

УДК [564.853:551.736.3]:577.95

ОНТОГЕНЕЗ ПОЗДНЕПЕРМСКИХ ТЕРЕБРАТУЛИД СЕМЕЙСТВА BEECHERIIDAE SMIRNOVA (BRACHIOPODA)

© 2009 г. Т. Н. Смирнова

Московский государственный университет

e-mail: tatsmirn@mtu-net.ru

Поступила в редакцию 23.10.2007 г.

Принята к печати 15.01.2008 г.

Изучение онтогенетических изменений кардиналия и брахидия у родов *Beecheria* Hall et Clarke, 1893 и *Calycelasma* Smirnova, 2007 (семейство *Beecheriidae*) позволило установить сложное развитие брахидия, соответствующее ангустириридному типу, и формирование круральных пластин, замещающих наружные замочные пластины на ранних стадиях.

Наличие рода *Beecheria* Hall et Clarke, 1893 в казанских отложениях Русской платформы было обнаружено А.Д. Григорьевой (1967), описавшей новый вид *Beecheria netschajewi*. Ею высказывалось предположение о том, что большая часть позднепермских теребратулид Русской платформы, относимых ранее к роду *Dielasma* King, 1859, принадлежит роду *Beecheria*. Более поздние исследования (Смирнова, 2001; Smirnova, 2007) подтвердили это предположение. Род *Beecheria* известен с карбона, где он встречается довольно часто, значительно более редкие находки известны в нижней и средней перми. Ф. Стэли (Stehli, 1956) не исключал появление в позднем палеозое специализированных и генерализованных потомков *Beecheria*, что оказалось справедливым для позд-

ней перми Русской платформы. В казанском ярусе Русской платформы было выявлено значительное разнообразие представителей семейства *Beecheriidae* Smirnova, 2004: роды *Beecheria* (4 вида), *Sokelasma* Smirnova, 2004 (4 вида), *Calycelasma* Smirnova, 2007 (1 вид) и *Tarpetulasma* Smirnova, 2007 (1 вид). Морфологическое разнообразие бичериид закладывается во время формирования круральных пластин, определения расстояния между круральными пластинами и внутренними примочными гребнями, становления выраженности дорсальной септы, определяющей характер септалия.

Онтогенез бичериид изучался на материале, собранном из отложений нижеказанского подъя-

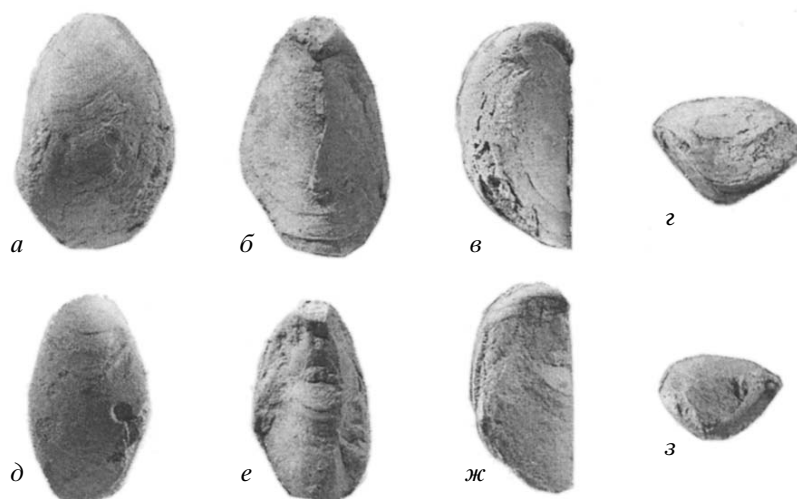


Рис. 1. *Beecheria curva* sp. nov.; *a-z* – голотип ПИН, № 4898/2580: *a* – брюшная створка, *б* – спинная створка, *в* – вид сбоку, *z* – передний край; *д-з* – экз. ПИН, № 4898/2585: *д* – брюшная створка, *е* – спинная створка, *ж* – вид сбоку, *з* – передний край; все раковины изображены в натуральную величину. Верхняя пермь, нижеказанский подъярус; Самарская область, с. Чувашский Байтуган.

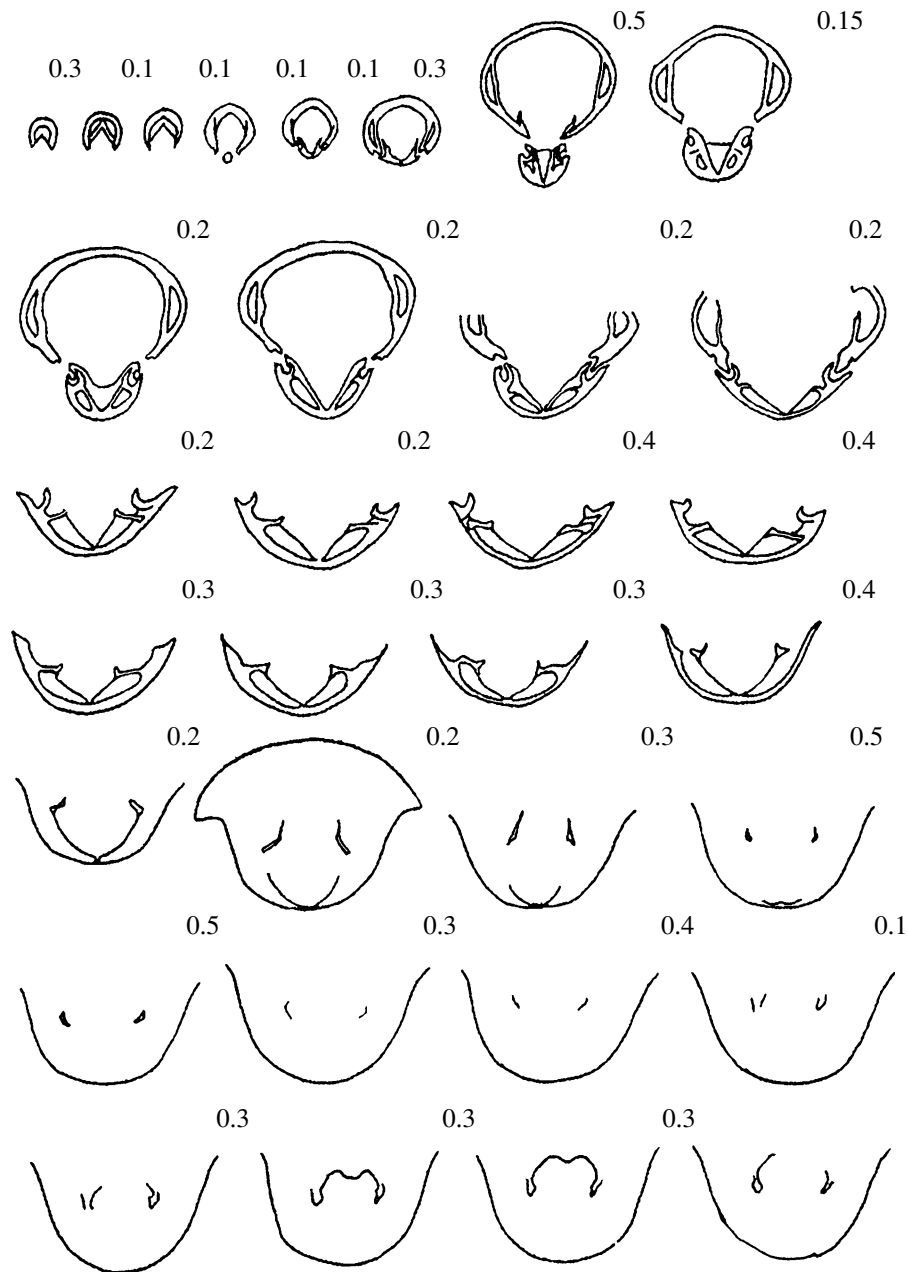


Рис. 2. *Beecheria curva* sp. nov.; экз. ПИН, № 4898/2586; серия поперечных срезов через раковину длиной 20 мм; цифрами обозначено расстояние между сечениями в мм. Местонахождение см. рис. 1.

яруса востока Русской платформы, – по новому виду *Beecheria curva* sp. nov. из Самарской области, с. Камышла, и виду *Calycelasma kalaschnikovi* Smirnova, 2007 из бассейна р. Сок, с. Чувашский Байтуган.

Автор выражает искреннюю признательность сотрудникам ПИН РАН Т.А. Грунт, А.А. Мадисон, Н.К. Есауловой (Казанский государственный университет), Н.В. Калашникову (Институт геологии Коми, г. Сыктывкар) за предоставленные коллекции.

Коллекция, использованная в работе, хранится в Палеонтологическом институте РАН, № 4898.

О Т Р Я Д T E R E B R A T U L I D A

НАДСЕМЕЙСТВО
COMPOSITELASMATOIDEA SMIRNOVA, 2006

СЕМЕЙСТВО BEECHERIIDAE SMIRNOVA, 2004

Род *Beecheria* Hall et Clarke, 1893

Beecheria curva Smirnova, sp. nov.

Название вида *curva* lat. – изогнутая.

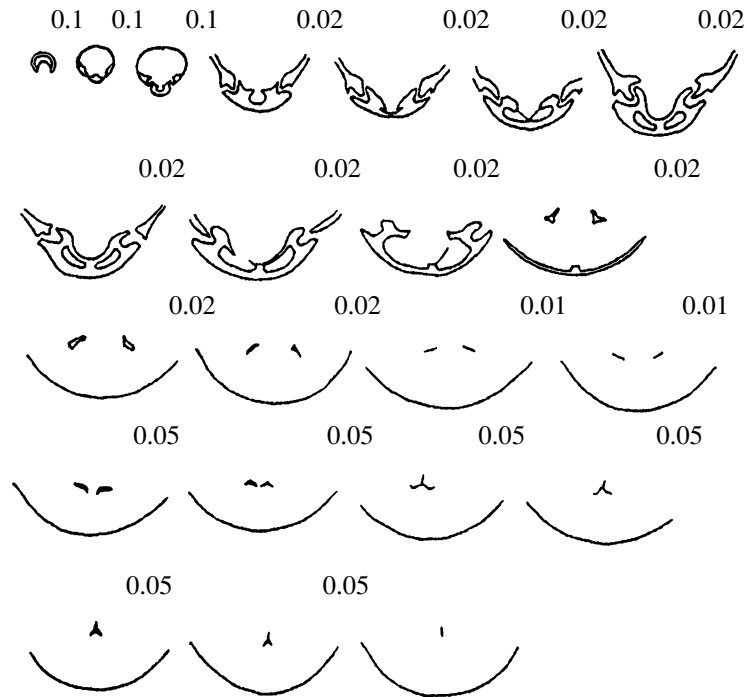


Рис. 3. *Baecheeria curva* sp. nov.; экз. ПИН, № 4898/2587; серия поперечных срезов через раковину длиной 2.8 мм; цифрами обозначено расстояние между сечениями в мм. Местонахождение см. рис. 1.

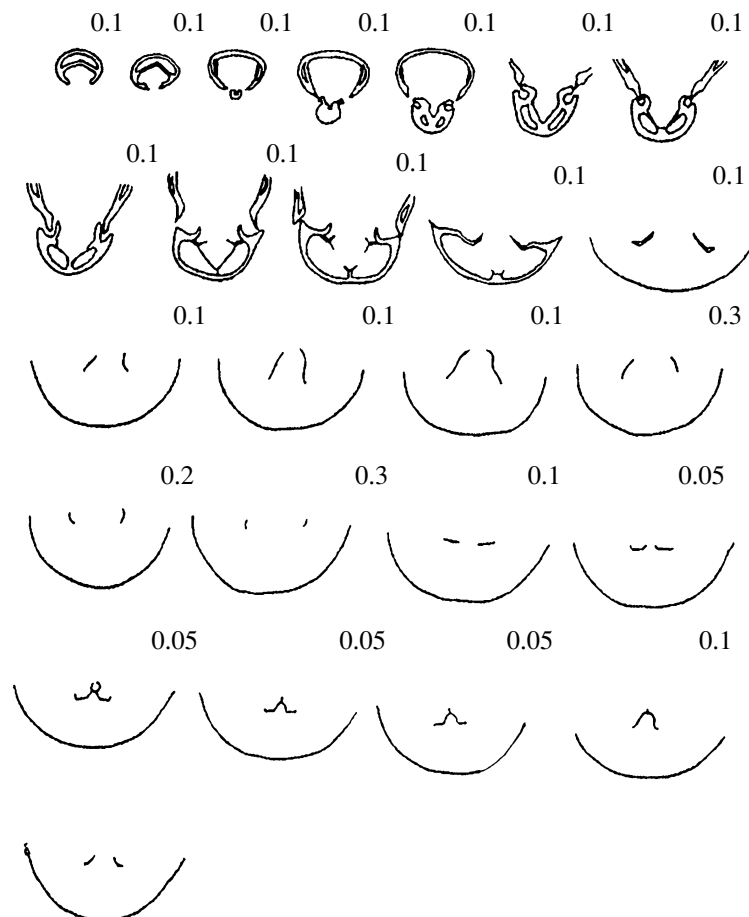


Рис. 4. *Baecheeria curva* sp. nov.; экз. ПИН, № 4898/2588; серия поперечных срезов через раковину длиной 7 мм; цифрами обозначено расстояние между сечениями в мм. Местонахождение см. рис. 1.

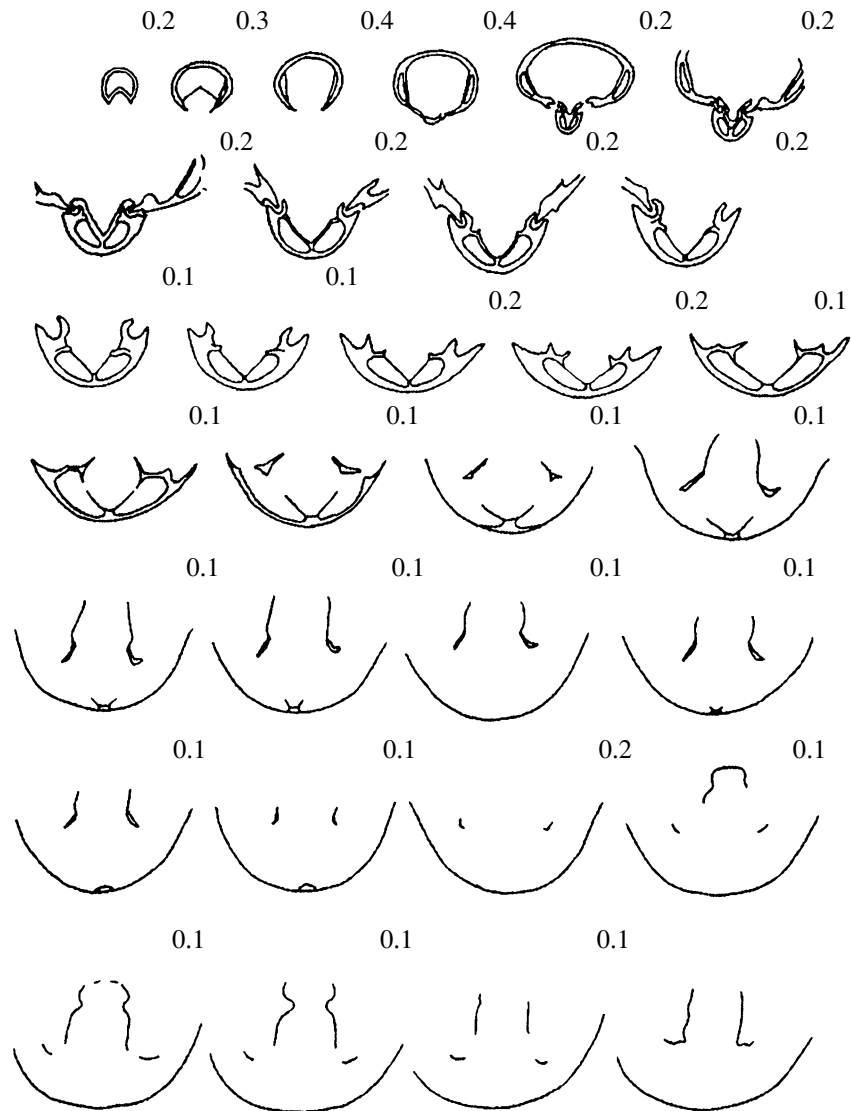


Рис. 5. *Beecheria curva* sp. nov.; экз. ПИН, № 4898/2589; серия поперечных срезов через раковину длиной 12.8 мм; цифрами обозначено расстояние между сечениями в мм. Местонахождение см. рис. 1.

Г о л о т и п – ПИН, № 4898/2580, целая раковина; восток Русской платформы, Самарская область, р. Сок, с. Камышла; верхняя пермь, нижнеказанский подъярус.

О п и с а н и е (рис. 1–5). Крупные раковины удлинненно-овальных очертаний с сильновыпуклой и сильноизогнутой в продольном сечении брюшной створкой, несущей синус на переднем крае, килевидной спинной створкой с узкой, дуговидной передней комиссурой. Боковые комиссуры крутодуговидные. Замочный край длинный, сильноизогнутый. Наибольшая ширина находится в передней трети раковины, наибольшая толщина – посередине. Брюшная створка значительно более выпуклая, чем спинная, сильноизогну-

тая в продольном и в меньшей степени в поперечном сечении. Узкий, неглубокий синус просматривается в передней трети створки. Передний край оттянут дорсально в виде узкого, выступающего язычка. Макушка массивная, высокая, сильнозагнутая, с большим лабиальным фораменом, почти касается спинной створки. Ложная аррея высокая, слабоогнутая, ограниченная округленными макушечными киями. Апикальный угол 62–70°. Спинная створка крышевидно изогнутая, килевидная в средней части, с уплощенными, взаимно перпендикулярными боками. Килевидное возвышение наблюдается по всей длине спинной створки, оно немного расширяется в передней трети раковины.

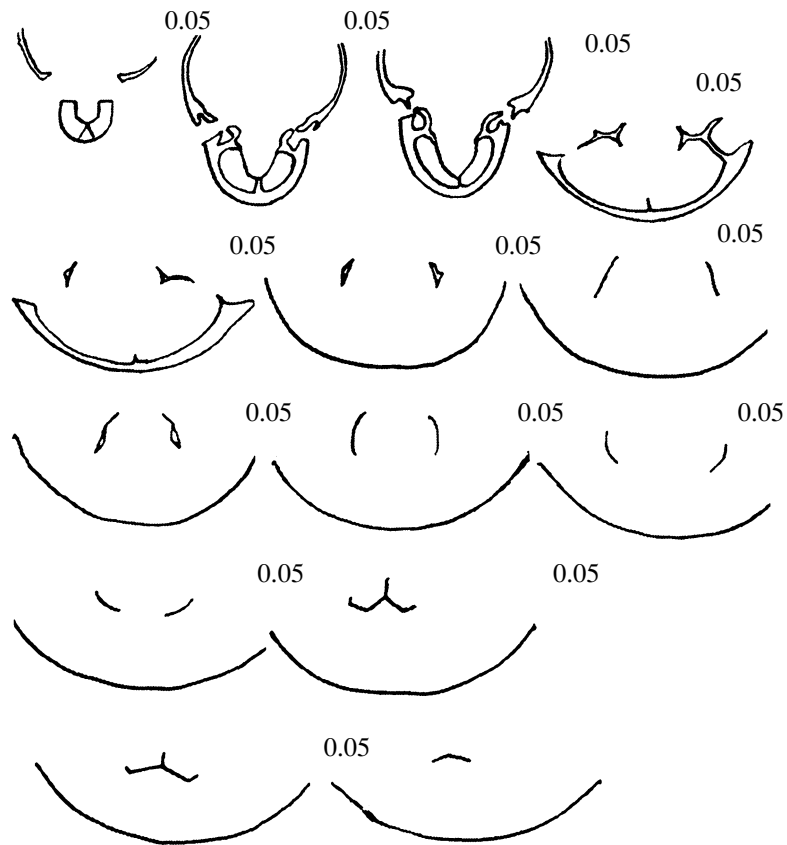


Рис. 6. *Calyculasma kalaschnikovi* Smirnova, 2007; экз. ПИН, № 4898/2590; серия поперечных срезов через раковину длиной 4.5 мм; цифрами обозначено расстояние между сечениями. Верхняя пермь, нижеказанский подъярус; бассейн р. Сок, с. Камышла.

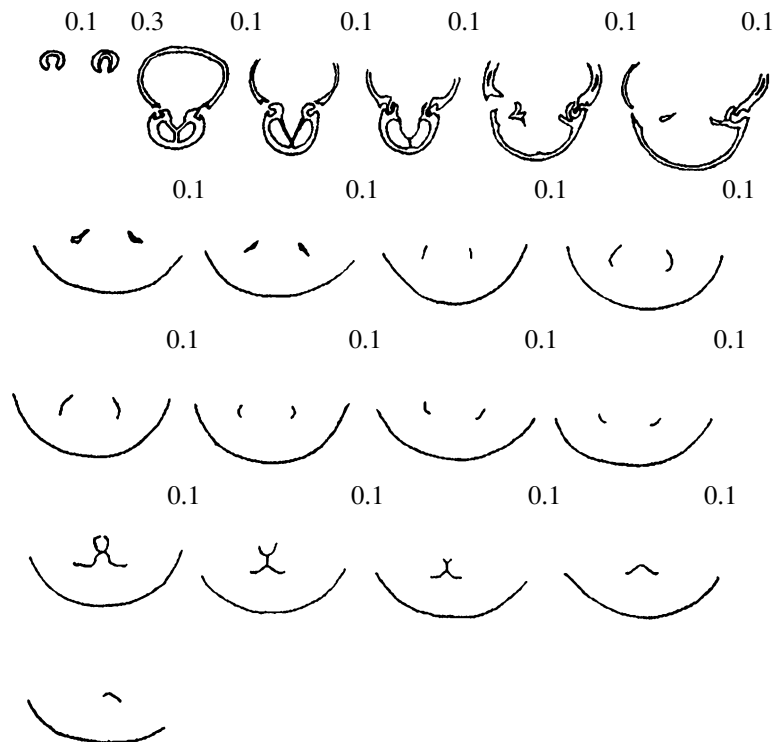


Рис. 7. *Calyculasma kalaschnikovi* Smirnova, 2007; экз. ПИН, № 4898/2590; серия поперечных срезов через раковину длиной 6 мм; цифрами обозначено расстояние между сечениями в мм. Местонахождение см. рис. 6.

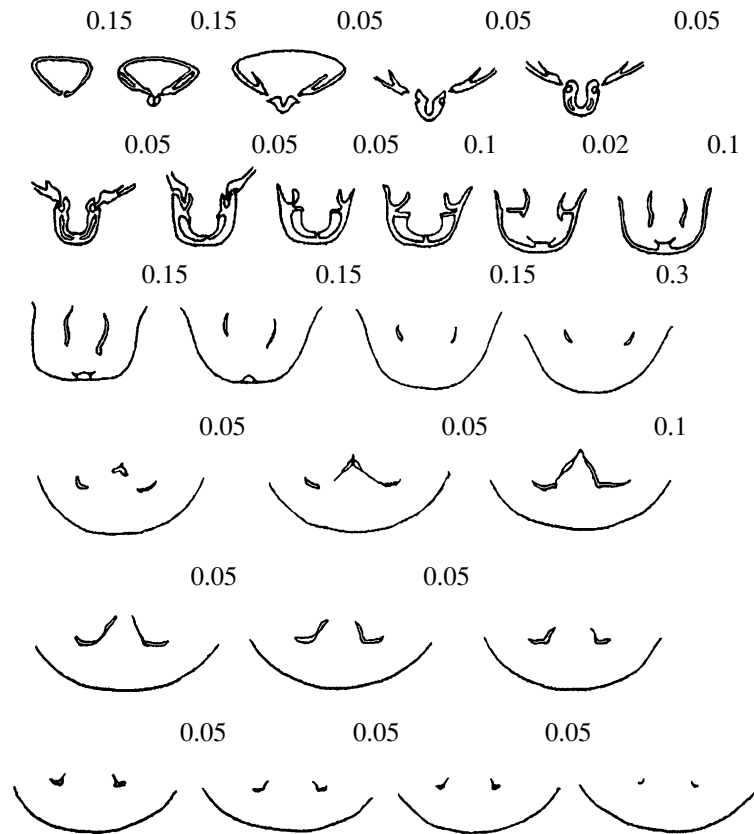


Рис. 8. *Calyccelasma kalaschnikovi* Smirnova, 2007; экз. ПИН, № 4898/2592; серия поперечных срезов через раковину длиной 8 мм; цифрами обозначено расстояние между сечениями в мм. Местонахождение см. рис. 6.

Размеры в мм и отношения:

| Экз. № | Д | Ш | Т | Ш/Д | Т/Д |
|-----------|------|------|------|------|------|
| Голотип | | | | | |
| 4898/2580 | 33.5 | 22.3 | 16.3 | 0.66 | 0.49 |
| 4898/2581 | 31.0 | 21.8 | 14.8 | 0.70 | 0.48 |
| 4898/2585 | 27.6 | 16.0 | 12.0 | 0.58 | 0.43 |
| 4898/2582 | 26.4 | 20.5 | 12.5 | 0.77 | 0.47 |
| 4898/2583 | 26.8 | 16.2 | 10.0 | 0.61 | 0.37 |
| 4898/2584 | 20.0 | 12.2 | 9.3 | 0.61 | 0.46 |

Внутреннее строение. Ножной воротничок остро-угловатый, широкий, касается вершиной стенки брюшной створки. Зубные пластины массивные, длинные, слабо расходящиеся. Зубы языковидные, входят в зубные ямки под острым углом, впереди они ориентированы почти перпендикулярно, имеют внутренний и наружный зубчики. Внутренние замочные пластины взаимно перпендикулярны. В макушечной части они соприкасаются в середине спинной створки, по направлению вперед опираются на дно раздельно, на небольшом расстоянии друг от друга. Наружные замочные пластины слабо выражены в апикальной части спинной створки. Внутренние приямочные гребни и круральные пластины дифференцируются рано в апикальной части макуш-

ки. По направлению вперед обе структуры постепенно отдаляются друг от друга. Круральные пластины направлены под острым углом к дну спинной створки. На внутренних концах круральных пластин серповидные круральные основания с выраженными дорсальными и вентральными окончаниями. По направлению вперед дорсальные концы круральных оснований редуцируются, вентральные концы дают начало коротким круральным отросткам. Ветви петли узкие, сильно изогнутые на дистальном конце. Поперечная пластина петли широкая, сильноизогнутая посередине. Длина петли составляет около трети длины спинной створки.

С р а в н е н и е. Отличается от *V. samarica* Smirnova, 2007 вытянутой в длину раковиной, выступающим, узко языковидным передним краем, килевидной спинной створкой, сильновыпуклой брюшной створкой, резко изогнутыми боковыми комиссурами, высокой макушкой, угловатым ножным воротничком. От *V. kargaliensis* Smirnova, 2007 отличается большими размерами раковины, сильно дуговидно изогнутой передней комиссурой, выпуклой по всей длине брюшной створке, более выраженным синусом на брюшной створке, большим апикальным углом, угловатым ножным воротничком.

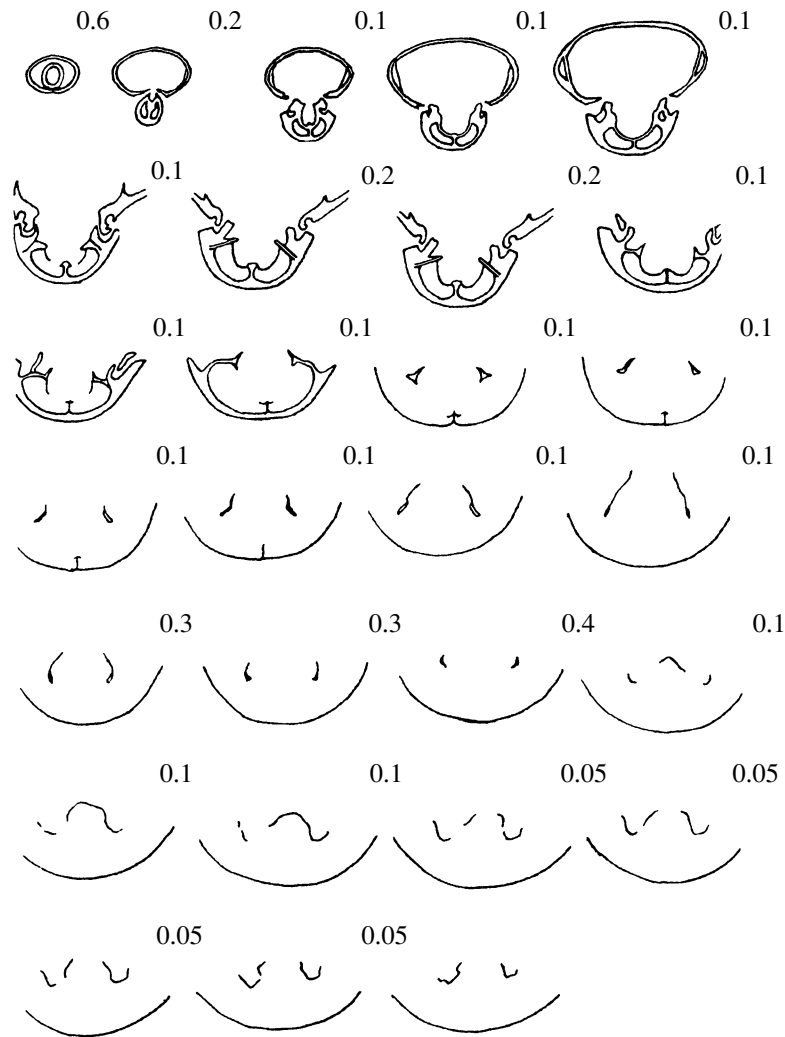


Рис. 9. *Calyccelasma kalaschnikovi* Smirnova, 2007; экз. ПИН, № 4898/2593; серия поперечных срезов через раковину длиной 15 мм; цифрами обозначено расстояние между сечениями в мм. Местонахождение см. рис. 6.

Распространение. Верхняя пермь, нижнеказанский подъярус; восток Русской платформы.

Материал. 33 экз. из с. Камышла, из них 8 раковин хорошей сохранности, остальные раковины смяты и имеют обломанные края; 3 почти целые раковины и 50 сдавленных экземпляров из с. Чувашский Байтуган.

Онтогенез *Beecheria curva* sp. nov. При длине раковины 2.8 мм (рис. 3) ножной воротничок крутодуговидный. Зубные пластины не просматриваются. Зубы входят в зубные ямки почти под прямым углом. Внутренние замочные пластины соединяются с низкой септой, образуя чашевидный септалий. Наружные замочные пластины находятся на вентральном конце внутренних прямочных гребней. Круральные основания связаны с наружными замочными пластинами. Круральные пластины не выражены. Ветви петли короткие, узкие. На переднем конце четкая вертикаль-

ная пластина, немного выступающая за пределы петли. Петля соответствует поздней центронелловой стадии, равна половине длины спинной створки. Раковина длиной 7.0 мм (рис. 4) имеет ножной воротничок в виде крутой дуги в апикальной части, где он касается стенки брюшной створки, и угловатый, образующий тупой угол в его передней части. Зубные пластины выражены слабо, ограничивают щелевидные примакушечные полости. Зубы узкие, языковидные, вертикально входящие в зубные ямки, несут четкий наружный зубчик и слабо выраженный внутренний зубчик. Внутренние замочные пластины опираются на низкую, массивную септу, образуя чашевидный септалий. Наружные замочные пластины слабо выражены в апикальной части, по направлению вперед они представлены пластинами, изогнутыми под прямым углом. Они прикреплены к середине внутренних прямочных гребней. Круральные пластины появляются одновременно с редукцией

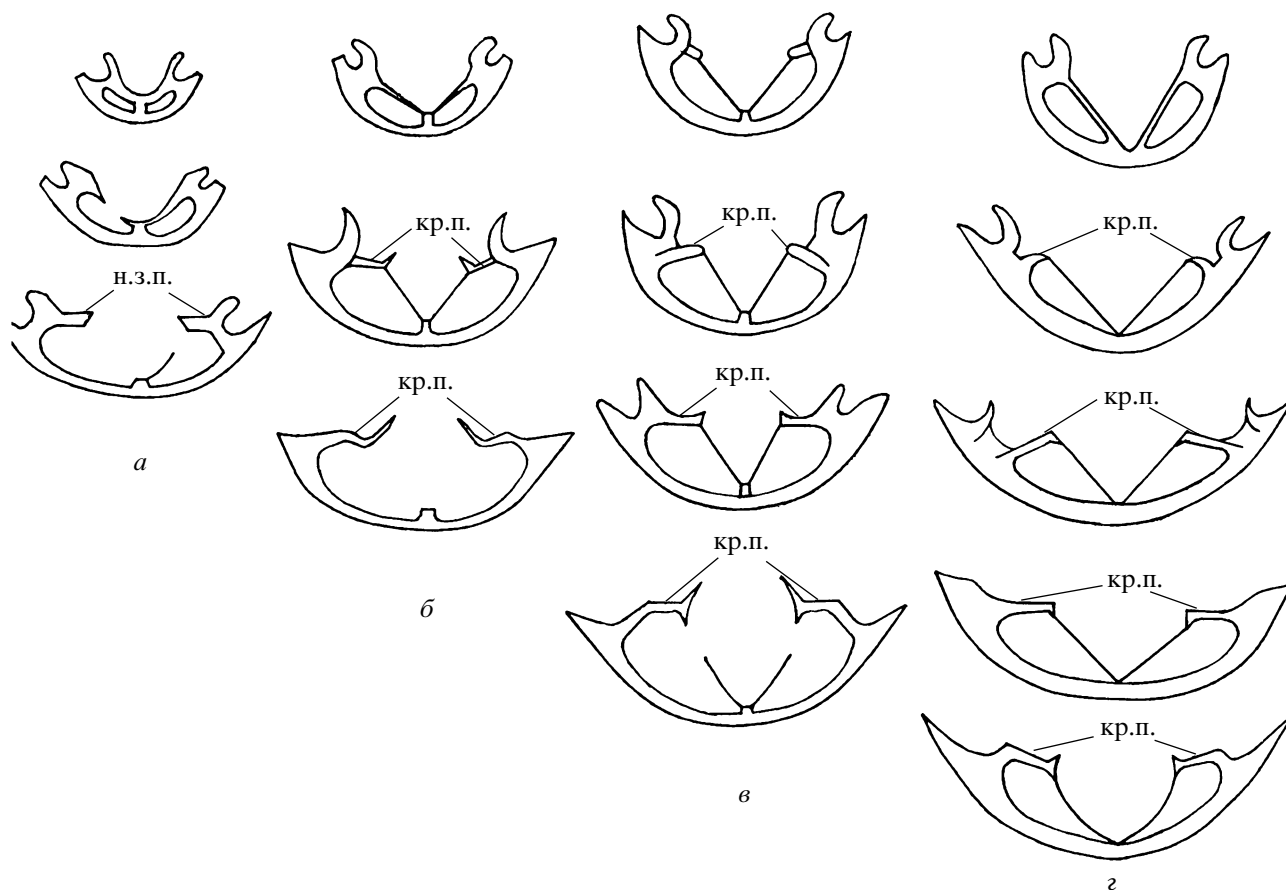


Рис. 10. Схема онтогенетических преобразований кардиналия у *Beecheria curva* sp. nov.: а – экз. длиной 2.8 мм; б – экз. длиной 7 мм; в – экз. длиной 12.8 мм; г – экз. длиной 20 мм. Обозначения: н.з.п. – наружные замочные пластины, кр.п. – круральные пластины.

внутренних прямочных гребней и представляют собой горизонтальные пластины, слившиеся основанием с дном спинной створки. Внутренние части круральных пластин замещают наружные замочные пластины. Круральные пластины несут круральные основания с вентрально выраженными окончаниями. При длине раковины 12.8 мм (рис. 5) ножной воротничок изменяется от дуговидного до угловатого в передней части. Зубы узкие, косовходящие в зубные ямки, есть наружный зубчик. Зубные пластины тонкие, расходящиеся, ограничивают узкие примакушечные полости. Внутренние замочные пластины опираются на низкую септу с образованием глубокого септалия. Наружные замочные пластины выражены в апикальной части, где они наклонены к плоскости симметрии, впереди они становятся горизонтальными. По направлению вперед происходит замещение наружных замочных пластин круральными пластинами, постепенно отходящими от внутренних прямочных гребней с образованием уплощенной платформы между этими структурами. Круральные пластины направлены перпендикулярно к дну спинной створки, имеют

горизонтальную поверхность. После редукции внутренних прямочных гребней круральные пластины становятся изогнутыми.

На внутренних концах круральных пластин имеются четкие круральные основания с заостренными вентральными и дорсальными окончаниями. Широкие круральные отростки являются продолжением вентральных концов круральных оснований. Ветви петли узкие, короткие. Поперечная пластина петли отделена пережимами от ветвей петли, широких у переднего края. Петля соответствует поздней диктиотириидной стадии. Внутреннее строение взрослых представителей этого вида приводится при его характеристике.

Онтогенез Calycelasma kalaschnikovi Smirnova, 2007. При длине раковины 4.5 мм (рис. 6) наблюдаются зубы, наклоненные круто при вхождении в зубные ямки. Зубные пластины не различаются. Внутренние замочные пластины опираются на короткую септу, образуя чашевидный септалий. Наружные замочные пластины широкие, четко отделены по рельефу от внутренних прямочных гребней. Круральные основания формируются на

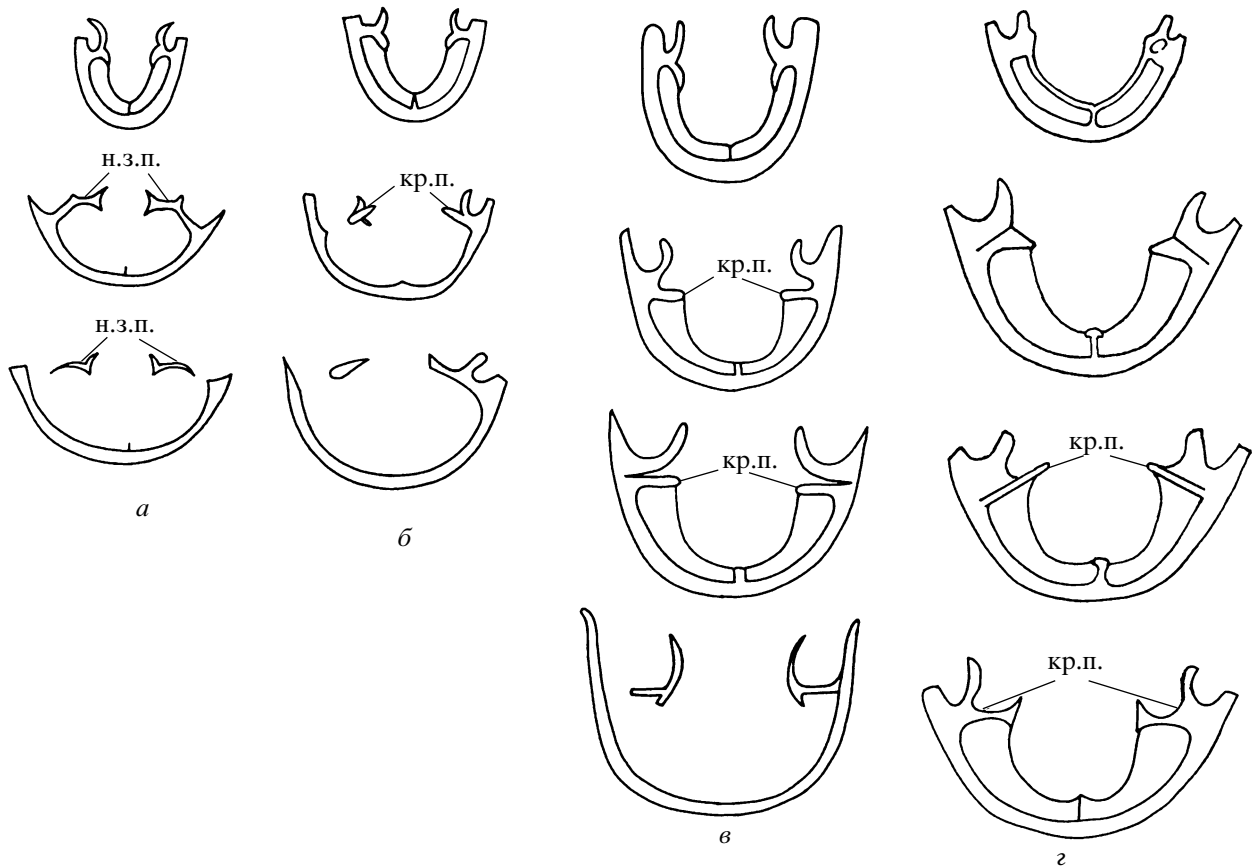


Рис. 11. Схема онтогенетических преобразований кардиналия у *Calyccelasma kalaschnikovi* Smirnova, 2007: *а* – экз. длиной 4.5 мм; *б* – экз. длиной 6 мм; *в* – экз. длиной 8 мм; *г* – экз. длиной 15 мм. Обозначения см. рис. 10.

внутреннем крае наружных замочных пластин, они имеют вентральные и дорсальные окончания. Круральные отростки короткие. Петля поздняя центронелловая. Ветви петли короткие, широкие, в месте их соединения имеется короткая вертикальная пластина, не продолжающаяся за пределы петли. На раковине длиной 6.0 мм (рис. 7) наблюдается петлевидный ножной воротничок, узкие зубы, круто входящие в зубные ямки. Хорошо развиты наружные зубчики. Зубные пластины очень короткие, ограничивающие узкие макушечные полости. Внутренние прямочные гребни высокие, перпендикулярные к плоскости, разделяющей створки. Внутренние замочные пластины соединяются с септой на всем протяжении, образуя чашу с округленным или заостренным дном. Наружные замочные пластины в апикальной части круто наклоненные, отличаются по рельефу от внутренних прямочных гребней. На коротком участке видно глубокое разделение этих структур. Выделяются круральные пластины, тесно прижатые к внутренним прямочным гребням. По направлению вперед редуцируются внутренние прямочные гребни, появляется изгиб круральных пластин. Круральные основания

находятся на круральных пластинах, они имеют выступающие вентральные концы. Ветви петли короткие, выпуклые к бокам раковины. На переднем крае петли развит колпачок, частично поддерживаемый вертикальной пластиной. Хорошо выражен изгиб нисходящих ветвей. Петля находится на кампагиформной стадии. При длине раковины 8.0 мм (рис. 8) ножной воротничок не сохранился. Зубы узкие, входящие косо в зубные ямки. Зубные пластины короткие, ограничивают узкие примакшечные полости. Внутренние замочные пластины опираются на септу, образуя чашевидный септалей. В апикальной части они связаны с наружными замочными пластинами. Наружные замочные пластины в апикальной части короткие, отделяются от внутренних прямочных гребней по рельефу, направлены перпендикулярно к дну спинной створки. По направлению вперед происходит замещение наружных замочных пластин круральными пластинами в результате глубокой дифференциации внутренних прямочных гребней. Впереди к круральным пластинам крепятся внутренние замочные пластины. Постепенно внутренние прямочные гребни редуцируются. На круральных пластинах находятся

круральные основания с высокими вентральными и низкими дорсальными концами. От вентральных концов круральных оснований отходят широкие круральные отростки. Ветви петли узкие. Поперечная пластина петли остроугольная в поперечном сечении. Петля находится на ранней теребратулиформной стадии, по длине составляет около трети длины спинной створки. На взрослых экземплярах длиной от 15 мм (рис. 9) ножной воротничок в виде трубки правильного круглого сечения. Зубы массивные, вертикально входящие в зубные ямки. Внутренний и наружный зубчики развиты. Зубные пластины слабо расходящиеся, ограничивают узкие примакущечные полости. Внутренняя замочная пластина имеет чашевидный облик, опирается на септу на всем протяжении. Наружные замочные пластины короткие, слабо выраженные в рельефе, прослеживаются в апикальной части. Круральные пластины четко дифференцированы по рельефу от внутренних прямочных гребней, находятся на близком расстоянии от них, опираются на дно створки. По направлению вперед круральные пластины становятся изогнутыми под тупым углом. Внутренние прямочные гребни постепенно редуцируются. Круральные основания связаны с круральными пластинами, имеют заостренные вентральные и дорсальные окончания. Круральные отростки широкие, незначительно изогнутые. Ветви петли узкие, короткие. Поперечная пластина петли от округло-треугольной до трапецевидной. Длина петли составляет около половины длины спинной створки.

Заключение. В процессе онтогенетических исследований представителей родов *Beecheria* и *Calycelasma* была выявлена специфика формирования кардиналия и брахидия. При сравнении возрастных стадий у позднепермских *Beecheria curva* и *Calycelasma kalaschnikovi* отмечены общие черты в развитии кардиналия, которые могут быть рассмотрены как признаки семейства: наличие слабо выраженных наружных замочных пластин, развитых в апикальной части спинной створки на всех возрастных стадиях, отсутствие на ранних стадиях круральных пластин (рис. 10, а; 11, а), появление на средних стадиях круральных пластин, замещающих наружные замочные пластины (рис. 10, б, в; 11, б, в). Четко выраженные круральные пластины изображены на взрослых стадиях (рис. 10, г; 11, г). Выявлены родовые признаки, закрепленные в онтогенезе: расстояние между круральными пластинами и внутренними прямочными гребнями, форма круральных пластин, септалия и ножного воротничка. Изучение онтогенеза брахидия бичериид у этих видов позволило получить новые данные о эволюционных преобразованиях группы и высказать предположение о ее происхождении. Обнаружено сложное развитие брахидия с появлением вторичных эле-

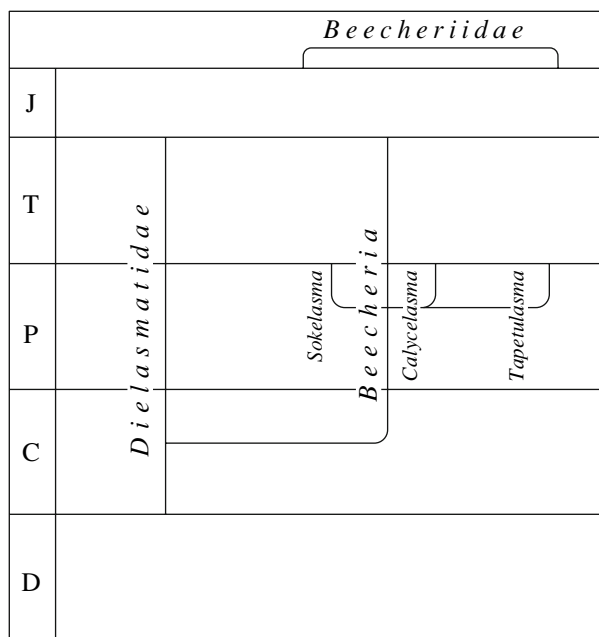


Рис. 12. Филогенетическая схема семейства Beecheriidae.

ментов, соответствующее ангустотириидному типу. Онтогенез более ранних бичериид остается неизученным, в настоящее время можно говорить о специфике развития только для позднепермских представителей семейства Beecheriidae.

Существуют две точки зрения на происхождение бичериид. Стэли (Stehli, 1956) считал, что предковую группу надо искать среди девонских Cranaenidae, некоторые представители которых, например род *Afilasma* Stehli, 1961, имеют круральные пластины. Однако следует отметить существенные отличия краенаид – наличие висцерального форамена, характер петли, отсутствие септалия, большой временной интервал, разделяющий оба семейства. Другую точку зрения высказывали А. Купер и Р. Грант (Cooper, Grant, 1976). Они считали бичериид группой, родственной семейству Dielasmatidae Schuchert, 1913 на основании сходства структур скелета на молодых стадиях. Онтогенетические преобразования диелазматид хорошо изучены (Beecher, Schuchert, 1893; Дагис, 1968; Cooper, Grant, 1976). Впервые полученные данные по онтогенезу бичериид, начиная с ранних стадий, подтверждают точку зрения Купера и Гранта. Молодые стадии *Beecheria curva* и *Calycelasma kalaschnikovi* из казанских отложений Русской платформы соответствуют молодым стадиям диелазматид в строении кардиналия (наличие наружных замочных пластин и отсутствие круральных пластин) и брахидия (центронелловая петля). Отличия появляются на средних стадиях, когда формируются круральные пластины, замещающие наружные замочные пластины, и возни-

кают вторичные элементы петли, преобразование которых приводит к формированию простой треугольной петли у взрослых представителей. Появление вторичных элементов брахидия связано со стадиями, которым соответствуют маленькие раковины. Расстояние, на которое прослеживаются вторичные элементы, очень небольшое, обычно доли мм, и различаются они только на поперечных пришлифовках, выполненных с большой точностью. Можно предположить, что бичерииды произошли от диелазматид в карбоне, где они представлены родом *Beecheria*, возможно, сборным (рис. 12).

Элементы ангустириидного типа развития брахидия были обнаружены в поздней перми у бореального семейства *Compositelasmataidae* Smirnova, 2006 из казанских отложений Русской платформы (Смирнова, 2006а, б) и теплолюбивого семейства *Pseudodielasmataidae* Cooper et Grant, 1976 в Таджикистане, в Юго-Западном Дарвазе (Смирнова, 2001). Появление ангустириидного типа развития брахидия одновременно в бореальных и теплических бассейнах поздней перми свидетельствует об определенном эволюционном уровне развития брахидия, характеризующем некоторые группы позднепермских теребратулид Северного полушария. Семейство *Beecheriidae* вымерло в конце перми. Изученные роды являются последними представителями этого семейства, не давшими прямых потомков в мезозое. Обнаруженное сложное развитие брахидия с появлением вторичных элементов у родов *Beecheria* и *Calycelasma* не являлось определяющим для теребратулид позднего палеозоя, оно получило разви-

тие в мезозое, когда на его основе сформировались крупные мезокайнозойские таксоны порядка семейств и надсемейств, имевшие глобальное распространение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дагис А.С. Юрские и раннемеловые брахиоподы севера Сибири. М.: Наука, 1968. 67 с. (Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. Вып. 41).
- Григорьева А.Д. О некоторых брахиоподах казанского яруса // Палеонтол. журн. 1967. № 3. С. 62–75.
- Смирнова Т.Н. Позднепермские теребратулиды Дарваза, их система и филогенез // Палеонтол. журн. 2001. № 2. С. 33–44.
- Смирнова Т.Н. Новое позднепермское надсемейство *Compositelasmatoidea* (Brachiopoda, Terebratulida) с востока Русской платформы; специфика онтогенетических преобразований // Палеонтол. журн. 2006а. № 1. С. 64–71.
- Смирнова Т.Н. Онтогенез родов позднепермских теребратулид (Brachiopoda): *Gruntelasma* Smirnova, *Grigorjvelasma* Smirnova, *Campbellasma* Smirnova и их положение в системе // Палеонтол. журн. 2006б. № 2. С. 52–61.
- Beecher C., Schuchert C. Development of brachial supports in *Dielasma* and *Zygospira* // Proc. Biol. Soc. Wash. 1893. V. 8. P. 25–31.
- Cooper G.A., Grant R.E. Permian Brachiopods of West Texas. V // Smithsonian. Contrib. Paleobiol. 1976. № 24. P. 2609–3159.
- Smirnova T.N. Permian terebratulids of Eurasia: morphology, systematics, and phylogeny // Paleontol. J. 2007. V. 41. № 7. P. 707–813.
- Stehli F.G. Evolution of loop and lophophore in terebratuloid Brachiopoda // Evolution. 1956. V. 10. № 2. P. 101–103.
- Stehli F.G. New genera of Upper Paleozoic terebratulids // J. Paleontol. 1961. V. 35. № 3. P. 451–466.

The Ontogeny of the Late Permian Terebratulids of the Family Beecheriidae Smirnova (Brachiopoda)

T. N. Smirnova

Based on the study of the ontogenetic changes of cardinalia and brachidium in the genera *Beecheria* Hall et Clarke, 1893 and *Calycelasma* Smirnova, 2007 (family Beecheriidae), a complex development of the brachidium, which corresponds to the angustothyridid type, and the formation of crural plates, which functioned as the outer hinge plates at the early developmental stages, are revealed.