

УДК 564.814:551.732(571.1/5)

С ЧЕМ МОГЛИ БЫТЬ СВЯЗАНЫ РАЗЛИЧИЯ В МИНЕРАЛЬНОМ СОСТАВЕ РАКОВИН У ДРЕВНИХ БРАХИОПОД

© 2014 Г.Т. Ушатинская

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
gushat@paleo.ru

Тип Brachiopoda отделился от общего ствола многоклеточных животных гораздо раньше начала кембрия и прошел долгий путь эволюции еще до появления у его раннекембрийских представителей минерального скелета. В докембрии брахиоподы, вероятно, разделились на две линии, которые различались по характеру потребляемой пищи, что определило различия в составе пищеварительных ферментов. В венде происходил рост концентрации кислорода в морской воде, это стимулировало ускорение радиации животных, а сложившиеся палеогеографическая и палеоэкологическая обстановки к началу кембрия, химизм морской воды и господствующие температуры благоприятствовали строительству у многих из них минерального скелета. Появление в это время у двух разных линий брахиопод (Linguliformea и Rhynchonelliformea) раковин – у первой из фосфата кальция, а у второй карбонатных, скорее всего, объясняется их биохимическими различиями и связанными с ними пищевыми предпочтениями.

Брахиоподы являются чуть ли не единственным типом животных, в состав которого входят организмы как с карбонатной, так и с фосфатной раковиной. Возможно, другой подобной группой являются остракоды, к которым предположительно относят фосфатокопин, тоже имеющих покровы из фосфата кальция. Самые ранние брахиоподы известны на Сибирской платформе в разрезе Улахан-Сулугур на р. Алдан (рис. 1). На табл. I, фиг. 1, 2 показаны брюшная и спинная створки рода *Aldanotreta*, обладавшего фосфатной раковиной и относящегося к классу Linguliformea, вероятно,

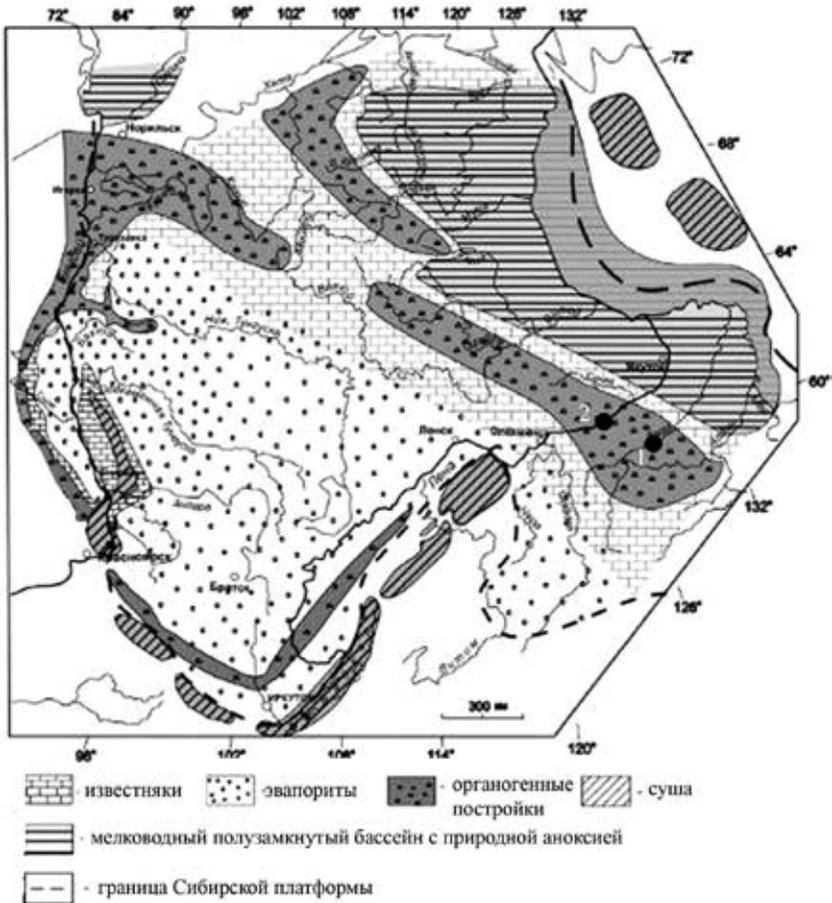


Рис. 1. Палеогеография Сибирской платформы в раннем кембрии (из: Лучинина и др., 2013): 1 – разрез Улахан-Сулугур на р. Алдан; 2 – разрезы Журинский мыс (на правом берегу) и Ой-Муран (на левом берегу) среднего течения р. Лены.

из отряда Paterinida, которые обнаружены в 20 см и в 70 см выше подошвы пестроцветной свиты, в нижней зоне томмотского яруса – *sunnaginicus*. Более древних брахиопод пока нигде в мире не известно. Так что Сибирская платформа, скорее всего, является их родиной. Первые брахиоподы с карбонатной раковиной (из семейства Nisusiidae, класс Rhynchonelliformea) обнаружены в том же разрезе, но уже в 30 м выше основания пестроцветной свиты в верхней части томмотского яруса в зоне *regularis* (табл. I, фиг. 3). В верхней части томмотского и почти на всем протяжении атдабанского ярусов в среднем течении р. Лены в разрезе Журинский мыс встречен еще один род из того же отряда патеринид, близкий к *Aldanotreta* – *Cryptotreta* (табл. I, фиг. 4). Со средней части атдабанского яруса в разрезе Ой-Муран

начинает встречаться род *Obolella* из отряда Obolellida, принадлежащего классу Rhynchonelliformae – брахиоподам с карбонатной раковиной (рис. 1, табл. I, фиг. 5). В Забайкалье, в верхней части атдабанского яруса тоже встречены оболеллиды (роды *Bicia* и *Magnicanalis*), иногда наблюдались их массовые скопления на поверхностях напластования, так называемая «ракушечная мостовая» (табл. I, фиг. 6). В аналогах атдабанского яруса Южного Китая, в лагерштеттах формации Ченджиянг (Chengjiang) известны около 10 родов брахиопод, преимущественно с фосфатной раковиной (Zhang et al., 2008). То есть в первой половине раннего кембрия, в томмотском и атдабанском веках брахиоподы становятся достаточно заметной группой фауны в морских сообществах, насчитывая в своем составе около 15 родов, принадлежавших двум классам – Linguliformea и Rhynchonelliformea.

Оба класса живут и в современных морях. Оба они (как живущие сейчас, так и раннекембрийские), хотя и имеют раковины разного состава, состоят из двух двусторонне-симметричных створок – брюшной и спинной. Судя по отпечаткам внутреннего строения, мягкое тело у них и сейчас, и в кембрии располагалось в задней части раковины, внутри створки были выстланы мантией, внешний слой которой секретировал раковину, у всех имелся фильтрующий орган – лофофор, все они были сидячими животными, прикреплявшимися ко дну ножкой и, как и сейчас, по всей видимости, сестонофагами. Но имеются существенные различия между классами, помимо состава раковины. Карбонатные ринхонеллиформеа (ранее их называли Articulata) для жесткого сочленения створок в брюшной створке имеют зубы или заменяющие их выступы, а в спинной – зубные ямки или бороздки, у многих из них есть карбонатные поддержки для лофофора. У фосфатных Linguliformea жесткое сочленение отсутствует, створки соединены сложной системой мускулов, поддержек у лофофора нет ни у кого (Основы палеонтологии, 1960).

Работы по эмбриологии брахиопод, осуществленные еще в XIX в. А.О. Ковалевским, а позже N. Yatsu (1902), S. Chuang (1968, 1977), В.В. Маляховым (1983), С. Nielsen (1991) показали, что оба класса брахиопод (и третий – Craniaformea, первые представители которого известны из ордовика) характеризуются примитивным недетерминированным радиальным дроблением яйца, из-за чего, главным образом, они и считались ближе стоящими ко вторичноротым, чем большинство остальных беспозвоночных (Иванова-Казас, 1995). Но уже после дробления яйца постэмбриональное развитие у классов различается. У лингулиформей отсутствует головная лопасть, очень рано появляется органическая раковина, органом движения служит лофофор. Собственно, это не личинка, а планктотрофная молодая брахиоподка. То есть у них превращение во взрослое животное происходит без метаморфоза, а значит, по определению, личиночная стадия у них отсутствует. Животное может находиться в толще воды до месяца, плавая

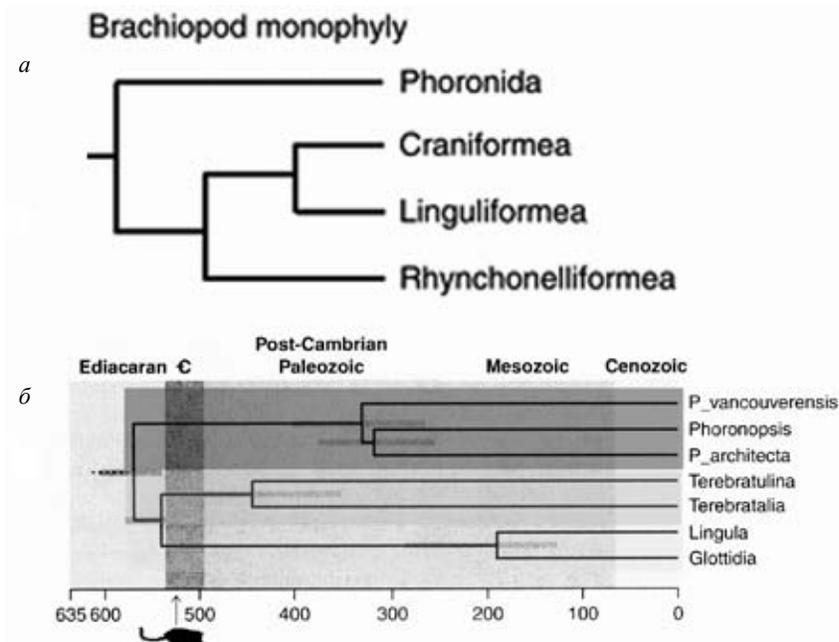


Рис. 2. *a* – предполагаемое соотношение трех классов брахиопод и форонид (из Sperling et al., 2011); *b* – предполагаемое время расхождения брахиопод и форонид, подсчитанное с использованием «молекулярных часов»; стрелка указывает время массового появления скелетных организмов (по: Sperling et al., 2011).

с помощью лофофора. Ножка закладывается на поздних этапах развития при оседании на дно и является выростом вентральной лопасти мантии. У ринхонеллиформей личинка лецитотрофная, и это именно личинка, она называется умбеллярия. У нее выделяется головная лопасть, средний, мантийный отдел с щетинками-сета и задний отдел, который при оседании на дно превращается в ножку. Она плавает в толще воды 1–2 дня, движение осуществляется с помощью ресничек, покрывающих наружный эпителий, который при метаморфозе оказывается внутри. Головная лопасть атрофируется (Williams et al., 1997). Скорее всего, так было и в кембрии.

В связи с такими различиями возникает вопрос, когда же разошлись эти линии брахиопод, если почти с самого начала кембрия основные черты у каждого класса уже определились. То есть вполне можно сказать, что в начале кембрия брахиоподы, как, впрочем, и остальные скелетные организмы, *не появились, а получили возможность быть обнаруженными*, благодаря возникновению минерального скелета.

Ответ на этот вопрос пытаются дать молекулярно-филогенетические исследования (Cohen, 2000; Sperling et al., 2011). По их данным получается, что внутри брахиопод все три выделяемые сейчас класса (Linguliformea, Craniiformea, Rhynchonelliformea), скорее всего, монофилетичны (рис. 2,*a*).

Наиболее близкой к ним сестринской группой являются Phoronida, червеподобные зарывающиеся животные, обладающие лофофором. Надо сказать, что в Основах палеонтологии 1960 г. том Брахиоподы сопровождается кратким приложением на двух страницах с характеристикой форонид, которую написал Р.Ф. Геккер. Ископаемых форонид не известно. То есть это заключение о родстве форонид и брахиопод на основании молекулярно-филогенетических исследований – не открытие, а подтверждение предыдущих морфо-функциональных исследований.

Для того чтобы понять, когда же произошло отделение брахиопод от форонид и разделение первых на классы, Сперлинг с соавторами (Sperling et al., 2011) привлекли концепцию «молекулярных часов». Она основывается на том, что генетические различия (расстояния) между двумя видами должны быть приблизительно пропорциональны времени, когда они разошлись от их последнего общего предка. То есть по молекулярным часам пытаются рассчитать время дивергенции организмов независимым путем. Конечно, эти подсчеты очень и очень приблизительны. Но, тем не менее, в ряде случаев эта концепция помогает в построении филогенетических деревьев. Обычно при подсчетах используется кладистический анализ. К сожалению, его данные не всегда находятся в соответствии с тщательным морфо-функциональным анализом. По мнению цитируемых авторов, расхождение брахиопод и форонид произошло около 578 млн. л. н. (рис. 2,б). То есть до кембрийского взрыва, когда были найдены первые брахиоподы с минеральной раковиной (~535 млн. л.), прошло более 40 млн. л. Это достаточно длительное время (равное всему ордовику или 2/3 кайнозоя). За это время, по всей вероятности, у предковых брахиопод появилась мантия (у форонид мантии нет), вероятно, из разных первичных закладок у *Linguliformea* и *Rhynchonelliformea* образовалась ножка (у *Craniiformea* она вообще не появилась), разошлись линии с фосфатным и карбонатным типом секреции, начали складываться различные типы микроструктуры раковины. Весь этот длинный путь эволюции привел к тому, что с начала кембрия брахиоподы сперва в небольшой мере, а с ордовика и в течение большей части палеозоя стали одной из доминирующих групп морского дна.

Но с чем же могли быть связаны столь сильные различия в составе раковины? Напомним, что у *Linguliformea* минеральная часть раковины состоит из фосфата кальция, близкого к минералу франколиту – $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{F},\text{OH})$, а у *Rhynchonelliformea* – из кальцита или реже из арагонита – CaCO_3 . Для строительства известкового скелета, кроме растворенного в воде углекислого газа, требуются ионы Ca^{+2} , а для фосфатного скелета, помимо ионов Ca^{+2} , необходимы ионы PO_4^{3-} или же растворенные в воде органические соединения фосфора. Оба эти элемента – кальций и фосфор, абсолютно необходимы любым организмам в их жизненном цикле, и входили в состав

мягкого тела задолго до появления скелета. Фосфор способствует делению клеток, нормализует обмен веществ, является источником энергии и проч., кальций – регулирует процессы роста и деятельности клеток всех видов тканей, влияет на обмен веществ и проч. Без фосфора и кальция ни одно живое существо бы не выжило.

Представляется важным выяснить, существуют ли различия в обмене веществ брахиопод с фосфатной и с карбонатной раковиной, которые могли бы отразиться на выделении этими группами двух разных минералов в процессе строительства минерального скелета. Оказалось, что современные лингулиформеа и ринхонеллиформеа резко различаются физиологически, что можно понять по характеру потребляемой ими пищи.

По данным С. Чуанга (Chuang, 1959), в желудке и кишечнике *Lingula unguis* – брахиоподы с фосфатной раковиной – содержатся углеводолитические ферменты – *амилаза*, *протеаза* и *липаза*, способные разлагать целлюлозу. Присутствие таких ферментов дает возможность этим животным питаться растительной пищей. Не удивительно, что лингулиды освоили литоральную область и обитают в ее пределах уже на протяжении более 400 млн. л. Напротив, изученные современные представители ринхонеллиформей (с карбонатными раковинами) почти не имели в желудках водорослевых клеток. Такие брахиоподы, содержащиеся в аквариумах, чрезвычайно отрицательно реагируют на введение туда фитопланктона. (McCammon, 1969; Зезина, 1976). Сначала они выводят его из мантийной полости с помощью слизи, что служит крайним способом защиты лофофора, а значит, и пищеварительного тракта, от нежелательных поступлений, а при длительном получении – совсем перестают питаться, захлопывают раковину и гибнут. Питаются же современные карбонатные брахиоподы агрегатами бактериальных клеток или скоплениями органического вещества животного происхождения.

Ч.М. Пан и Н. Ватабе (Pan, Watabe, 1988) исследовали пути поступления кальция и фосфора в фосфатную раковину брахиоподы *Glottidia pyramidata* и установили, что кальций, который участвует в обмене веществ и идет на строительство раковины, попадает туда через лофофор, главным образом, путем диффузии прямо из морской воды. Любопытно, что скорость поступления кальция в раковину *Glottidia* близка той, что тоже поступает из морской воды в кальцитовую раковину двустворки *Argopecten*. Главным же источником фосфора служит пища, а не фосфор, растворенный в морской воде.

Вернемся теперь к самому началу кембрия. Как мы уже выяснили, Сибирская платформа – родина как фосфатных, так и карбонатных брахиопод. На реконструкциях, показывающих расположение материков в раннекембрийское время, в том числе и на той, что приводится в данной работе, Сибирская платформа находилась в приэкваториальных широтах (Буш и др., 2008) (рис. 3). На ее территории в раннекембрийском эпиконтинентальном теплом, мелком море, скорее всего, уже обитало две их предковых

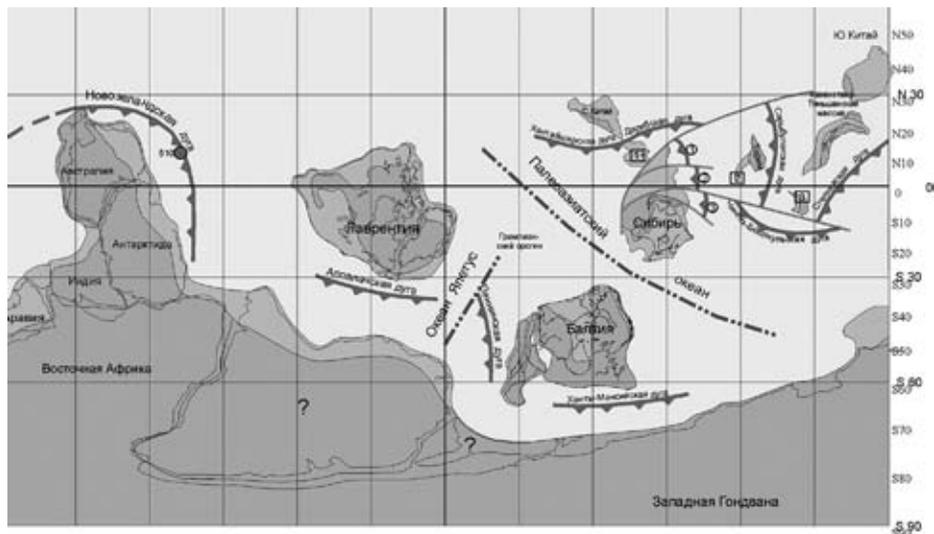


Рис. 3. Глобальная палинспатическая реконструкция на 510+15 ma; цифрами в квадратах обозначены: 1 – Тувино-Монгольский массив, 2 – Цайдам, 3 – Джунгарский массив; цифрами в кружках обозначены: 1 – Западный Саян, 2 – Кузнецкий Алатау, 3 – Салаир (по: Буш и др., 2008).

ветви – одна, в пищеварительном тракте которой имелись углеводолитические ферменты, а другая – без них или с малым их количеством. Первые могли питаться водорослями, а вторые, как бы мы теперь сказали – ели животные белки. В это же время в самом начале томмотского века сравнительно недалеко от Сибирской платформы – в Хубсугульском бассейне Монголии (на рис. 3 он находится в пределах Тувино-Монгольского массива), в районе Каратау в Казахстане (на рис. 3 он находится в пределах Казахстано-Тяньшаньского массива), в Южном Китае накапливались мощные фосфоритовые толщи. Это была одна из самых грандиозных эпох фосфатонакопления на Земле. По данным А.Ю. Розанова (1979), содержание фосфат-иона в раннекембрийском море Сибирской платформы тоже было повышено, хотя здесь нет крупных фосфоритовых местонахождений. А это, конечно, должно было вызвать бурное развитие фитопланктона, да еще к тому же его клетки были переполнены волютиновыми зернами, содержащими полифосфаты. Об этом говорят наши эксперименты с *Microcoleus chthonoplastes* (рис. 4) (Герасименко, Ушатинская, 2002). И вот любителям растительной пищи пришлось искать механизм выведения лишнего фосфора из организма, так как любой даже такой полезный для живых существ продукт как органический фосфат, в большом количестве вреден, иначе говоря, по словам И.С. Барскова, им требовалась *детоксификация*. Судя по преобладанию карбонатно-глинистых осадков в данном регионе и по широкому развитию здесь же археоциат, ионов кальция в окружа-

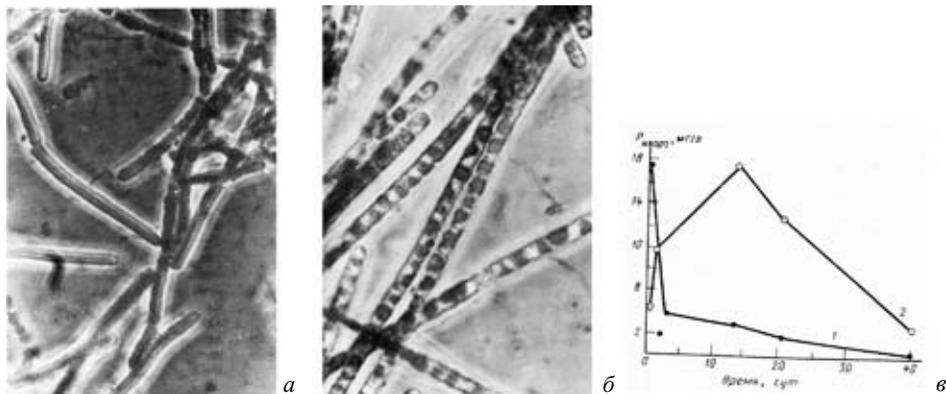


Рис. 4. Современные цианобактерии *Microcoleus chthonoplastes*: а – трихомы, не содержащие волютиновых гранул; б – трихомы, наполненные волютиновыми гранулами из полифосфата; в – динамика потребления $P_{\text{неорг.}}$ клетками *M. chthonoplastes* при концентрации фосфора в среде 18 мг/л; 1 – содержание фосфора в среде, 2 – содержание фосфора в клетках (Герасименко, Ушатинская, 2002).

ющей среде тоже было предостаточно. В результате предки брахиопод начали разгружать ионы, содержащие фосфор, поближе к поверхности – в наружный эпителий мантии, где в вакуолях они соединялись с ионами кальция, образуя мельчайшие кристаллиты фосфата кальция и так невольно укрепляя покровные структуры. Вполне возможно, что сначала они откладывали этот фосфат про запас, как волютиновые гранулы у цианобактерий. Но в результате эти укрепленные минеральным веществом покровные структуры стали началом появления у фосфатных брахиопод минерального скелета. Возможно, сначала это были островки отдельных покрытых минеральными бляшками участков, как, например, пластинки *Microdictyon* на поверхности у лобоподий (Chen et al., 1995), а позже эти участки образовали сплошной покров. Собственно, и сейчас фосфатная раковина у лингулиформей состоит наполовину из органики, а наполовину из плотно слившихся тончайших кристаллитов фосфата кальция, погруженных в органический матрикс (рис. 5) (Watabe, Pan, 1984).



Рис. 5. Схема строения слоев, составляющих раковину у *Glottidia pyramidata*: р – первичный органо-минеральный слой, m – минеральные слои, состоящие из фосфата кальция, С – органические (хитиновые) слои, заключающие стержни из фосфата кальция (по: Watabe, Pan, 1984).

Появление скелета у первых карбонатных брахиопод, может быть, произошло немного позднее, чем у фосфатных – во второй половине томмотского века. А может быть, мы просто еще не нашли их остатков в самых низах томмота. Вполне возможно, что оно тоже было связано с изменением экологической обстановки. Мы помним, что воды были насыщены как фосфором, так и кальцием. Карбонатные брахиоподы растительность, обогащенную фосфором, в пищу не употребляли, но избыток кальция они могли получать, пропуская с помощью лофофора насыщенную им воду через себя. И, значит, они тоже должны были избавляться от его губительных излишков, которые могли разгружаться в наружный эпителий. Кстати, по сведениям, которые приводит А.В. Марков, ссылаясь на исследования Jackson et al., 2007, уже древнейшие губки, которые считаются последним общим предком всех животных, жившие задолго до кембрийской скелетной революции, обладали ферментами типа *карбоангидразы*, способствующими образованию минеральных скелетов. Бурное развитие фитопланктона вызывает увеличение рН воды, а высокий рН, в свою очередь, инициирует кристаллизацию кальцита, что тоже подтверждено нашими экспериментами (Ushatinskaya et al., 2006). Так что в наружном слое внешнего эпителия излишки кальция, да еще в присутствии ферментов, могли соединяться с ионами CO_3^{-2} , которыми были насыщены воды, образуя арагонит или кальцит. Так появилось тонкое минеральное покрытие. А дальше можно предположить, что это новоприобретение оказалось полезным.

В течение раннего кембрия постепенно увеличивалось давление хищников, это связывают как с постепенным увеличением количества кислорода в окружающей среде, так и с увеличением разнообразия экологических обстановок в мелководных морях кембрия. В атдабанское время распространились трилобиты, хищными, вероятно, были и лобоподии. На раковинах раннеботомских брахиопод мы находим многочисленные следы сверления каких-то хищников или паразитов. А когда эти сверлильщики поселялись на мягких без покрытия телах, они, вероятно, приносили гораздо больше вреда. На раковинах кембрийских фосфатных брахиопод есть и залеченные следы от укусов (табл. I, фиг. 7, 8).

Но не только давление хищников могло закрепить приобретение наружной раковины у брахиопод. Например, из атдабана северо-западной Монголии мною был описан брахиоподоподобный организм – *Zhegallina* (Ушатинская, 2004) (рис. 6,а–г). Он имел две билатерально-симметричных створки, висцеральная полость занимала заднюю часть раковины, мягкое тело было заключено в мантию, о чем свидетельствуют отпечатки клеток на внутренней поверхности створок. Сзади в одной створке есть пологая выемка, возможно, для прохода ножки, у другой – задний край почти прямой. По форме мягкое тело очень напоминает мягкое тело некоторых палеозойских фосфатных брахиопод (рис. 6,е, ж). По периферии его имеется несколько

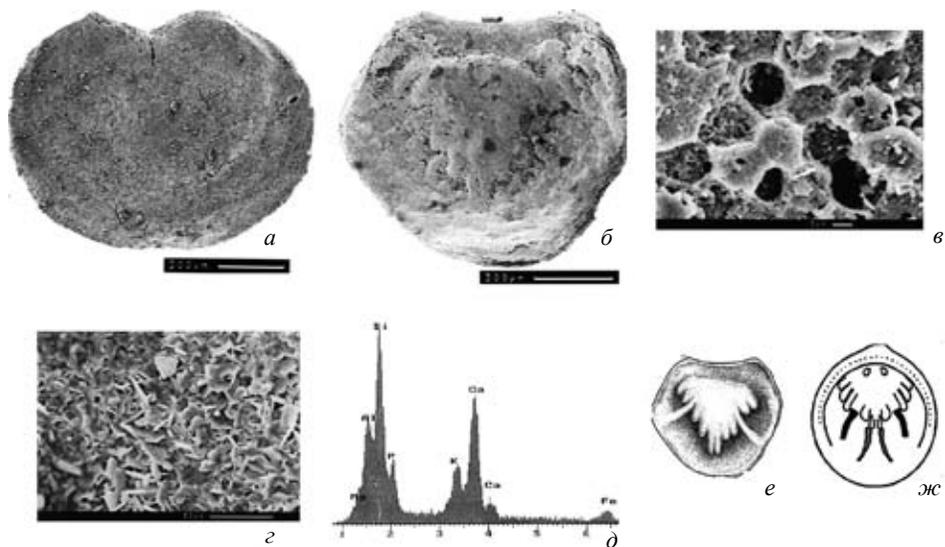


Рис. 6. *Zhegallina antiqua* Ushatinskaya, 2004: *a* – экз. № 3302/5102; брюшная створка, *б* – голотип № 3302/5109; спинная створка изнутри с минерализованным слепком мягкого тела; *в* – экз. № 3302/5112; участок внутренней поверхности спинной створки с хорошо сохранившимися слепками клеток внешнего эпителия мантии; *г* – экз. № 3302/5111; участок наружной поверхности спинной створки с игольчатыми кристаллитами иллита; *д* – энерго-дисперсионный спектр на участке поверхности экз. № 3302/5111; *е, ж* – прорисовки внутреннего строения спинных створок у *е* – *Zhegallina antiqua* и *ж* – *Paterula* (ордовик, по: Williams et al., 1997, fig. 384, 3) (Ушатинская, 2004).

ко пар симметричных овалов, которые, вероятно, принадлежали местам прикрепления мускулов. Но у всех створок отсутствуют обособленные макушки и ареи. По всей вероятности, створки при жизни были органическими, возможно, хитиновыми, после смерти они были замещены глинистым минералом – иллитом (рис. 6,д). То есть животное было бесскелетным, если скелетом считать первично минеральный покров. Представляется, что с органическим составом покровов и было связано отсутствие макушек и арей, которые обычно служат для более прочного закрепления раковин на дне, и могли обособиться как жесткие структуры только у минеральных створок. У раннекембрийских брахиопод с минеральной раковиной эти структуры уже присутствуют. То есть приобретение минеральной раковины помогло их хозяевам решать важные для них проблемы: защита от хищников, укрепление положения на дне, приподнимание переднего края над дном для лучшего улавливания пищи. Кстати, форма, размеры (ширина, длина) арей, размеры внутренних септальных валиков, даже величина отверстия для прохода ножки – все, что является принадлежностью минеральной раковины, у древних лингулиформей очень пластично, меняясь как от вида к виду, так и внутри вида, чего не скажешь о строении васкулярной системы, которое постоянно даже для семейств (Конева, Ушатинская, 2010).

Таким образом, как и многие другие многоклеточные, брахиоподы отделились от общего ствола многоклеточных животных гораздо раньше начала кембрия и прошли долгий путь эволюции еще до появления у них минерального скелета. В докембрии они разделились на две линии, которые различались по характеру потребляемой пищи. В венде происходил рост концентрации кислорода в морской воде, в начале кембрия в приэкваториальной части Земли в пределах теперешней Сибирской платформы сложилась палеогеографическая и экологическая обстановки, включая химизм и господствовавшую температуру морей, которые благоприятствовали приобретению многими животными минерального скелета. В результате брахиоподы научились строить минеральный скелет, но каждая линия – в соответствии со своими биохимическими возможностями.

Автор приносит глубокую благодарность инженеру Лаборатории электронной микроскопии А.В. Кравцеву, оказывавшему постоянную помощь при работе на сканирующем микроскопе.

Работа была поддержана грантом РФФИ (проект № 13-04-00322), Научной школой Президента РФ: НШ 65493.2010.4, и Программой Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буш В.А., Хераскова Т.Н., Самыгин С.Г.* 2008. Заложение и ранние стадии развития Палеоазиатского океана // Тез. докл. на 33 Межд. геол. конгр. Осло. Файл “Materials of 33 IGC International Geological Congress, Oslo, 2008”.
- Воронова Л.Г., Дроздова Н.А., Есакова Н.В.* и др. 1987. Ископаемые нижнего кембрия гор Макензи (Канада). М.: Наука. 88 с.
- Герасименко Л.М., Ушатинская Г.Т.* 2002. Эксперименты по фоссилизации / Бактериальная палеонтология. Ред. А.Ю. Розанов. М.: ПИН РАН. С. 59–65.
- Зезина О.Н.* 1976. Экология и распространение современных брахиопод. М.: Наука. 138с.
- Иванова-Казас О.М.* 1995. Сравнительная эмбриология животных. С.-Петербург: Наука. 565 с.
- Ковалевский А.О.* 1951. Наблюдения над развитием Brachiopoda. Избр. работы. М. С. 267–386.
- Конева С.П., Ушатинская Г.Т.* Новые виды брахиопод отряда Acrotretida из кембрия Центрального Казахстана // Палеонтол. журн. 2010. № 6. С. 34–43.
- Лучинина В.А., Коровников И.В., Новожилова И.В., Токарев Д.А.* 2013. Биофации раннего кембрия Сибирской платформы по бентосу (хиолиты, мелкораквинная проблематика, археоциаты, трилобиты и известковые водоросли) // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 21. № 2. С. 3–21.

- Малахов В.В. 1983. Строение личинок замковой брахиоподы *Cnismatocentrum sakhalinensis parum* // Эволюционная морфология животных. Л.: Наука. С. 147–155. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 109).
- Основы палеонтологии. Мшанки. Брахиоподы. 1960. М.: Изд-во АН СССР. 343 с.
- Розанов А.Ю. 1979. Некоторые проблемы изучения древнейших скелетных организмов // Бюлл. МОИП. Отд. геол. Вып. 3. С. 62–69.
- Ушатинская Г.Т. 2004. Древнейшая брахиопода с органическим покровом из нижнего кембрия Монголии // Палеонтол. журн. № 4. С.10–16.
- Chen Jin-Yuan, Zhou Gui-Qing, Ramsköld L. 1995. The Cambrian Lobopodian Microdiction sinicum // Bull. brit. mus. nat. hist. № 5. P. 1–93.
- Chuang S.H. 1959. The structure and function of the alimentary canal in *Lingula anatine* // Pros. zool. soc. London. V. 132. P. 283–311.
- Chuang S.H. 1968. The larvae of *Discinid* (Inarticulata, Brachiopoda) // Biol. bull. V. 135. № 2. P. 263–272.
- Chuang S.H. 1977. Larval development in *Discinisca* (Inarticulata, Brachiopoda) // Amer. zool. V. 17. P. 39–52.
- Cohen B.L. 2000. Monophyly of brachiopods and phoronids: reconciliation of molecular evidence with Linnaean classification (the subphylum Phoronoformea nov.) // Proc. r. soc. London. B. V. 267. P. 225–231.
- Jackson D.J., Macis L., Reitner J. et al. 2007. Sponge paleogenomics reveals an ancient role for carbonic anhydrase in skeletogenesis // Science. V. 316. P. 1893–1895.
- McCammon H.M. The food of articulate Brachiopods // J. paleontol. 1968. V. 43. № 4. P. 976–985.
- Nielsen Cl. 1991. The development of the brachiopod *Crania (Neocrania) anomala* (O.F. Muller) and its phylogenetic significance // Acta zool. V. 72?. № 1. P. 7–28.
- Pan C.M., Watabe N. 1988. Update and transport of shell material in *Glottidia piramidata* Stimpson (Brachiopoda: Inarticulata) // J. exp. mar. biol. and ecol. V. 118. P. 257–268.
- Sperling E.A., Pisani D., Peterson K.J. 2011. Molecular paleobiological insights into the origin of the Brachiopoda // Evolution and development. V. 13. № 3. P. 290–303.
- Watabe N., Pan C.M. 1984. Phosphatic shell formation in Atremate brachiopods // Amer. zool. V. 24. P. 977–985.
- Williams A., Brunton C.H.C., Carlson S.J. et al. (45 names). 1997. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H Brachiopoda. Geol. soc. Amer. and Univ. Kansas. Lawrence. V. I. 539 p.
- Yatsu N. 1902. On the development of *Lingula anatine* // J. coll. sci. Tokyo. V. 17. P. 1–112.
- Zhang Z., Robson S.P., Emig Ch., Shu D. 2008. Early Cambrian radiation of brachiopods: A perspective from South China // Sci. direct. Gondwana res. V. 14. P. 241–254.

Объяснение таблицы I

Фиг. 1. *Aldanotreta sunnaginensis* Pelman, 1977, экз. ПИН, № 4194/51, брюшная створка; р. Алдан, разрез Улахан-Сулугур, 0.7 м от основания пестроцветной свиты; нижний кембрий, томмотский ярус, зона *sunnaginicus*.

Фиг. 2. *Aldanotreta sunnaginensis* Pelman, 1977, экз. ПИН, № 4194/53, спинная створка; р. Алдан, разрез Улахан-Сулугур, 0.2 м от основания пестроцветной свиты; нижний кембрий, томмотский ярус, зона *sunnaginicus*.

Фиг. 3. *Nisusia* ? sp., экз. ПИН, № 4194/65, спинная створка; р. Алдан, разрез Улахан-Сулугур, 30 м от основания пестроцветной свиты; нижний кембрий, томмотский ярус, зона *regularis*.

Фиг. 4. *Cryptotreta neguertchenensis* Pelman, 1977, экз. ПИН, № 4194/60; среднее течение р. Лены, Журинский мыс; нижний кембрий, томмотский ярус, пестроцветная свита, зона *lenaicus*.

Фиг. 5. В небольшой нише среди археоциат видна прикрепленная ножкой раковина *Obolella* sp. (указана стрелкой), передний край приоткрыт; экз. ПИН, шлиф 3848/710; среднее течение р. Лены, Ой-Муран; атдабанский ярус, пестроцветная свита.

Фиг. 6. На поверхности напластования видно скопление створок рода *Magnicanalis* sp. (отряд *Obolellida*); Забайкалье, пос. Георгиевка; атдабанский ярус, быстринская свита.

Фиг. 7. *Linnarssonina* cf. *rowelli* Pelman, 1973; GSM, N 90227/260: *a* – спинная створка снаружи со следами сверления, вероятно, паразитов; *b* – след, оставленный на створке сверлильщиком, увеличено; Канада, горы Макензи, Северо-Западные территории; нижний кембрий, верхняя часть зоны *Bonnia-Olenellus* (Воронова и др. 1987).

Фиг. 8. *Fossuliella* sp., экз. ПИН, № 4511/120, участок поверхности спинной створки с оставшимся и, вероятно, залеченным при жизни следом от укуса хищника; Сибирская платформа, левый берег р. Мене; верхняя часть среднего кембрия.

WHAT MIGHT CAUSE THE DIFFERENCES IN COMPOSITION OF VALVES OF THE EARLIEST BRACHIOPODS?

G.T. Ushatinskaya

Phylum *Brachiopoda* evolved from the other *Metazoa* long before the beginning of the Cambrian and had have a long evolution way before the origin of the mineral skeleton in Early Cambrian representatives. According to their food preferences, brachiopods divided into two groups probably in Precambrian that determined the differences in digestive enzyme compositions. The increasing concentration of oxygen in sea water in the Vendian period stimulated the rates of animal radiation as well as paleogeographic and paleoecological conditions, prevalent temperatures and sea water chemistry favored the development of mineral skeletons to the beginning of the Cambrian period. The origin of calcium phosphate and calcium carbonate shells in two different groups of brachiopods *Linguliformea* and *Rhynchonelliformea* respectively – is most likely due to the biochemical differences related to their food preferences.

Key words: Cambrian, brachiopods, food, emzymes, sleleton, phosphatic, carbonatic.

