

УДК 551.733.1:564.8

## **ПЕРВИЧНЫЙ СЛОЙ У НЕКОТОРЫХ БРАХИОПОД ПОДТИПА RHYNCHONELLIFORMEA**

© 2014 **А.А. Мадисон**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН*  
*sunnyannmad@yahoo.com*

В статье сделан литературный обзор основных типов микро- и наноструктуры первичного слоя современных и ископаемых брахиопод подтипа *Rhynchonelliformea*.

*Ключевые слова:* брахиоподы, *Rhynchonelliformea*, микроструктура, наноструктура, первичный слой.

Стенка раковины замковых брахиопод может состоять из одного, двух или трех слоев. Количество слоев в стенке раковины и их структура используются в систематике брахиопод для характеристики таксонов высокого ранга, при этом достаточно подробно описываются и используются в систематике только вторичный и третичный слои. Связано это с тем, что первичный слой тонкий, находится снаружи, подвергается перекристаллизации в первую очередь и у ископаемых брахиопод сохраняется не всегда. Кроме того, было высказано предположение, что у ископаемых замковых брахиопод первичный слой мог быть не минерализованным (Williams, 1997, с. 275). Поэтому данные по первичному слою, даже если они есть, в систематике обычно не учитываются.

Несмотря на то, что современное оборудование позволяет достаточно легко изучить микроструктуру раковины (по сравнению, например, с методом изучения микроструктуры по репликам) и практика показала, что при целенаправленном изучении первичный слой находится достаточно часто (напр., Комаров 1997; Smirnova, 2012), данных по первичному слою замковых брахиопод не так много. Не было попыток обобщить данные по развитию разных типов первичного слоя хотя бы внутри одного отряда; но можно предположить, что значимость микроструктуры первичного слоя

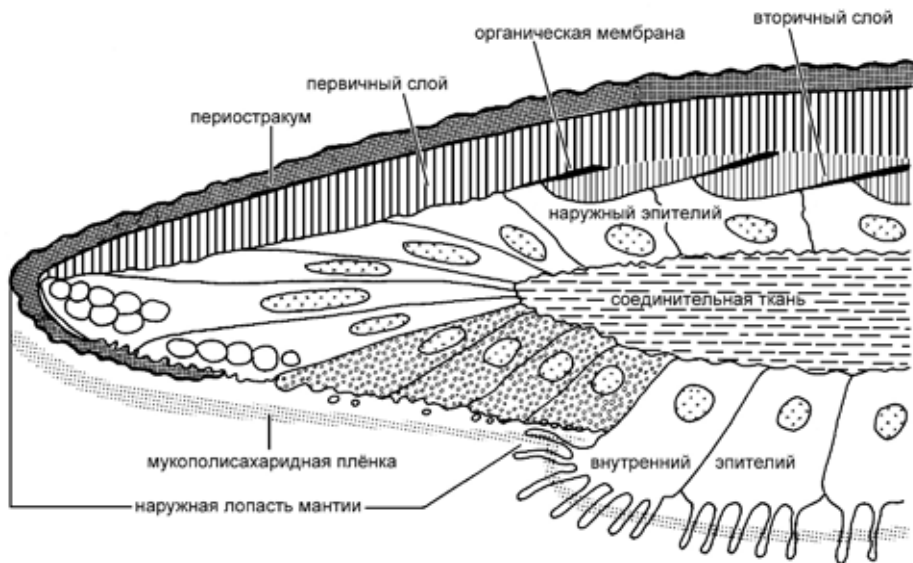


Рис. 1. Схема строения края раковины у *Notosaria* (по Williams, 1984).

как таксономического признака, так же как и для других слоев раковины, должна оцениваться для каждой группы отдельно. Несмотря на явное морфологическое разнообразие элементов первичного слоя терминология для них не разработана. В настоящей статье мы сделаем краткий обзор описанных к настоящему времени структурных разновидностей первичного слоя брахиопод подтипа *Rhynchonelliformea*.

Режим секреции раковины у современных брахиопод впервые был изучен А. Уильямсом (Williams, 1966, 1968, 1971). Было установлено, что секреторные клетки кубического эпителия зарождаются в складке внутреннего лепестка мантии у переднего края и сразу начинают секретировать мукополисахаридную пленку и периостракум (рис. 1). Затем, по мере зарождения новых клеток, они, как на ленте конвейера, перемещаются сначала на передний край, где начинают выделять минерализованные элементы первичного слоя, и затем, на небольшом расстоянии от переднего края, начинается секреция элементов вторичного слоя (обычно фибр). Периостракум, первичный и вторичный слои отделены друг от друга протеиновой мембраной. Таким образом, каждая клетка последовательно выделяет мукополисахаридный слой, периостракум, ограниченный двумя протеиновыми мембранами, элементы первичного слоя и элементы вторичного и третичного слоев, причем элементы вторичного и третичного слоев заключены в протеиновые оболочки и отделены таким образом от первичного слоя и друг от друга. Площадь поперечного сечения структурных элементов вторичного слоя (фибр и призм) соответствует площади секре-

тирующей поверхности клеток наружного эпителия, тогда как элементы первичного слоя в разы меньше. Вторичный и третичный слои могут быть сложены фибрами, призмами или пластинами (четкой привязки номера слоя к определенному типу структурных элементов нет). Граница между первичным и вторичным слоями хорошо выражена на ископаемом материале, что является свидетельством сходного типа секреции и у ископаемых брахиопод. Внутри первичного слоя протеиновых оболочек нет, и поэтому нет границ между элементами, выделенными разными клетками. Таким образом, к элементам первичного слоя относятся элементы, выделенные мантией у края створки до того, как края клеток наружного эпителия начали образовывать протеиновые оболочки.

Канальцы, пронизывающие первичный слой, Уильямс (Williams, 1968) интерпретировал как следы микроворсинок. Наружная поверхность клеток кубического эпителия неровная; периостракум соединяется с этими клетками микроворсинками и скоплениями микроворсинок. Когда начинается секреция первичного слоя, то в первую очередь зерна кальцита появляются на участках между микроворсинками. Секреция продолжается, кристаллиты растут и соприкасаются, будучи не разделенными межклеточными границами, но микроворсинки при этом сохраняются, и первичный слой получается пронизанный канальцами (микропорами) (Williams, 1968). Количество рядов клеток кубического эпителия в зоне, отвечающей за секрецию первичного слоя, обычно постоянно. Так, например, у *Terebratulina caputserpentis* (Linnaeus) оно равно пятнадцати (Williams, 1966).

Если ранее исследования раковины проводились на микроструктурном уровне, то за последние десять лет проводится интенсивное изучение скелета беспозвоночных на наноструктурном (или ультраструктурном, см. Барсков, 1974) уровне. Проведены подобные исследования на атомном силовом микроскопе и для раковин современных замковых брахиопод, опубликовано уже более двадцати работ на эту тему. Установлено, что элементарной единицей скелета брахиопод являются наногранулы, которые в разных слоях отличаются по размеру и структурированности. У других типов беспозвоночных животных с карбонатным скелетом, рано появившихся в палеонтологической летописи (моллюски, кораллы), базовым биоминеральным элементом скелета также являются изометрично-округлые гранулы размером менее 100 нм (Cusack et al., 2010).

**Первичный микрогранулярный** слой современной взрослой раковины *Terebratulina retusa* (Linnaeus) представлен очень мелкими зернами (обычно 50–100 нм в диаметре) и образует корку, хорошо отделенную от элементов вторичного слоя. Гранулы на фотографиях, полученных на атомном световом микроскопе, неравномерно окрашены и имеют темные и светлые зоны, что свидетельствует о том, что состав гранул неоднороден. Предполагается, что темные зоны представляют собой смешение органических оболочек

и аморфного карбоната кальция (Cusack et al., 2010). Несмотря на то, что слой не структурирован, исследования показали, что кристаллографические оси первичного и вторичного слоев перпендикулярны поверхности раковины, т. е. совпадают (у краниид они параллельны поверхности раковины) (Cusack et al., 2009). Фибры вторичного слоя также сложены из слоев гранул, перпендикулярных или наклонных к длине фибры. Рост фибры осуществляется путем добавления таких слоев. Длина фибры (ее морфологическая ось) параллельна поверхности раковины, но кристаллографическая ось слагающего фибру кальцита перпендикулярна ее длине и поверхности раковины. Направление кристаллографической оси выдержано в пределах одной фибры, но может несколько отличаться в соседних. Для структур, которые, хотя и являются единым (цельным) кристаллом, тем не менее, состоят из однотипно кристаллографически ориентированных гранул, был предложен термин «мезокристаллы». Упорядоченная кристаллографическая ориентация известна и для других беспозвоночных, например, так образован перламутр моллюсков (Cusack et al., 2008). По-видимому, кристаллографическая ориентировка первична в осуществлении биологического контроля вида над биоминерализацией (Cusack et al., 2010).

На поверхности первичного слоя *T. retusa* местами выделяются крупные треугольные структуры длиной до 1 мкм, сложенные мелкими изометричными гранулами. В некоторых случаях эти треугольные структуры расположены более или менее упорядоченно. Гранулы внутри фибры вторичного слоя также могут образовывать треугольные зерна, заключенные в органические оболочки (Cusack et al., 2008), т. е. имеется некоторое структурное сходство между способами упаковок гранул первичного и вторичного слоев. Такие треугольные упаковки наногранул пока известны только у теребратулид.

Однако гранулы ринхонеллиды *Notosaria nigricans* (Sowerby) расположены иначе, чем у *T. retusa*. На ультраструктурном уровне фибры *N. nigricans* состоят из стерженьков, наклоненных к длинной оси фибры. Сами же стерженьки сложены преимущественно из изометрично-округлых, местами из треугольных гранул (<50 нм), заключенных в оболочки и также неоднородных по составу. Из таких же стерженьков сложен и первичный слой *N. nigricans*. Стерженьки в первичном слое ориентированы перпендикулярно к поверхности раковины. Это может означать, что способ компоновки гранул выдерживается для первичного и вторичного слоев, по крайней мере, внутри одного вида, а внешне сходные фибры могут отличаться способами внутренней упаковки наногранул. Теребратулиды с их более крупными (>50 нм), собранными в треугольные упаковки гранулами, появились позже ринхонеллид (Cusack et al., 2013).

Первичный слой представителей другого подтипа брахиопод с кальцитовой раковинной, краниид *Neocrania anomala* (Müller), также сложен

гранулами, однако скомпонованы эти гранулы в стерженьки, из которых сложены ромбические пластины. Стерженьки внутри одной пластины параллельны друг другу; если пластины вторичного слоя краниид растут по спирали, то пластины первичного слоя имеют простой радиальный рост (Cusack, Williams, 2001). Таким образом, механизмы биоминерализации у брахиопод с кальцитовой раковиной неоднородны. Из лофофорат секреция скелета у брахиопод имеет ряд общих черт с мшанками, в частности, у мшанок первичный слой также может быть образован игольчатым или гранулярным кальцитом (кроме того, у них известен ромбический первичный слой) (Williams, 1984).

У ископаемых брахиопод известны три типа первичного слоя: внешне неструктурированный микрогранулярный, мелкокристаллический (игольчатый, столбчатый, призматический) и (редко) ламеллярный. Можно предположить, что при отсутствии протеиновых оболочек между кальцитовым материалом, выделяемым отдельными клетками, различия в строении первичного слоя связаны с разными способами компоновки наногранул. Наноструктура раковины ископаемых брахиопод неизвестна, поэтому ниже будет описана только микроструктура первичного слоя.

Гранулярный первичный слой отвечает наиболее ранним стадиям онтогенеза, что показано как на современном, так и на ископаемом материале. Из современных брахиопод наиболее ранние стадии развития были изучены Стикером и Ридом для *Terebratalia transversa* (Sowerby) (Stricker, Reed, 1985). Ими было показано, что в первые сутки после метаморфоза образуется первичная («протегулярная» по их терминологии) раковина, которая сложена скрытокристаллическим кальцитом. В последующие дни начинается секреция фибр, и на внутренней поверхности четырехдневной раковины выделяются два участка, сложенные скрытокристаллическим кальцитом: задний участок, отвечающий первичносформированной раковине, и передний край. Из ископаемых брахиопод сохранившийся первичный слой на первичносформированной раковине известен для ордовикских ринхонеллят (Мадисон, 2009). Это наиболее мелкие из известных ископаемых брахиопод с кальцитовой раковиной, и их онтогенез, по-видимому, был сходен с онтогенезом современных теребратулид. Их раковинки также двухслойные, первичносформированной раковине отвечает примакущечный участок шириной до 200 мкм, сложенный гранулярным кальцитом; остальная раковина сложена ювенильными фибрами (табл. I, фиг. 1, 2). Однако, в отличие от микрогранулярного первичного слоя на взрослой раковине, этот кальцит нельзя назвать скрытокристаллическим. Крупные, изометричные зерна (табл. I, фиг. 4) появились, вероятно, в результате диагенеза, тогда как округлые зерна диаметром 2–3 мкм (табл. I, фиг. 3) представляют, скорее всего, оригинальную микроструктуру первичносформированной раковины. Аналогичная микроструктура первичной

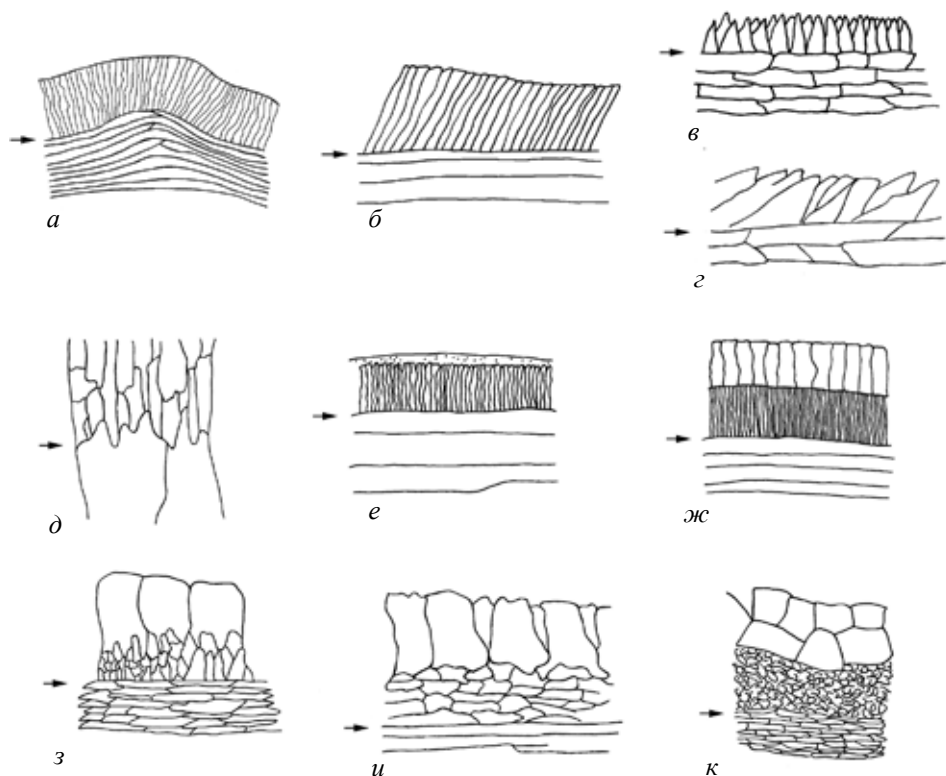


Рис. 2. Схема строения первичного слоя: 1а – у спириферид *Cyrtospirifer disjunctus* (Sow.); 1б – у агириид *Composita ambigua* (Sow.); 1в – у атрипид *Spinatrypa* (*Isospinatrypa*) *aspera araxica* Komarov; 1г – у современных теребратулид *Griphus vitreus* (Born); 1д – у куторгинид *Kutorgina* cf. *paucicornata* Lermontova; 1е – у ринхонеллид *Sulcirhynchia beriasensis* (Lobacheva); 1ж – у ринхонеллид *Belbekella airgulensis* Moisseev; 1з – у атрипид *Punctatrypa* (*Punctatrypa*) *olgae* Nalivkin; 1и – у ортотетид *Oxoplecia gouldi* Ulrich, Cooper; 1к – у ринхонеллид *Septaliphoria guerassimovi* Moisseev; стрелкой отмечена граница между первичным (сверху) и вторичным (снизу) слоями.

раковины известна и для строфоменид (Bassett et al., 2008). Размер гранул на взрослой раковине, вероятно, не должен превышать 100 нм; более крупные зерна следует считать или результатом диагенеза, или же сохранившимся способом упаковки.

Обычно (за исключением тецидеид) мощность микрогранулярного слоя невелика (несколько десятков микрон), и он выглядит как корка на поверхности структурированного вторичного слоя (табл. I, фиг. 6).

**Мелкокристаллический (игольчатый, столбчатый, призматический) первичный слой** выглядит структурированным по сравнению с микрогранулярным. Слой может быть сложен из кристаллитов, ориентированных перпендикулярно (рис. 2,а) или под небольшим углом по отно-

шению к поверхности вторичного слоя (рис. 2б). Толщина продолговатых структурных элементов, слагающих первичный слой, может варьировать и становиться примерно равной их высоте. Кристаллиты могут быть игольчатыми, столбчатыми или же призматическими высотой 5–20 мкм и толщиной до 25 мкм. Призматические кристаллиты могут быть расположены одним слоем (рис. 2,з, и) или же двумя плотно соприкасающимися подслоями (рис. 2,к). Кроме того, кристаллиты первичного слоя могут иметь заостренные верхушки (рис. 2,в), или же иметь треугольные очертания (рис. 2,е). Причем треугольные элементы, по-видимому, не образовались в результате диагенеза, а являются оригинальной структурой, так как известны и на современном материале (Gaspard, 1991). В отличие от третичного призматического слоя, фибры вторичного слоя не являются продолжением игольчатых кристаллов и четко от них отделены.

Из наиболее древних брахиопод подтипа *Rhynchonelliformea* сохранившийся первичный слой из удлинённых кристаллитов встречен у кембрийских куторгинид, у которых он имеет мощность до 90 мкм и сложен кристаллитами длиной до 10–15 мкм и диаметром 4–6 мкм; поперечные сечения кристаллитов четырех-, пяти-, шестиугольные, или изометричные. Вторичный слой при этом также призматический, стержневидные кристаллиты переходят из одного слоя в другой, и граница между обоими слоями отмечена только достаточно резким увеличением толщины кристаллитов – диаметр кристаллитов вторичного слоя 10–15 мкм (рис. 2,е; Ушатинская, Малаховская, 2006). Поскольку все элементы обоих слоев ориентированы перпендикулярно поверхности раковины и плавно переходят друг в друга (ориентировка фибр параллельно поверхности раковины является следствием описанного выше способа наращивания раковинного вещества), то можно предположить, что и секреторный режим мантии куторгинид отличался от такового всех остальных ринхонеллят (Малаховская, 2008).

Хорошо выражен мелкокристаллический слой у девонских атрипид. Его толщина варьирует от 10 до 60 мкм, иногда до 130 мкм и неизменна в пределах одного вида и одной раковины. Кристаллиты, слагающие мелкокристаллический слой, могут быть игольчатыми, удлинённо-овальными, субкубическими с длиной 6.1–34 мкм и шириной 0.8–11.5 мкм. Их ширина может быть одинаковой по всей длине, они могут иметь заостренные верхушки (при длине 10–18, ширина меняется от 3.8 до 7.6 мкм), или же они равномерно расширяются к нижней части и могут иметь треугольные очертания (Комаров, 1997). Сходный первичный слой известен для теребратулид (Смирнова и др., 1983).

**Комбинированный первичный слой.** Часто первичный слой ископаемых брахиопод представляет собой комбинацию гранулярного и кристаллического подслоев, причем кристаллический подслой может быть как наружным, так и внутренним (рис. 2,д). У современных брахиопод первичный слой,

состоящий из двух подслоев, неизвестен. Однако его формирование нельзя объяснять диагенетическими процессами, так как, например, из тех же местонахождений, откуда были получены экземпляры спириферин с двуслойным первичным слоем, были получены и теребратулиды, заключенные в такую же породу и имеющие аналогичные фибры во втором слое. Их первичный слой неперекристаллизованный, микрогранулярный. Следовательно, двусоставность первичного слоя спириферин оригинальна (Mackinnon, 1974).

Хорошо изучено строение первичного слоя у раннемеловых ринхонеллид, у которых он отличается значительным разнообразием. Есть формы с однослойным первичным слоем из мелкокристаллического кальцита (*Septaliphoria semenovi* Moisseev; Смирнова, 1984, табл. V, фиг. 2). У *Burrirhynchia polygona* (d'Orbigny) он состоит из двух подслоев: верхний плотный микрогранулярный подслоем толщиной 4–5 мкм, покрывающий в виде сплошной корки поверхность обеих створок, и нижний игольчатый подслоем из тонких кристаллов, плотно прилегающих друг к другу и перпендикулярных к поверхности створки (табл. I, фиг. 6, 8). Высота кристаллов 12–15 мкм, толщина 1.5–2.5 мкм. Сходный первичный слой развит у *Sulcirhynchia renauxiana* (Смирнова, 2012) и *Sulcirhynchia berriasensis* (Lobacheva) (табл. I, фиг. 7). [Аналогичное строение имеет первичный слой девонских и юрских спириферид (табл. I, фиг. 9; рис. 2,а; Mackinnon, 1974; Oleneva, 2013)]. У *Cyclothyris dagestanica* Смирнова нижний подслоем менее плотный, чем верхний, состоит из кристаллов неправильной формы размерами 4–5 мкм. Поверхность нижнего подслоя при отсутствии верхнего подслоя имеет чешуйчатый рельеф, где чешуйками являются концы кристаллов с заостренными треугольными очертаниями шириной 2–4 мкм (Смирнова, 2012). *Belbekella airgulensis* Moisseev имеет первичный слой, состоящий из двух мелкокристаллических подслоев, причем верхний подслоем состоит из более крупных столбчатых кристаллов, а нижний представлен игольчатыми кристаллитами (табл. I, фиг. 10; рис. 2,ж).

Д. МакКиннон, изучивший комбинированный первичный слой у лиасовой *Spiriferina walcotti* (Sowerby) описывает два подслоя: наружный микрогранулярный и внутренний мелкокристаллический, состоящий из вертикальных кристаллитов длиной около 10 мкм. Он отмечает, что кристаллиты наклонены к заднему краю, но перпендикулярны наблюдаемой изотопической границе первичного и вторичного слоев (Mackinnon, 1974). Дж. Армстронг (Armstrong, 1968) предположил, что образование кристаллитов связано с образованием органических мембран, а наличие микрогранулярного подслоя связано с переходной фазой между секрецией периостракума и образованием более структурированных кристаллитов. Двуслойность первичного слоя он объясняет так: сначала зерна кальцита, откладываемые на внутреннюю поверхность периостракума, были разделены сетью тончайших мембран, протягивающихся от периостракума



вовнутрь и производившихся одновременно с кристаллитами клетками эпителия. После того, как был отложен достаточно мощный прослой микрогранулярного кальцита, клетки начинали секретировать меньше органики, и множество мембран отделялись от эпителиальных клеток. Секреция продолжалась, но теперь кристаллиты начинали сливаться, и второй прослой начинал выглядеть более структурированным. Начиная с определенного момента вся секреция органики оказывалась сосредоточенной в выпуклом секторе плазмалеммы, и начиналась секреция фибр вторичного слоя. Эта интерпретация позволяет объяснить формирование первичного слоя, у которого верхний подслой состоит из более мелких компонентов, однако остается неясным, как формировались такие разновидности первичного слоя, у которого верхний подслой представлен призматическими или столбчатыми элементами, значительно более толстыми, чем структурные элементы нижнего подслоя (рис. 2, ж–к).

Другой тип комбинированного первичного слоя состоит из верхнего подслоя из крупных призматических или изометричных кристаллов, подстилающихся гранулярным слоем. Он известен у ринхонеллид *Septaliphoria guerassimovi* (рис. 2, к), у которых верхний подслой состоит из двух рядов крупных кристаллитов, подстилающихся микрогранулярным подслоем (Смирнова, 1984, 2010). У атрипид *Punctatrypa (Punctatrypa) olgae* (Nalivkin) первичный слой состоит из двух подслоев: внешнего, сложенного одним рядом призматических кристаллитов (размер 10–25 мкм), и внутреннего гранулярного (5–18.3 мкм), состоящего из мелких изометричных элементов, без отчетливой ориентировки (рис. 2, з). Гранулы нижнего подслоя не мелкие и, скорее, напоминают изометричные зерна. Переход между слоями постепенный, их суммарная мощность 55–60 мкм (Комаров, 1991). Сходное строение имеет первичный слой ортотетид *Oxoplecia gouldi* Ulrich, Cooper, однако у них граница между подслоями первичного слоя более резкая (табл. I, фиг. 11; рис. 2, и; Wright, 1970).

Во всех этих случаях граница между первичным и вторичным слоями резкая. Однако в некоторых случаях [напр., *Belbekella adducta* (Смирнова, 1984, табл. VII, фиг. 2)], вторичный слой сложен призмами. Отличать первичный призматический слой от вторичного призматического слоя следует, вероятно, по типу границы: призмы вторичного слоя могут плавно переходить в фибры третичного слоя. [Вопрос о том, что вторичный слой может быть призматическим, а третичный – фиброзным, и что, следовательно, термин «вторичный» не является синонимом термина «фиброзный», был подробно рассмотрен Т.Н. Смирновой (Smirnova, 2012)].

Первичный слой миоценовых теребратулид *Megathyris detruncata* (Gmelin, 1788) имеет разную структуру на разных створках: на спинной створке он сложен игольчатым кальцитом, расположенным перпендикулярно или наклонно к границе с фиброзным, а на брюшной створке –

нечетко перпендикулярным, неравномерно-зернистым кальцитом (Смирнова и др., 1983).

Наибольшее развитие первичный слой получил у современных тецидеид, у которых стенка раковины сложена почти целиком из первичного слоя. Эволюция микроструктуры раковины тецидеид происходила в сторону редукции вторичного фиброзного слоя (Смирнова, 1980). В позднем триасе и юре их раковина, как и раковины многих других брахиопод, состояла из двух слоев: первичного микрокристаллического и вторичного фиброзного. Затем в раннем мелу произошла редукция фиброзного слоя сначала в спинной створке, а затем и в брюшной; в настоящее время фиброзный слой приурочен только к элементам внутреннего скелета (зубы и приямочные гребни). Таким образом, у современных тецидеид стенка раковины сложена почти целиком из первичного слоя, представленного двумя подслоями: наружным игольчатым и внутренним гранулярным. Кристаллиты игольчатого слоя имеют 2.5–4 мкм в толщину и 15 мкм в длину. По структуре раковины тецидеидные брахиоподы являются высокоспецифичной группой, и описание особенностей строения их стенки раковины не входит в задачу настоящей статьи.

Двуслойный первичный слой может неоднократно обнаруживаться в одних отрядах и отсутствовать в других. Так, например, у атиридид не обнаружено двуслойного первичного слоя. Исследованные экземпляры имеют либо микрогранулярный, либо игольчатый первичный слой, кристаллиты которого наклонены под небольшим углом к границе с фиброзным слоем (рис. 1,б). Мощность первичного слоя может быть до 85 мкм (Грунт, 1982).

**Ламинарный первичный слой** получил наименьшее распространение и изучен хуже всего. По-видимому, в пределах подтипа Rhynchonelliformea он характеризует только отдельных строфоменат. В результате обследования сорока родов строфоменид было предположено, что их первичный слой сложен такими же фибрами, что и вторичный, а отличие между ними заключается лишь в том, что во вторичном слое содержатся талеолы. Подобный первичный слой был описан Уильямсом для *Vimuria* (Williams, Rowell, 1965; Williams, 1970). Однако на нашем материале по строфоменидам ламинарного первичного слоя обнаружено не было; впервые были обнаружены фрагменты игольчатого первичного слоя у ордовикских строфоменид (*Bilobia*), у которых он маломощный и сложен кристаллитами длиной около 5 и толщиной 1–1.5 мкм; также наблюдался микрогранулярный слой у *Biseptata briani* Madison (табл. I, фиг. 5). Кроме того, у строфоменид известен гранулярный первичный слой на участке, отвечающем первично сформированной раковине (Bassett et al., 2008), что также наблюдалось на нашем материале. У биллингселлид (предковая группа для строфоменид) первичный слой состоит из кристаллитов длиной до 10 мкм и толщиной 1–2 мкм (Williams, 1970).

Автор приносит искреннюю благодарность Т.Н. Смирновой за ценные консультации и предоставленные фотоматериалы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барсков И.С.* 1974. Об уровнях структуры скелетной ткани и терминологии структуры скелета моллюсков // Палеонтол. журн. № 3. С. 125–130.
- Грунт Т.А.* 1982. Микроструктура раковины брахиопод отряда *Athyridida* // Палеонтол. журн. № 4. С. 21–35.
- Комаров В.Н.* 1991. Об особенностях микроструктуры стенки раковины *Punctatula olgae* Nalivkin (*Atrypida*, *Brachiopoda*) // ДАН. Т. 321. № 5. С. 1091–1094.
- Комаров В.Н.* 1997. Девонские атрипиды Закавказья. М.: Наука. 200 с.
- Малаховская Я.Е.* 2008. Микроструктура стенки раковины рода *Kutorgina* Billings (*Brachiopoda*, *Kutorginida*) // Палеонтол. журн. № 5. С. 27–36.
- Смирнова Т.Н.* 1980. Микроструктура раковины раннемеловых *Bosquetella* (*Brachiopoda*) и ее значение для систематики // Палеонтол. журн. № 3. С. 43–51.
- Смирнова Т.Н.* 1984. Раннемеловые брахиоподы. М.: Наука. 200 с.
- Смирнова Т.Н., Чэнь Синьюй.* 2010. Структура раковины раннемеловых (берриасбарремских) ринхонеллид Дагестана // Палеонтол. журн. № 4. С. 35–37.
- Смирнова Т.Н., Зезина О.Н., Попель-Барчик Э.* 1983. О структуре раковины, морфогенезе и распространении мегатириид (брахиоподы) // Палеонтол. журн. № 2. С. 45–53.
- Ушатинская Г.Т., Малаховская Я.Е.* 2006. Первые брахиоподы с карбонатным скелетом: появление, расселение, строение стенки раковины / Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: ПИН РАН. С. 177–192.
- Armstrong J.D.* 1968. Microstructure of the shell of a Permian spiriferid brachiopod // Austr. j. earth sci. V. 15. Iss 2. P. 183–188.
- Bassett M.G., Popov L.E., Egerquist E.* 2008. Early ontogeny of some Ordovician–Silurian strophomenate brachiopods: significance for interpreting evolutionary relationships within early Rhynchonelliformea // Fossils and Strata. № 54. P. 13–20.
- Cusack M., Dauphin Y., Chung P. et al.* 2008. Multiscale structure of calcite fibres of the shell of the brachiopod *Terebratulina retusa* // J. structur. biol. V. 164. № 1. P. 96–100.
- Cusack M., Chung P., Dauphin Y., Pérez-Huerta A.* 2010. Brachiopod primary layer crystallography and nanostructure // Spec. pap. palaeontol. V. 84. P. 99–105.
- Cusack M., Williams A.* 2001. Evolutionary and diagenetic changes in the chemic-structure of the shell of cranioidbrachiopods // Palaeontology. V. 44. Pt 5. P. 875–903.
- Gaspard D.* 1991. Growth stages in articulate brachiopod shells and their relation to biomineralization // Brachiopods through time. Proc. 2 intern. brach. Congr., Univ. Otago. Balkema. P. 167–174.
- Mackinnon D.I.* 1974. The shell structure of spiriferide Brachiopoda // Bull. brit. mus. nat. hist. Geol. V. 25. № 3. P. 187–261.
- Madison A.A.* 2009. Structure of the first-formed shell of the Middle Ordovician orthid-like brachiopods from the Leningrad Region // Paleontol. j. V. 43. № 11. P. 1469–1476.
- Oleneva N.V.* 2013. Microornamentation and types of punctation in the Devonian spiriferids of the East European Platform // Paleontol. j. V. 47. Iss 1. P. 44–56.

- Pérez-Huerta A., Cusack M., McDonald S. et al.* 2009. Brachiopod punctae: A complexity in shell biomineralisation // *Journ. structur. biol.* V. 167. № 1. P. 62–67.
- Pérez-Huerta A., Dauphin Y., Cusack M.* 2013. Biogenic calcite granules – Are brachiopods different? // *Micron.* V. 44. P. 395–403.
- Smirnova T.N.* 2010. Shell microstructure in Mesozoic articulate brachiopods // *Paleontol. j.* V. 44. № 9. P. 1209–1216.
- Smirnova T.N.* 2012. Early Cretaceous Rhynchonellids of Dagestan: System, Morphology, Stratigraphic and Paleobiogeographic Significance // *Paleontol. j.* V. 46. № 11. P. 1197–1296.
- Stricker S.A., Reed C.G.* 1985. The protegulum and juvenile shell of a Recent articulate brachiopod: patterns of growth and chemical composition // *Lethaia.* V. 18. P. 295–303.
- Williams A.* 1966. Growth and structure of the shell of living articulate brachiopods // *Nature.* V. 211. P. 1146–1148.
- Williams A.* 1968. Evolution of the shell structure of articulate brachiopods // *Spec. pap. palaeontol.* № 2. P. 1–55.
- Williams A.* 1970. Origin of laminar-shelled articulate brachiopods // *Lethaia.* V. 3. P. 329–342.
- Williams A.* 1971. Comments on the growth of shell of articulate brachiopods // *Smithson. contrib. paleobiol.* № 3. P. 47–67.
- Williams A.* 1984. Lophophorates // *Biology of the integument.* V. 1. Invertebrates. Berlin. P. 728–745.
- Williams A.* 1997. Shell structure // *Treatise on Invertebrate Paleontology.* Pt H (Revised). V. 1. Lawrence: Univ. Kansas press. P. 267–295.
- Williams A., Rowell A.J.* 1965. Morphology // *Treatise on Invertebrate Paleontology.* Pt H. V. 1. Lawrence: Univ. Kansas press. P. H57–H138.
- Wright A.D.* 1970. A note on the shell structure of the triplesiacean brachiopods // *Lethaia.* V. 3. P. 423–426.

## Объяснение таблицы I

Фиг. 1–4. Микроструктура ювенильных раковин ортидовидных брахиопод: (1) экз. ПИН, № 4921/448, целая раковина, вид со стороны спинной створки, первичносформированная раковина из гранулярного кальцита четко отделена от фиброзной брэфической раковины; (2) экз. ПИН, № 4921/499, гранулярный первичный слой на первичносформированной раковине, в левом нижнем углу видны ювенильные фибры; (3) экз. ПИН, № 4921/466, гранулярный кальцит на первичносформированной раковине; (4) экз. ПИН, № 4921/498, слегка перекристаллизованный гранулярный кальцит на первичносформированной раковине; Ленинградская обл., Путиловский карьер; Геккерев Горб, нижняя линза; средний ордовик, волховский горизонт.

Фиг. 5. *Biseptata briani* Madison, экз. ПИН, № 4921/587, микрогранулярный первичный слой, покрывающий коркой фибры вторичного слоя.

Фиг. 6, 8. *Burrirhynchia polygona* (d'Orbigny): (6) экз. ПИН, № 4898/2913, первичный слой, лежащий коркой на вторичном слое; (8) экз. ПИН, № 4898/2914, первичный слой, состоящий из тонкого верхнего гранулярного подслоя и нижнего игольчатого подслоя; Южный Дагестан, р. Цмурчай (по Smirnova, 2012); нижний мел, верхний апт.

Фиг. 7. *Sulcirhynchia berriasensis* (Lobacheva), экз. ПИН, № 4898/41, первичный слой, состоящий из тонкого верхнего гранулярного подслоя и нижнего игольчатого подслоя; Центральный Крым, с Балки; нижний мел, берриас.

Фиг. 9. *Cyrtospirifer disjunctus* (Sowerby); экз. ВНИГНИ, № 2901, изгиб первичного слоя из микрогранулярного и игольчатого подслоев и вторичного слоя на месте струйки; Морсово, скв. Р-1, гл. 458-460 м; верхний девон, верхний фран, семилукский горизонт (по Oleneva, 2013).

Фиг. 10. *Belbekella airgulensis* Moisseev, экз. ПИН, № 4898/4151, первичный слой из двух мелкокристаллических подслоев, верхний подслоем из более крупных столбчатых кристаллов, нижний подслоем игольчатый; Центральный Крым, с Балки; нижний мел, берриас.

Фиг. 11. *Oxoplectia gouldi* Ulrich, Cooper, первичный слой из верхнего подслоя из призматических кристаллитов, подстилающихся гранулярным слоем, × 2600; Bromide Formation, Spring Creek, Oklahoma (по Wright, 1970).

## PRIMARY SHELL LAYER OF SOME BRACHIOPODS OF THE SUBPHYLUM RHYNCHONELLIFORMEA

A. A. Madison

Main types of the micro- and nanostructure of primary layer of some brachiopods of the subphylum Rhynchonelliformea are described basing on the literary data.

*Key words:* brachiopods, Rhynchonelliformea, microstructure, nanostructure, primary layer.

