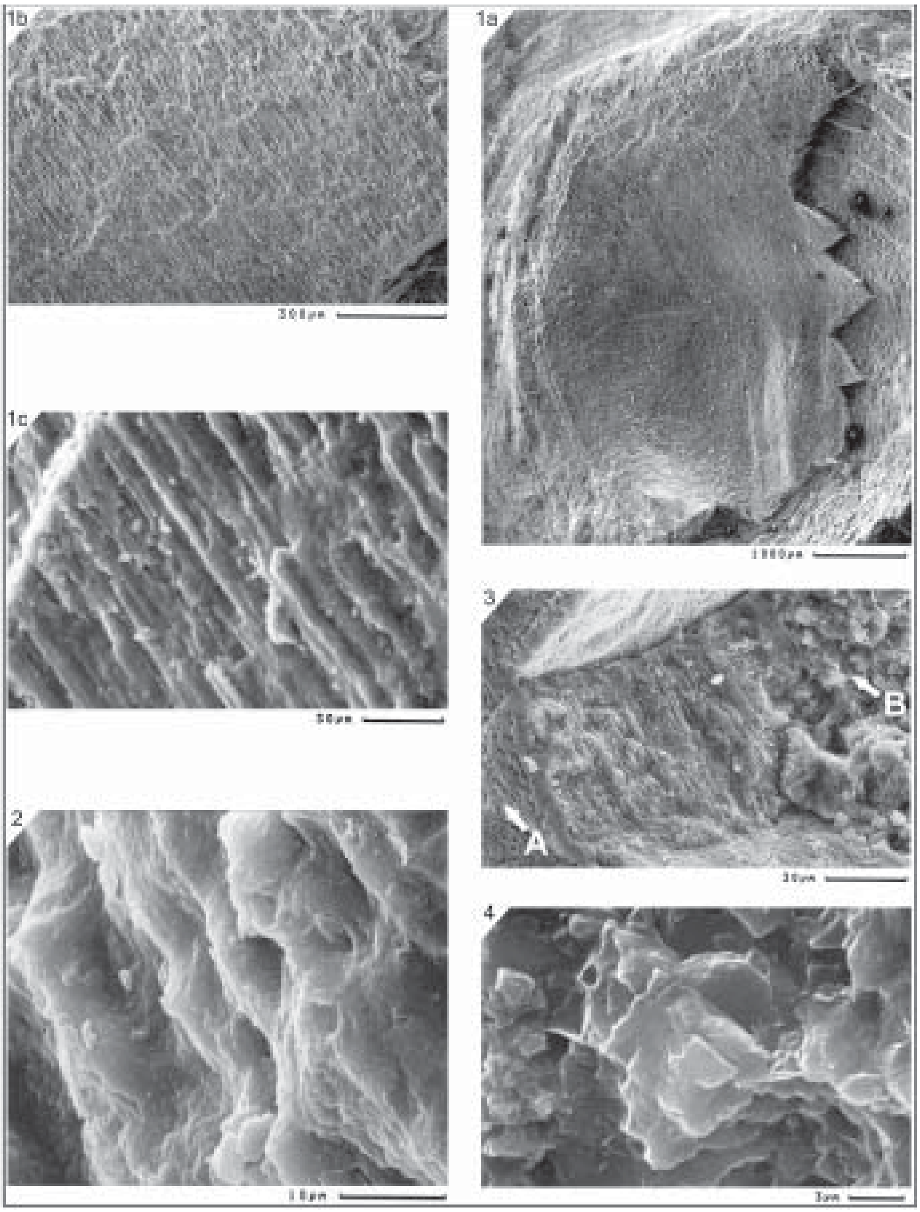


Рис. 6. Географическое распространение отряда Kutorginida (черный квадрат) во второй половине раннего и в начале среднего кембрия.

дор), а также на севере Гренландии. Самые поздние *Kutorgina* упоминаются из нижней половины среднего кембрия в Австралии и Южном Китае. Примечательно, что часто куторгины приурочены к доломитовым породам и несколько их местонахождений указывается на границе переходной и лагунной фациальных зон по краям Сибирского солеродного бассейна (Пельман и др., 1992). Возможно, эти брахиоподы были приспособлены к жизни в условиях анормальной солености. Во второй половине ботомского века в составе куторгинид появились новые роды — *Yorkia* Walcott, 1897 на востоке Северной Америки и *Agyrekia* Koneva, 1979 в Казахстане. Оба рода существовали в тойонском и амгинском веках; на протяжении этого времени они расширили свои ареалы (табл. 2). К середине среднего кембрия большинство куторгинид вымерло.

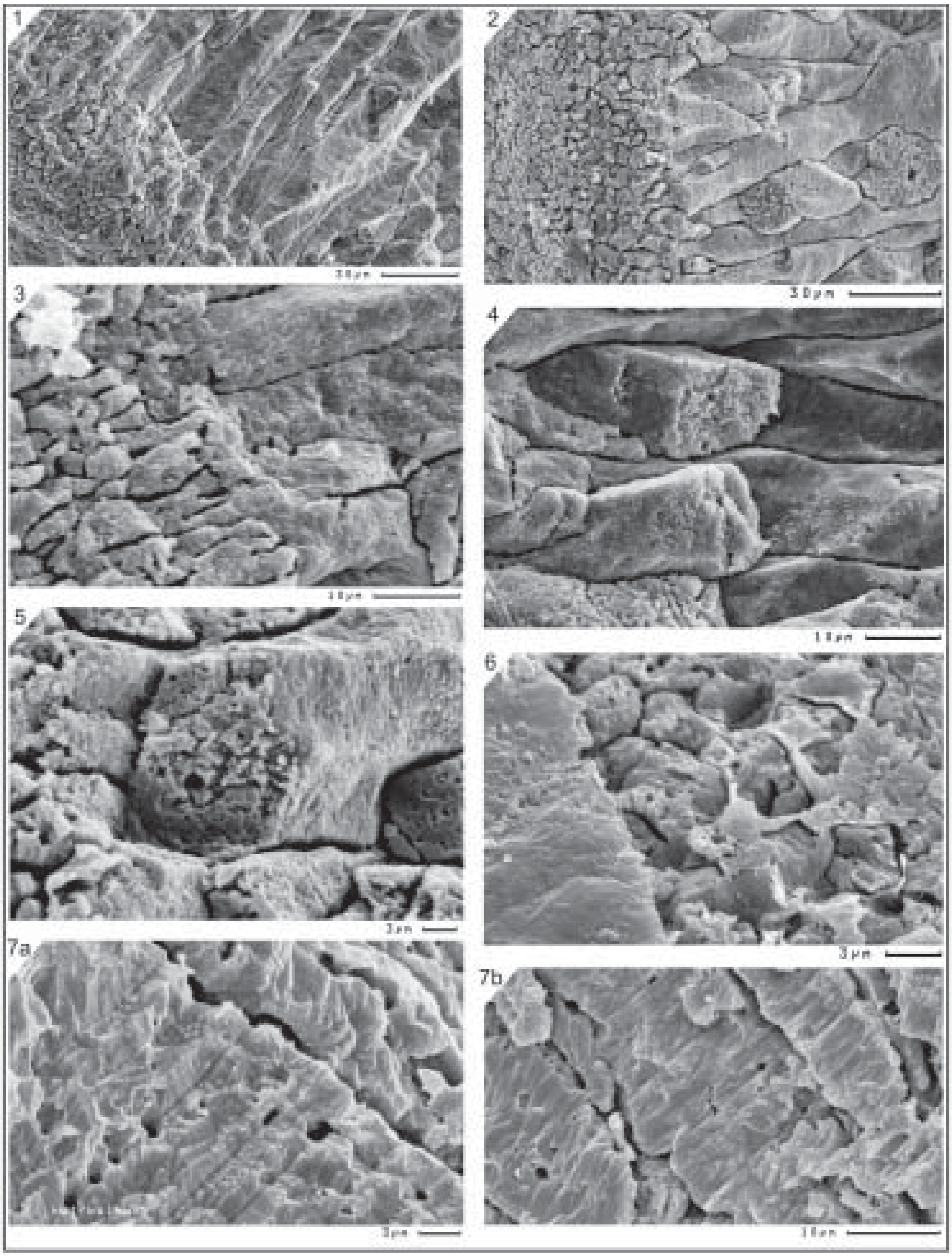
Представители этих древнейших отрядов долгое время рассматривались в составе беззамковых брахиопод в связи с тем, что у них отсутствовал четко выраженный замочный аппарат, состоящий из зубов и зубных ямок в задней части створок, который является важнейшей характеристикой для большинства брахиопод с карбонатной раковиной (Основы палеонтологии, 1960; Moore, 1965). Но и у оболеллид, и у куторгинид попытки

Таблица I



Фиг. 1–4. *Obolella chromatica* Billings; Сибирская платформа, бассейн р. Оленек, нижний кембрий, атдабанский ярус, зона *Judomia*; 1, 2 — ПИН, экз. № 4879/4; 1a — дорсальная створка: a — внутренняя поверхность, общий вид, макушка внизу, левый боковой край отколот, вдоль переднего и правого боковых краев — кайма, в пределах которой виден первичный слой (× 13); 1b — краевая кайма крупным планом × 67); 1 c — радиально ориентированные ламины первичного слоя (× 470); 2 — участок продольного скола дорсальной створки (× 2000); 3 — ПИН, экз. № 4879/1, дорсальная створка, продольный скол передне-бокового края; стрелкой с буквой A указана внешняя поверхность створки, стрелкой с буквой B указана вмещающая порода (× 500); 4 — ПИН, экз. № 4879/5, участок внутренней поверхности вентральной ? створки, ламина вторичного слоя со следами спирального роста (× 3300).

Таблица II



Фиг. 1–6. *Kutorgina pauciornata* Lermontova; 1–5 — Сибирская платформа, верхнее течение р. Лена, нижний — средний кембрий, ичерская свита; 1 — ПИН № 4879/11; вентральная створка, косой скол, внешняя поверхность створки находится в левом нижнем углу (× 500); 2–5 — ПИН, экз. № 4879/12, вентральная створка; 2 — косой скол, внешняя поверхность находится в левой части снимка (× 600), 3 — граница между мелкопризматическим (слева) и крупнопризматическим (справа) слоями (×1600), 4 — крупнопризматический слой (×1300), 5 — граница между

мелкопризматическим и крупнопризматическим слоями (×2000); 6 — ПИН, экз. № 4879/3, внешняя поверхность вентральной створки приполированная и протравленная слабым раствором уксусной кислоты; буквами на фотографии указаны: a — вторично доломитизированный участок раковины, b — окремненные оболочки призм, c — карбонат кальция, которым сложены призмы, (×3300); Сибирская платформа, Оленекское поднятие, среднее течение р. Хорбосуонка, нижний — средний кембрий, еркекетская свита. фиг. 7. *Kutorgina cingulata* Billings; ПИН, экз. № 4879/14, дорсальная створка, участки продольных сколов, видны поперечные диски, из которых состоят пластинки, составляющие призмы; толстые щели на фотографиях — границы призм; 7a — внешняя поверхность створки находится вверху слева (×2500); 7b — внешняя поверхность створки находится внизу справа (×1600); Сибирская платформа, нижнее течение р. Лены, западный склон хр. Туора-Сис; нижний кембрий, ботомский ярус, зоны *Bergeroniaspis — Bergeroniellus.*

жесткого сочленения створок предпринимались неоднократно. Структуры, выполняющие роль зубов, у них возникали параллельно в разных родах. Ч. Уолкотт (Walcott, 1912, pt. 2, c. 307) отмечал наличие выростов по краям отверстия для прохода ножки у *Obolella, Bicia* и *Trematobolus*, которые могли предотвращать смещение створок друг относительно друга. В.Ю. Горянский и Л.Е. Попов (1985) описали возникновение примитивного зубного аппарата у брахиопод из родов *Alisina* и *Trematobolus*, у которых для прохода ножки в макушке имелся форамен. У родов с ножкой, проходившей между створками, по их мнению, замковое сочленение отсутствовало. Однако у родов *Magnicanalis* и *Bicia* из верхнеатдабанских – нижнеботомских отложений Забайкалья также наблюдалось примитивное замковое сочленение (Ушатинская, 1988). При этом структуры, служащие для замкового сочленения, по месту расположения и характеру роста иногда удивительно напоминают те же образования у замковых брахиопод. У *Magnicanalis* это были разросшиеся передние края арей в брюшной створке, входившие в углубления в задней части спинной. Они, вероятно, выполняли наиболее важные функции замкового сочленения — предотвращение смещения створок друг относительно друга и четкое положение оси вращения. У рода *Bicia* зубное сочленение створок имели только взрослые экземпляры. На брюшных створках у них можно видеть, как возникала данная структура (рис.2, в–д). В той части раковины, которая соответствовала ранней стадии онтогенеза, линии роста были параллельны друг другу, и лишь на поздних стадиях роста линии, прилегавшие к желобку, начинали сильно выгибаться вперед, в результате чего и возникали зубы, которые не были соединены с дном створки. В спинных створках им соответствуют неглубокие ямки.

У рода *Kutorgina* также имелся примитивный тип жесткого сочленения створок (Попов, Тихонов, 1990; Popov et al., 1997). Куторгиновый аппарат сильно отличался от типичных зубов у палеозойских брахиопод. Он состоял из двух узких выступающих треугольных пропарей в спинной створке и соответствующих им двух глубоких желобков по краям псевдодельтидия в брюшной створке. Такой же тип сочленения створок присутствует у других представителей отряда Kutorginida — *Agyrekia* и *Yorkia* (Popov et al., 1997).

Можно сказать, что ранние брахиоподы неоднократно пытались приобрести способность жесткого сочленения створок, но эти попытки окончательно увенчались успехом лишь у настоящих замковых брахиопод. Кстати, у некоторых брахиопод с фосфатной раковиной у заднего края тоже возникали жесткие структуры, препятствовавшие смещению створок друг относительно друга, но широкого развития они не приобрели (Ушатинская, 1998).

Другим важным отличием древнейших карбонатных брахиопод из отрядов Obolellida и Kutorginida от типичных замковых брахиопод является микроструктура раковины.

Микроструктура стенки раковины оболеллид ранее была описана на примере рода

Trematobolus Matthev, 1893 (*T.pristinus bicostatus* Gorjansky, 1964) из верхов нижнего кембрия севера Сибирской платформы (Williams, Wright, 1970). По их данным раковина *Trematobolus* состояла из первичного и вторичного слоев. Первичный слой толщиной 35–40 мкм у изученных образцов был полностью перекристаллизован. Вторичный слой состоял из ламин и нодулей. Ламины представляют собою плоские пластинки длиной до 10 мкм и толщиной до 0,4 мкм, располагающиеся параллельно поверхности створки. Нодули являются телами полусферической или овальной формы до 8мкм в длину, выполненные грубокристаллическим кальцитом, они, вероятно, сингенетичны ламинам. По мнению А. Вильямса и А. Райта, при жизни ламины были отделены друг от друга протеиновыми перегородками, и их рост происходил по спирали, как у ламин вторичного слоя дорсальной створки современной краниицы *Neocrania anomalia* Muller (Williams, Wright, 1970, табл. 6, фиг 3, 4). Нодули могли быть местами локализации временных выростов внешнего эпителия, связывавших раковину с мягким телом.

Позднее Я. Е. Малаховская (2003) описала микроструктуру раковины *Obolella chromatica* Billings 1861 из верхней части атдабанского яруса (зона *Judomia*) севера Сибирской платформы, т.е. одного из самых древних известных представителей отряда Obolellida. Как и у *Trematobolus*, стенка раковины у *Obolella* состояла из первичного и вторичного минеральных слоев. В коллекции есть один экземпляр дорсальной створки с сохранившимся первичным слоем, который виден в пределах краевой каймы. Он построен радиально ориентированными ламинами длиной до 70–80 мкм и шириной 5–10 мкм (табл. I, фиг. 1) Вторичный слой, слагающий всю остальную толщину раковины, подобно вторичному слою *Trematobolus* и *Neocrania*, состоял из ламин, ориентированных параллельно внешней поверхности створки и отделенных друг от друга тонкими полыми щелями (табл. I, фиг. 3). Ламины представляют собою пластинки субромбоэдральной формы, 10 мкм в поперечнике и 0,2–0,3 мкм в толщину, со следами спирального роста (табл. I, фиг. 4). Они группируются в слои толщиной 3–5 мкм и протяженностью не менее 60–70 мкм, также параллельные внешней поверхности створки. Как и отдельные ламины, слои разделены отчетливыми, протяженными полыми щелями, к которым приурочены полости линзовидной или полусферической формы. На сколах различной ориентации форма и размеры полостей (до 3 мкм в высоту, до 7–8 мкм в длину) не меняются. Полости и ближайшие к ним ламины образуют единую в структурном плане картину: ламины облекают полости или утыкаются в них под очень острым углом (табл. I, фиг. 2). По всей видимости полости и ламины сингенетичны. Вероятно, тонкие щели между отдельными ламинами и отчетливые протяженные щели с полостями, разделяющие слои ламин, являются следами растворившихся в процессе диагенеза протеиновых перегородок. Полости скорее всего соответствуют нодулям у *Trematobolus* (Williams, Wrigth, 1970). При жизни они являлись местами локализации временных выростов внешнего эпителия. Вентральная и дорсальная створки *Obolella* по микроструктуре не различаются.

Таким образом, представители отряда Obolellida характеризуются ламинарным способом секреции раковины, который сложился не позднее атдабанского времени. Близкий способ секреции раковины наблюдается у современных краниид.

До последнего времени предполагалось, что стенка раковины у всех представителей отряда Kutorginida имеет фиброзный вторичный слой по аналогии со строением раковины у раннекембрийского рода *Nisusia* (семейство Nisusiidae), который ранее рассматривался в составе отряда Orthida, а в последнем издании Treatise on invertebrate paleontology (Williams et al., 2000, с. 208) отнесен к отряду Kutorginida. Одному из авторов данной статьи удалось изучить строение раковины рода *Kutorgina* на примере четырех его видов (Малаховская, в печати), происходящих из ботомского, тойонского и амгинского ярусов Сибирской платформы (*K. lenaica* Lermontova, *K. cingulata* Billings, *K.* cf. *pauciornata* Lermontova и *K.* cf. *flerovae* Lermontova). Оказалось, что раковина у *Kutorgina* имеет совсем иное строение, чем у *Nisusia*.

Стенка раковины у всех изученных куторгин построена призмами, ориентированными относительно внешней поверхности створки под углами, близкими к прямому. Выделяются два слоя, различающиеся по размерам призм: внешний — «мелкопризматический», толщиной 40–60 мкм, и внутренний — «крупнопризматический», занимающий оставшуюся часть створки. Возможно, они соответствуют первичному и вторичному слою брахиопод. Внешний слой построен призмами длиной до10–15 мкм, и диаметром до 4–6 мкм. Внутренний слой сложен призмами длиной около 100 мкм и диаметром от 10 мкм (табл. II, фиг. 1,2,3,5). У призм неровные и не параллельные стенки, поперечные сечения их — четырех-, пяти-, шестиугольные или более сложной формы (табл. II, фиг 4) . Соседние призмы отделены друг от друга продольными щелями, вероятно, оставшимися от растворившихся органических оболочек, в которые призмы были заключены при жизни. В коллекции есть экземпляр вентральной створки *K. pauciornata*, в раковине которого сохранились оболочки призм благодаря тому, что в раннем диагенезе они были частично замещены кремнеземом (табл. II, фиг. 6). Боковые стенки призм часто несут поперечную штриховку. По-видимому, призмы состоят из поперечных дисков толщиной 1–0,5 мкм; последние в свою очередь сгруппированы в пластинки толщиной 5–10 мкм, отделенные друг от друга тонкими щелями, тоже оставшимися от прижизненных органических перегородок (табл. II, фиг. 7).

Строение стенки раковины у представителей рода *Kutorgina* можно назвать призматическим. Близкий тип строения скелетной ткани известен у ряда брахиопод со «стандартным типом секреции» (Williams, 1968). Призмы внешнего «мелкопризматического» слоя куторгин напоминают так называемые «игольчатые» или «субигольчатые» кристаллические элементы, слагающие первичный слой стенки раковины некоторых атрипид (Комаров, 1997) и атиридид (Грунт, 1982). Вторичный, фиброзный, слой многих групп замковых брахиопод также нередко заключает линзы, состоящие из призм. Обычно такие линзы приурочены к местам прикрепления мускульных волокон, к макушечному утолщению, к некоторым частям внутренних структур створок. Самостоятельный призматический слой, называемый третичным, впервые появляется у *Meristina tumida* (Dalman) из силурийских отложений Готланда (MacKinnon, 1974). У более поздних спириферид, атрипид, атиридид, ринхонеллид, теребратулид третичный слой возникает, по мнению ряда авторов (Смирнова, 1984; Грунт, 1982 и др.), на разных уровнях эволюции неоднократно и независимо. Его происхождение Вильямс (Williams, 1968) объясняет связанными с геронтоморфозом физиологическими изменениями в секреторном режиме, выраженными в ускорении секреции карбоната, и приостановкой формирования протеиновых оболочек.

Представляется, что если строение «мелкопризматического» слоя у куторгинид близко к строению первичного слоя некоторых брахиопод (атрипид, атиридид), то «крупнопризматический» слой не похож на третичный призматический слоя замковых брахиопод со «стандартным типом секреции», потому что он слагает раковину, начиная с ранней стадии ее развития, и потому что призмы у куторгин были заключены в протеиновые чехлы и внутри себя содержали протеиновые перегородки, т.е. характер секреции вторичного слоя у куторгинид по сравнению с остальными группами карбонатных брахиопод был иной.

Таким образом, древнейшие брахиоподы с карбонатной раковиной появились в самом начале фанерозоя вместе с первыми скелетными организмами и в течение раннего кембрия широко расселились по земному шару. К середине среднего кембрия все они вымерли. В строении заднего края и в микроструктуре их раковин встречаются признаки, которые по отдельности позднее иногда наблюдались у более молодых отрядов фанерозойских брахиопод — явление архаического многообразия, весьма распространенное на начальных этапах эволюции.

Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы», РФФИ (проект 6-04-48329) и Научной школы НШ-.974.2003.5.

Авторы благодарны старшему инженеру кабинета электронной микроскопии Палеонтологического института Л.Т.Протасевичу за помощь при работе на электронном сканирующем микроскопе и инженеру А.В. Мазину за содействие при фоторaботах.

Литература

Аксарина Н.А., Пельман Ю.Л. 1978. Кембрийские брахиоподы и двустворчатые моллюски Сибири. М.: Наука. 146 с.

Горянский В.Ю. 1977. Новые раннекембрийские оболеллиды Восточной Сибири // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Наука. С. 99–100.

Горянский В.Ю. Егорова Л.И., Савицкий В.Е. 1964. О фауне нижнего кембрия северного склона Анабарского щита // Учен. записки НИИГА. Палеонтология и биостратиграфия. Вып.4. С. 5–30.

Горянский В.Ю., Конева С.П. 1983. Нижнекембрийские беззамковые брахиоподы хребта Малый Каратау // Биостратиграфия и палеонтология нижнего и среднего кембрия Северной Азии. М.: Наука. С. 128–138.

Горянский В.Ю., Попов Л.Е. 1985. Морфология, систематическое положение и происхождение беззамковых брахиопод с карбонатной раковиной // Палеонтол. журн. № 3. С. 3–14.

Грунт Т. А. 1982. Микроструктура раковины брахиопод отряда атиридида // Палеонтол. журн. № 4. С. 21–35.

Журавлева И.Т., Конюшков К.Н., Розанов А.Ю. 1964. Археоциаты Сибири. Двусторонние археоциаты. М.: Наука. 151 с.

Комаров В.Н. 1997. Девонские атрипиды Закавказья. М.: Наука. 195 с.

Конева С.П. 1979. Стенотекоиды и беззамковые брахиоподы нижнего и низов среднего кембрия Центрального Казахстана. Алма-Ата: Наука. 123 с.

Малаховская Я.Е. 2003. Микроструктура стенки раковины рода Obolella Billings, 1861 // Палеонтол. журн. № 5. С. 38–42.

Малаховская Я.Е. Микроструктура стенки раковины рода Kutorgina Billings, 1861 // Палеонтол. журн., в печати.

Николаева И.В. 1981. Фациальная зональность химического состава минералов группы глауконита и определяющие ее факторы // Минералогия и геохимия глауконита. Новосибирск: Наука. С. 4–40.

Основы палеонтологии. Мшанки. Брахиоподы. 1960. / Т.Г. Сарычева (ред.). М.: Изд-во АН СССР. 343 с.

Пельман Ю.Л. 1977. Ранне- и среднекембрийские беззамковые брахиоподы Сибирской платформы. Новосибирск: Наука. 168 с.

Пельман Ю.Л. 1983. Тип брахиоподы // Ярусное расчленение нижнего кембрия Сибири: Атлас окаменелостей. М.: Наука. С. 147–155.

Пельман Ю.Л., Аксарина Н.А., Конева С.П., и др. 1992. Древнейшие брахиоподы территории Северной Евразии. Новосибирск: ОИГГиМ РАН. 145 с.

Попов Л.Е., Тихонов Ю.А. 1990. Раннекембрийские брахиоподы из Южной Киргизии // Палеонтол. журн. № 3. С. 33–45.

Розанов А.Ю. 1980. Центры происхождения кембрийских фаун // Межд. Геол. конгресс. 26-я сессия. Палеонтология. Стратиграфия. Доклады. М.: Наука. С. 30–34.

Розанов А.Ю. 1984. Некоторые аспекты изучения био- и палеогеографии раннего кембрия // Межд. Геол. конгресс. 27-я сессия. Секция С02. Палеонтология. Докл. Т. 2. М.: Наука. С. 85–93.

Смирнова Т. Н . 1984. Раннемеловые брахиоподы: (Морфология, систематика, филогения, значение

для биостратиграфии и палеозоогеографии). М.: Наука. 200 с.
Стратиграфия верхнедокембрийских и кембрийских отложений запада Восточно-Европейской платформы. 1979. М.: Наука. 234 с.
Ушатинская Г.Т. 1987. Необычные беззамковые брахиоподы из нижнего кембрия Монголии // Палеонтол. журн. № 2. С. 62–68.
Ушатинская Г.Т. 1988. Оболеллиды (брахиоподы с замковым сочленением створок) из нижнего кембрия Забайкалья // Палеонтол. журн. № 1. С. 34–39.
Ушатинская Г.Т. 1998. «Зубастые» беззамковые брахиоподы из среднего кембрия Сибири и Казахстана // Палеонтол. журн. № 5. С. 38–42.
Ярусное расчленение нижнего кембрия. Стратиграфия. 1984. М.: Наука. 184 с.
Brock G.A. 1998. Middle Cambrian articulate brachiopods from the southern New England fold belt, northeastern N.S.W. Australia // J. Paleontol. Vol. 72. No. 4. P. 604–619.
Cooper G.A. 1976. Lower Cambrian brachiopods from the Rift valley (Israel and Yordan) // J. Paleontol. Vol. 50. № 2. P. 269–289.
Freyer G. 1981. Die unterkambrische Brachiopodenfauna des Gorlitzer Schiefergebirges // Abhandl. Berichte Naturkundemus. Gorlitz. Bd. 54. Hf. 5. S.1–20.
Geyer G. 1994. A new obolellid brachiopod from the Lower Cambrian of Morocco // Palaeontology. Vol. 68. Pt 5. P. 995–1002.
Geyer G. 1995. Mediterranean representatives of the obolellid Trematobolus Matthew (Brachiopoda) and a review of the genus // Palaontol. Z. Bd.69. Hf. 1–2. S.181–211.
Geyer G., Mergl M. 1997. Protortacean brachiopods from the Middle Cambrian of Morocco // J. Paleontol. Vol. 71. No. 5. P. 791–811.
Gil Cid M.-D., Melou M. 1985–1986. Brachiopodes du Cambrien moyen de Zafra (Province de Badajos, Espaigne) // Geol. Mediterr. T.12–13. No. 3–4. P.197–205.
Huang Y., Wang H., Zhao Y. et al. 1994. Brachiopods from Early-Middle Cambrian Kaili Formation in Taijiang, Guizhou // Acta Paleontol. Sinica. Vol. 33. No. 3. P. 342–347.
Kerber M. 1988. Microfossilien aus Unterkambrischen Gesteien der Montagne Noire, Frankreich // Palaeontographica. Abt. A. Bd. 202. S.127–203.
Landing E.1988. Lower Cambrian of Eastern Massachusetts: stratigraphy and small shelly fossils // J. Paleontol. Vol. 62. No. 5. P. 661–695.
Laurie J.R. 1986. Phosphatic fauna of the Early Cambrian Todd River Dolomite, Amadeus Basin, Central Australia // Alcheringa. Vol.10. P. 431–454.
Linan E., Mergl.M. 1982. Lower Cambrian brachiopods of Sierra Morena, SW Spain // Roy. Soc. Espanola Hist. Nat. (Geol.). Vol. 80. P. 207–220.
Lochman Ch. 1956. Stratigraphy, paleontology, and paleogeography of the Elliptocephala asaphoides strata in Cambridge and Hoosick Quadrangles, New Yourk // Bull. Geol. Soc. Amer. Vol.67. P. 1331–1396.
McKerrow W.S., Scotese C.R., Brasier M.D. 1992. Early Cambrian continental reconstructions // J. Geol. Soc. London. Vol. 149. P. 599–606.
Mackinnon D.J. 1974. The shell structure of spiriferide Brachiopoda // Bull. Mus.Nat. Hist. Geol. Vol. 25. No. 3. P.189–261.
Mackinnon D.I. 1983. A late Middle Cambrian orthide-kutorginide brachiopod fauna from northwest Nelson, New Zealand// New Zealand J. Geol. and Geophys. Vol. 26. P. 97–102.
Mergl M. 1988. Inarticulate brachiopods of early Middle Cambrian age from the High Atlas, Marocco // Vest. Ustred. Ust. geol. Vol. 63. No. 5. P. 291–295.
Mergl M., Linan E. 1986. Some Cambrian brachiopods of the Cordillera Iberica and their biostratigraphical significance// Mem. Jornadas Paleontol. Colleccion Actas 5. Zaragossa. P. 159–180.
Moore R.C. (ed.). 1965. Treatise on invertebrate palaeontology, Pt H, Brachiopoda. Vol. 1. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press. 521 p.
Popov L.E., Holmer L.E., Rowell A.J. et al. 1997. Early Cambrian brachiopods from North Greenland// Palaeontology. Vol. 40. Pt 2. P. 337–354.
Roberts J., Jell P.A. 1990. Early Middle Cambrian (Ordian) brachiopods of the Coonigan Formation, western New South Wales // Alcheringa. Vol. 14. P. 257–309.
Rowell A.J. 1962. The genera of the brachiopod superfamilies Obolellacea and Siphonotretacea // J.

Paleontol. Vol. 36. No. 1. P. 136–152.

Rowell A.J. 1977. Early Cambrian brachiopods from the southwestern Great Basin of California and Nevada // J. Paleontol. Vol. 51. No. 1. P. 68–85.

Rozanov A.Yu., A.Yu. Zhuravlev. 1992. Lower Cambrian fossil records of the Soviet Union // Lipps J.H. and Signor P.W. (eds.). Origin and early evolution of the Metazoa. N. Y.: Plenum Press. P. 205–281.

Stewart J.H., McMenamin M., Morales-Ramires J.M. 1984. Upper Proterozoic and Cambrian rocks in the Caborca Region, Sonora, Mexico. Physical stratigraphy, biostratigraphy, paleocurrent studies and regional relations // US Geol. Surv. Prof. Pap. No. 1309. P. 1–36.

Triparti C., Jangpangi B.S., Bhatt D.K., et al. 1984. Early Cambrian brachiopods from ‘Upper Tal’, Mussoorie syncline, Dehradun district, Uttar Pradesh, India // Geophytology. Vol. 14. No. 2. P. 221–227.

Walcott Ch. D. Cambrian Brachiopoda // Monogr / US Geol. Surv. 1912. Vol. 51. Pt. 1 (text) 872 p.; Pt.2 (plates). 363 p.

Williams A. 1968. Evolution of the shell structure of articulate brachiopods // Spec. Pap. Palaeontol. Assoc. London. No. 2. P. 1–55.

Williams A., Brunton C.H.C., Carlson S.J. (eds.). 2000. Treatise on шnvertebrate зaleontology. Pt H. Brachiopoda. Vol. 2. Lawrence: Geol. Soc. Amer. Univ. Kansas Press. 423 p.

Williams A., Wright A. D. 1970. Shell structure of the Craniacea and other calcareous inarticulate brachiopoda. L.: Palaeontol. Assoc. 50 p.