

НАРУШЕНИЕ БИЛАТЕРАЛЬНОЙ СИММЕТРИИ У БРАХИОПОД

Г.А. Афанасьева

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
g.afanasjeva@mail.ru*

Рассматриваются случаи нарушения билатеральной симметрии у представителей ряда отрядов замковых брахиопод различного геологического возраста и ныне живущих. Асимметрия обычно встречается у обитателей рифовых фаций и касается в основном формы раковины, лофофора, брахидия и кардиналия. Как правило, изменения наружного и внутреннего строения происходят одновременно, реже искажается только форма раковины или только внутренние структуры. Нарушение симметрии может быть связано с теснотой поселения, с формой поверхности прикрепления индивидуумов и с направлениями питающих потоков в окружающей среде.

Ключевые слова: замковые брахиоподы, нарушение симметрии, лофофор, брахидий, кардиналий, форма раковины, рифовые фации.

Билатеральная симметрия, характерная для брахиопод, может нарушаться у представителей разных отрядов как современных, так и ископаемых брахиопод различного геологического возраста.

Впервые нарушение билатеральной симметрии у современных брахиопод было отмечено П. Фишером и Д. Элертом (Fischer, Oehlert, 1892) у представителя отряда Terebratulida – *Terebratula dorsata* (Gmelin), обитающего у берегов Патагонии и прикрепляющегося к веткам кораллов. Раковины этих теребратулид были деформированы и строение брахиальных петель искажено в ходе роста вследствие сжатия из-за тесноты поселения. Затем явная асимметрия лофофора у ныне живущего вида теребратулид – *Macandrevia cranium* (Müller), существующего в коралловых зарослях у берегов Норвегии, была отмечена Дж. Эллиотом (Elliott, 1948). У одного из экземпляров этого вида одна половина плектолофа развита нормально, а другая – рудиментарна (рис. 1). При этом наружное строение раковины симметрично. Неравномерное развития парных ветвей лофофора Эллиот был склонен рассматривать как проявление врожденного дефекта развития.

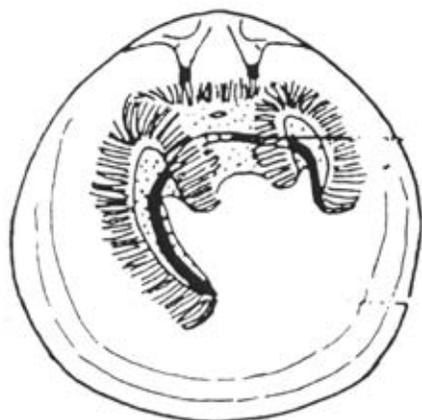


Рис. 1. *Macandrevia cranium* (Müller), строение лофофора, $\times 2$; Северное море, Норвегия (Elliott G.F., 1948).

Наибольшее число наблюдений асимметрии формы раковины и внутренних анатомических и морфологических структур у современных брахиопод принадлежит Д. Аткинсу, изучавшей стадии роста лофофора, у нескольких видов теребратулид, обитателей коралловых рифов Атлантики. Так, у *Platidia davidsoni* (Eudes Deslongchamps) была отмечена неправильная форма раковины, соответствующая поверхности коралла *Dendrophillia cornigera* Lamarck, к которой она прирастает, и асимметрия лофофора (Atkins, 1959).

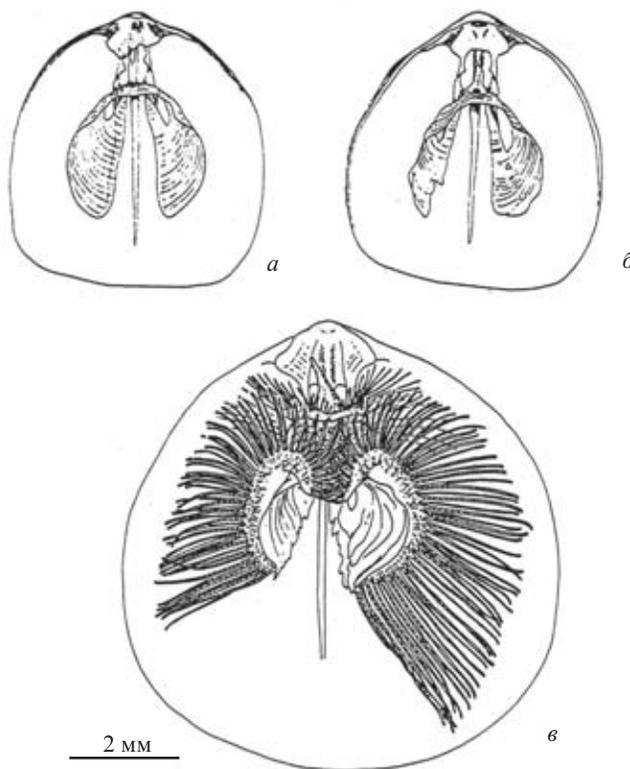


Рис. 2. Асимметрия строения раковины у современной теребратулиды *Fallax daliniformis* Atkins: *а* – чрезмерное развитие левого прямочного гребня, *б* – одностороннее разрастание правой нисходящей петли брахидия, *в* – асимметрия рук плектолофа (Atkins, 1960a).

У *Fallax daliniformis* Atkins, найденного прикрепленным к *Lophelia prolifera* (Linnaeus), при прослеживании роста лофофора от шизолафа до плектолофа выявлены: асимметрия очертания раковины, чрезмерная величина левого прямочного гребня на внутренней поверхности спинной створки (рис. 2а), одностороннее разрастание правой нисходящей ветви брахидия (рис. 2б), асимметрия рук плектолофа (рис. 2в) (Atkins, 1960а). У *Megerlia truncata* (Linnaeus), прикрепляющейся как к *Dendrophillia cornigera*, так и к *Lophelia prolifera*, наблюдается наличие укороченных филаментов наружного ряда: двух с левой стороны и трех – с правой без изменения длины филаментов наружного ряда (рис. 3), и смещение кишечника (Atkins, 1961). Аткинс предполагала, что наблюдаемая асимметрия в строении брахиопод связана с неровной поверхностью коралловых ветвей, к которой они прикреплялись, близостью соседних брахиопод или других представителей эпифауны и не исключала также влияние паразитов (Atkins, 1959).

Случаи нарушения симметрии формы раковины, связанные в основном с неровностями субстрата и теснотой поселения, наблюдались Д. Ли (Lee,

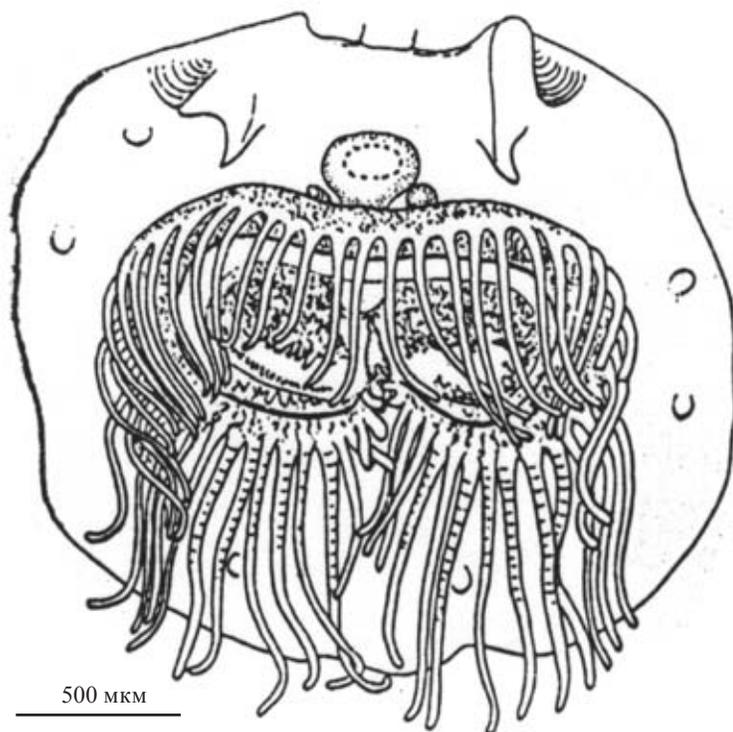


Рис. 3. Несимметричное положение неодинаковых по длине филаментов у современной теребратулиды *Megerlia truncata* (L.) (Atkins, 1961).

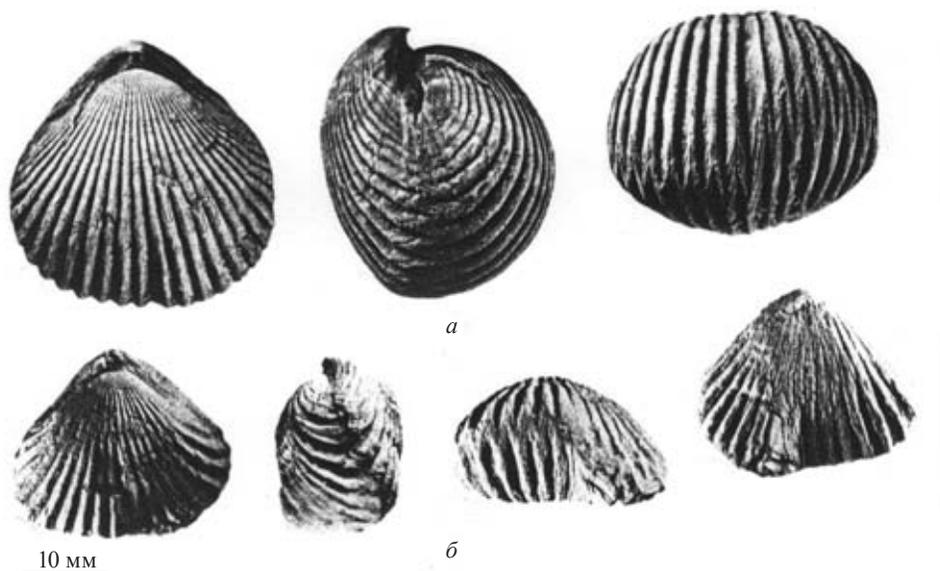


Рис. 4. Асимметрия раковины у ринхонеллиды рода *Tornquirhynchia* Childs: *a* – *T. inconstans* (Sowerby); верхняя юра, кимериджский ярус Англии; *б* – *T. asymmetrica* (Radulovic); средняя юра, байосский ярус Балкан (Manceñido et al., 2002).

1978) у современного вида ринхонеллид, обитателя побережья Новой Зеландии *Notosaria nigricans* (Sowerby). Асимметрия увеличивалась с ростом раковины и в разной мере проявлялась почти у 70 % исследованных экземпляров. В большинстве случаев изгиб передней комиссуры, соответствующий седлу спинной створки, смещался влево или вправо. Асимметрию в строении раковины по тем же причинам отметил А.В. Пахневич (2012) у ныне живущих брахиопод Баренцева, Белого и Норвежского морей. Им был произведен подсчет процентного состава асимметричных раковин по отношению к общему числу раковин в выборке. Наибольшее число асимметричных раковин – 17,4 % обнаружено у теребратулиды *Macandrevia cranium*, а у теребратулид родов *Terebratulina* Orbigny, *Diestothyris* Thomson и у рода ринхонеллид *Hemithiris* Orbigny процент асимметричных экземпляров колеблется от 3,45 до 1,8 %.

Среди ископаемых брахиопод нарушение билатеральной симметрии чаще всего встречается у обитателей рифов и прилегающих частей шельфа. Наиболее яркие примеры асимметрии характеризуют представителей отряда *Rhynchonellida*. В норме у большинства ринхонеллид передняя комиссура состоит из срединного изгиба в сторону спинной створки, который соответствует выходящему потоку фильтрующей системы, и двух боковых, симметрично расположенных изгибов в сторону брюшной створки, соответствующих ее входящим потокам. Однако у некоторых мезо-кай-

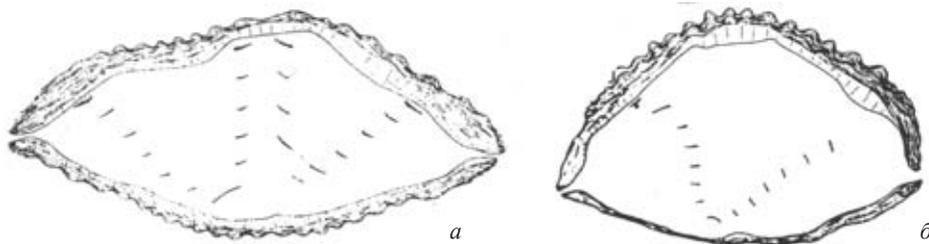


Рис. 5. Атрипида *Kerpina veneta* Struve из эйфельского яруса среднего девона Германии; поперечные шлифовки цельных раковин с сочлененными створками: *a* – нормальный спиральный брахийд с двумя конусами спиралей, *б* – одна из рук спиролофа атрофирована, х4 (Cooper, 1967).

нозойских ринхонеллид рифовых фаций один из боковых изгибов может отсутствовать то с одной, то с другой стороны (рис. 4). Предполагается, что в данном случае лофофор был тоже асимметричным и система фильтрации менялась – функционировала только одна из рук спиролофа, а другая атрофировалась и в фильтрации принимал участие один входящий поток (Ager, 1965; Asgaard, 1968; Brookfield, 1973). Ринхонеллидам семейства Cyclothyrididae Makridin надсемейства Hemithiridoidea, распространенным повсеместно от среднего триаса до палеогена, асимметрия раковины настолько присуща, что это отмечается в диагнозе семейства и в диагнозах родов *Cyclothyris* McCoy, *Septaliphoria* Leidhold, *Lamellaerhynchia* Burri, *Tornquirhynchia* Childs, *Owenirhynchia* Calzada этого семейства (Manceñido et al., 2002). Кроме того, хорошо известна асимметрия раковины у ринхонеллид рода *Rhactorhynchia* Buckman семейства Tetrarhynchiidae Ager этого же надсемейства из кимериджского яруса верхней юры Англии (Ager, 1965), что также отражено в диагнозе рода (Manceñido et al., 2002). Характерная асимметрия передней комиссуры, состоящей также из двух изгибов, отмечена у родов надсемейства Pugnacoidea: *Streptaria* Cooper семейства Basiliolidae Cooper, широко распространенного в палеогене и неогене, и *Erymnaria* Cooper семейства Erymnariidae Cooper из верхнего мела – палеогена (Cooper, 1959). У других мезо-кайнозойских ринхонеллид асимметрия может проявляться эпизодически у индивидуумов какого-либо одного местонахождения.

Если атрофию одной из рук спиролофа у ископаемых ринхонеллид можно лишь предполагать с большой степенью вероятности, то непосредственно это явление можно наблюдать у представителей отряда Atrypida, у которых спиролоф поддерживается хорошо развитым брахидием. Так, атрофию одной из рук спиролофа и гипертрофию другой с одновременным искажением формы раковины можно видеть у обитателя коралловых рифов атрипиды *Kerpina veneta goniorthyncha* Struve из отложений эйфельского яруса среднего девона Германии (Cooper, 1967) (рис. 5).

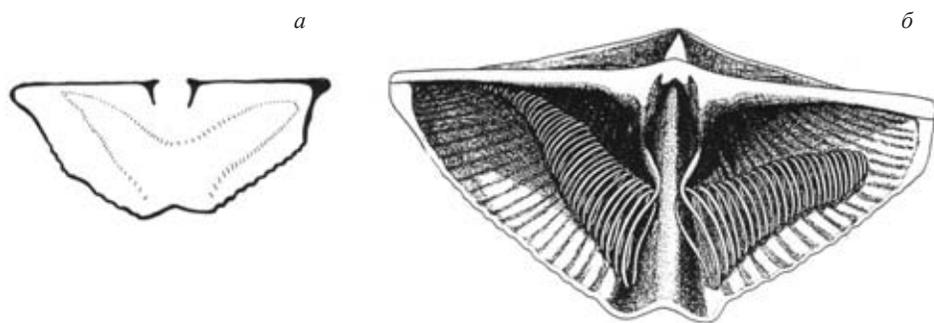


Рис. 6. *Spinoecyrtia iowensis* (Owen): *a* – поперечная шлифовка цельной раковины с сочлененными створками, *б* – реконструкция брахидия, $\times 2$; девон (Cedar Valley Limestone) Айовы (Ager, Riggs, 1964).

У вида *Spinoecyrtia iowensis* (Owen) из отряда Spiriferida нарушение билатеральной симметрии проявляется независимо как на наружных, так и на внутренних структурах раковины. Из девонских отложений штата Айова США было исследовано более 200 экземпляров этих спириферид, у большинства из которых форма раковины асимметрична – у 55 % экземпляров ширина правой половины раковины больше левой, а у 45 % наоборот. Внутри раковины спирали брахидия обычно симметричны, но у некоторых экземпляров наблюдается их аномальное развитие – левосторонняя брахиальная поддержка имеет большее число спиралей, большую протяженность и несколько иначе ориентирована, чем правосторонняя. Такую асимметрию брахидия, предполагающую соответствующую асимметрию спиролафа, наблюдавшие ее Д. Эгер и Э. Ригз, объясняют наличием сильных течений в местах обитания вида (Ager, Riggs, 1964) (рис. 6).

У ископаемых брахиопод разных отрядов, так же как и у современных, известны многочисленные случаи асимметрии формы раковины и внутренних структур вследствие тесноты поселения и прикрепления к неров-

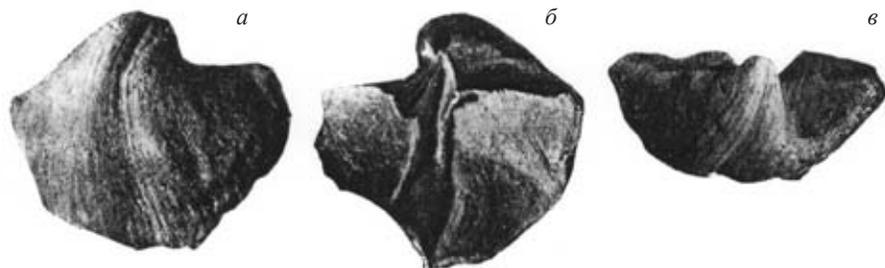


Рис. 7. Деформированная брюшная створка спирифериды *Choristites* sp.: *a* – вид снаружи, *б* – внутреннее строение, *в* – вид со стороны макушки; средний карбон, московский ярус, подольский горизонт Подмосковной котловины (Иванова, 1949).

ному субстрату. При этом асимметрия наблюдается в основном у наиболее крупных взрослых экземпляров и усиливается с ростом.

Например, Е.А. Иванова (1949) отмечала неравномерный рост раковины из-за скученности у спириферид рода *Choristites* Fischer из подольского и мячковского горизонтов московского яруса среднего карбона Подмосквой котловины (рис. 7). А. Купер (Cooper, 1957) наблюдал подобную асимметрию формы раковины вследствие помех развития со стороны соседних индивидуумов у спириферид рода *Mucrospirifer* Grabau из среднего девона США. У этих брахиопод неравномерно развиты боковые концы раковины – они или оттянуты в длинные выросты, или округлены и деформированы.

Нарушение симметрии при скученности поселения может проявляться только в наружном строении раковины без изменения ее внутренних структур. Такого роста асимметрию отметила Г. Биернат (Biernat, 1957) у ринхонеллиды *Peregrinella multica rinata* (Lamarck), распространенной в готеривском ярусе нижнего мела Польши и Франции. У данного вида, по мнению Биернат, гроздь раковин первоначально формируются из молодых индивидуумов, прикрепляющихся к субстрату функционирующей

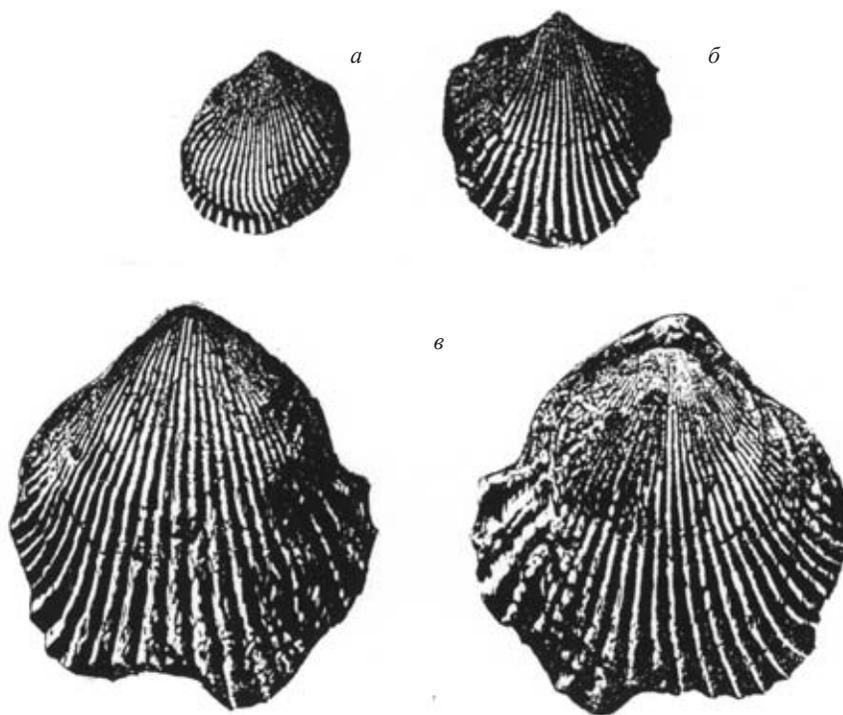


Рис. 8. Асимметрия формы раковины у ринхонеллиды *Peregrinella multica rinata* (Lamarck): *a*, *б* – брюшные створки, *в* – целая раковина с сочлененными створками; готеривский ярус верхнего мела Польши (Biernat, 1957).

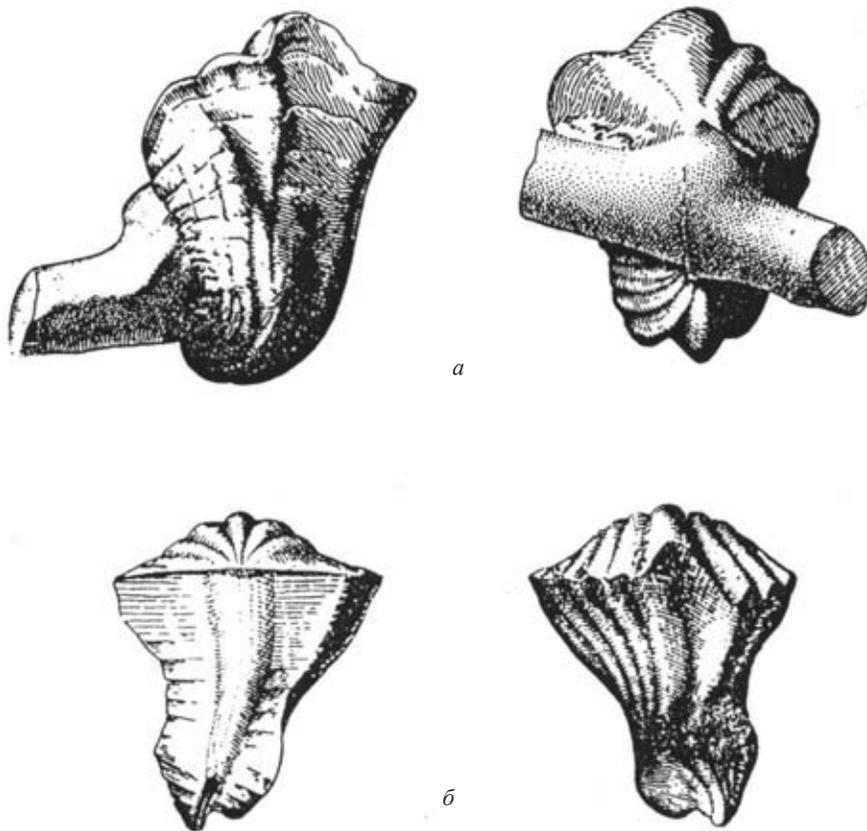


Рис. 9. Спирифериды *Syrptina heteroclita intermedia* Oehlert: *a* – прикрепление ареей брюшной створки к колонии табулят; *б* – асимметричная форма раковины; средний девон, живетский ярус Кузнецкого бассейна (Иванова, 1962).

ножкой. В дальнейшем, из-за механического давления друг на друга растущих раковин, их форма искажается (рис. 8).

Случаи деформации раковины вследствие прикрепления к неровному субстрату у ископаемых брахиопод также нередки.

Иванова (1962, 1971) отмечала искажение формы раковины у спириферид *Syrptina heteroclita intermedia* Oehlert из живетского яруса среднего девона Кузнецкого бассейна, прикрепляющихся ареей к неровной поверхности ветвей табулят (рис. 9). П. Коппер (Copper, 1978) наблюдал подобное изменение формы брюшной створки у атрипид *Davidsonia verneuilli* Bouchard-Chatreaux в связи с ее цементацией к поверхности табуляты.

Наиболее подробно типы асимметрии формы раковины, связанные с характером поверхности и расположением места прикрепления индивидуума, рассмотрены Ж. Михаликом (Michalík, 1976) на примере вида

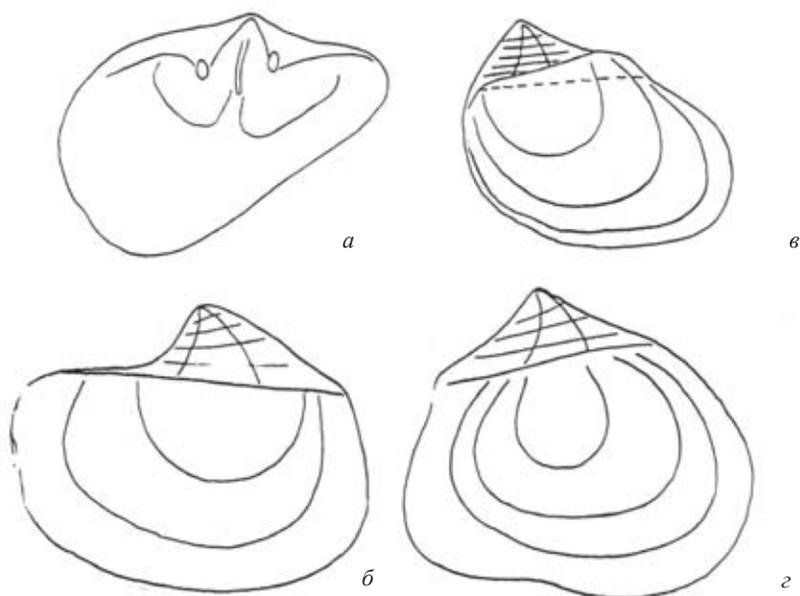


Рис. 10. Типы асимметрии у тецидеиды *Thecospira haidingeri* (Suess), прирастающей к раковине теребратулиды *Rhaetina Waagen*, из верхнего триаса Западных Карпат: *a* – при прикреплении вблизи переднего края теребратулиды, *б* – при цементации к бородам на раковине теребратулиды, *в* – при косом прикреплении к поверхности раковины теребратулиды, *г* – при прирастании в области задней комиссуры теребратулиды (Michalík, 1976, с изменениями).

Thecospira haidingeri (Suess) отряда Thecideida из верхнего триаса Западных Карпат. Мелкие раковины этого вида прирастают брюшной створкой к разным участкам поверхности раковины более крупной теребратулиды *Rhaetina Waagen*. Тип деформации раковины тецидеиды обуславливался положением места ее прикрепления. У индивидуумов, прикрепляющихся вблизи места зияния раковины хозяина, в процессе роста передний край постепенно занимает позицию, параллельную переднему краю теребратулиды (рис. 10*a*). В данном случае асимметрия, по-видимому, обусловлена также направлениями пищевых потоков, создаваемых теребратулидой. Другой тип деформации раковины тецидеиды связан с ее цементацией к бороздам или морщинам на поверхности раковины хозяина (рис. 10*б*). В этой ситуации при редукции латерального роста наблюдается спиральная деформация раковины, которая была необходима для сохранения постоянного соотношения длины боковых частей и переднего края. Асимметрию раковины тецидеиды вызывало также косое прирастание к плоской поверхности раковины хозяина, которое препятствовало нормальной артикуляции и росту раковины *Th. haidingeri* и способствовало ротации спинной створки (рис. 10*в*). При прирастании тецидеиды в районе задней

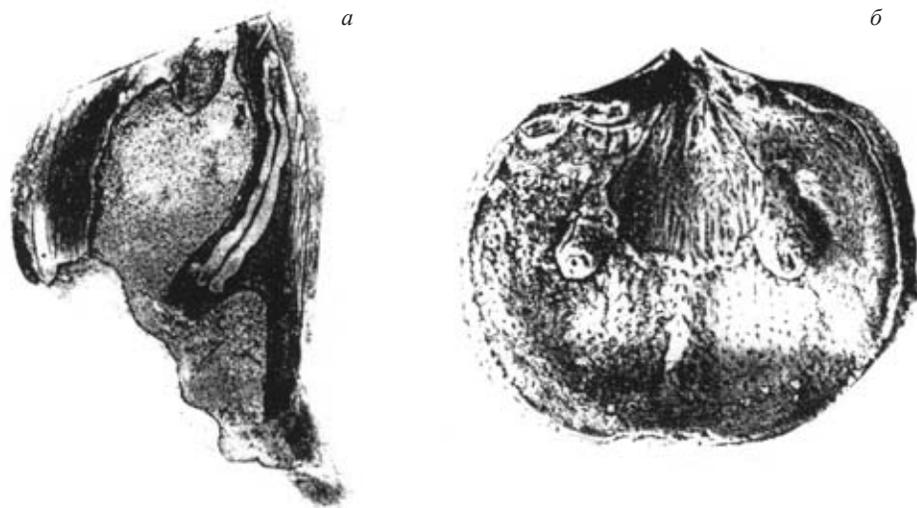


Рис. 11. Следы жизнедеятельности червеобразного паразита на раковине атрипиды *Atrypa zonata* Schnur из живецкого яруса среднего девона Свентокшиских гор Польши: *a* – в виде канальцев в толще брюшной створки, $\times 8$, *б* – в виде выростов на внутренней поверхности брюшной створки, $\times 4$ (Biernat, 1961).

комиссуры теребратулиды происходила слабая ротация ее спинной створки, вызванная давлением со стороны другой створки теребратулиды при артикуляции (рис. 10г).

Нарушение симметрии у брахиопод обычно проявляется одновременно как на наружных, так и на внутренних структурах, но иногда асимметричны только внутренние образования, связанные с системой фильтрации, как это было показано выше, у ныне живущего вида теребратулид *Masandrevia cranium* с неравномерно развитыми ветвями плектолофа. В то же время отмечены случаи обратного соотношения проявления наружной и внутренней асимметрии. Как уже говорилось, у современной теребратулиды *Platidia davidsoni* строение лофофора остается симметричным при нарушении симметрии формы раковины. То же самое наблюдается у теребратулиды *Terebratula transversa* (Sowerby) из мела Англии (Elliott, 1947) и у меловой ринхонеллиды *Peregrinella multicarinata* (Biernat, 1957).

Эгер и Ригз (Ager, Riggs, 1964) рассматривали три возможные основные причины нарушения билатеральной симметрии у брахиопод, ни одна из которых, по мнению самих же авторов, не является полностью удовлетворительной и исчерпывающей: тесное поселение, активность паразитов и врожденный дефект развития. При этом авторы отмечают, что, хотя прямой связи между асимметрией и наличием эпифаунных элементов не наблюдается, существует вероятность присутствие нефоссилизированных паразитов.

Возможную роль паразитов в нарушении симметрии у современных брахиопод предполагала и Аткинс (Atkins, 1959), однако эти предположения не подтверждены наблюдениями. Более того, наличие наиболее явных следов присутствия паразитов у брахиопод не вызывало асимметрию. Так, у атрипиды *Atrypa zonata* Schnur из отложений живецкого яруса Свентокшиских гор Польши обнаружены следы жизнедеятельности червеобразного паразита в виде канальцев, просверленных в толще брюшной створки (рис. 11а) и выростов на ее внутренней поверхности (рис. 11б). Этот паразит описан Биернат (Biernat, 1961) в качестве нового рода и вида *Dioyugma atrypophilía* проблематичного организма, условно отнесенного к полихетам. Отмечено, что присутствие паразита не нарушало нормального роста всех наружных и внутренних структур раковины и у образцов атрипид со следами канальцев не наблюдались отличия ни в форме раковины, ни в строении внутренних структур по сравнению с теми образцами, в которых они отсутствовали.

В качестве паразитов у некоторых брахиопод существовали также микроскопические сверлящие водоросли, широко распространенные от палеозоя до ныне. Следы их сверления были обнаружены у представителя отряда *Chonetida* – *Chonetina artiensis* Krotow из отложений артинского яруса нижней перми Среднего Урала в виде очень мелких отверстий на поверхности раковины, собранных в ряды, образующие ветвистый рисунок, никак не ориентированный по отношению к частям раковины (Афанасьева, 1977). Наличие этих паразитов никак не отражалось на симметрии наружного и внутреннего строения раковины. Подобные следы микроскопических сверлящих водорослей были обнаружены также на раковинах двустворчатых моллюсков. По мнению С.В. Максимовой (1977) эти водоросли могли играть только роль биофактора в образовании органогенного детрита.

Многочисленные случаи обрастания наружной поверхности раковин брахиопод мшанками, серпулидами, мелкими брахиоподами и другими представителями эпифауны, соотношения с которыми скорее можно квалифицировать как комменсализм, также не вызывают заметного нарушения симметрии в строении брахиопод.

Что же касается роли врожденного дефекта развития в асимметрии брахиопод, то его механизм практически не рассмотрен на современном материале и не может быть охарактеризован на ископаемом материале.

Следовательно, в качестве относительно достоверной причины нарушения симметрии в строении брахиопод, среди указанных Эгером и Ригсом, может быть принята только теснота поселения, которая, несомненно, влияет на неравномерность развития, но сама по себе, скорее всего, является одним из результатов воздействия условий существования прикрепленного бентоса.

Представляется, что нарушение билатеральной симметрии в анатомии и морфологии брахиопод происходили под воздействием более общих, топических и трофических факторов, определяющих особенности строения представителей сидячего бентоса скученных рифовых сообществ, в которые входят брахиоподы.

О.Н. Зезина (1976 и др.) считает, что для успешного существования современных брахиопод необходимо достаточное количество органических частиц и кислорода в морской воде и ее умеренная турбулентность. Для большинства ископаемых брахиопод, по-видимому, оптимальными были такие же условия. Х. МакКэммон (McCammon, 1969), наблюдавшая процесс питания у семи видов современных замковых брахиопод в лабораторных условиях, пришла к выводу, что их основной пищей являются органические частицы, находящиеся в морской воде в растворенном или коллоидном состоянии, высокая концентрация которых необходима для нормальной жизни этих животных. При этом, отмечая сравнительно скромную роль среди морских фильтраторов современных брахиопод по сравнению с ископаемыми, она тоже полагает, что современные и древние представители класса могли процветать в одних и тех же условиях. Это предположение кажется приемлемым, так как возможные причины сокращения разнообразия ныне живущих брахиопод по сравнению с ископаемыми, в особенности с палеозойским, не связаны с изменениями адаптаций группы, а объясняются единым типом биологической организации артикулят, во все времена осуществлявшим сходный, ограниченный набор специфических адаптаций, что не позволило им скомпенсировать пермо-триасовое вымирание (Афанасьева, Невеская, 1994).

В современных морях наиболее благоприятные условия существования для сидячего бентоса создаются в районах коралловых рифов и прилегающих к ним участков шельфа благодаря тому, что в рифовых экосистемах процессы биогеохимического круговорота веществ происходят во много раз интенсивнее, чем в окружающих водах морского дна, а также благодаря их высокой продуктивности и оптимальному кислородному режиму (Сорокин, 1977, 1990). Отмечено, что рифы влияли на развитие биоразнообразия. Так, подсчитано, что около 40 % таксонов беспозвоночных фанерозоя появились именно в рифовых фациях (Заварзин, Рожнов, 2011). Сравнительный анализ современных и древних рифовых сооружений показал, что, несмотря на различия в морфологии рифовых построек и в составе организмов рифостроителей, в разные геологические эпохи на Земле могли существовать сходные типы рифовых обстановок (Преображенский, 1986). Брахиоподы входили в состав рифовых сообществ всего фанерозоя, начиная с раннего кембрия. Они являлись характерными фильтраторами палеозойских рифов, достигнув наибольшего расцвета в девоне (Corper, 1974) и были постоянно представлены

в дальнейшем среди обитателей позднепалеозойских и мезо-кайнозойских рифов. По-видимому, рифовые фации и седиментационно с ними связанные прилегающие части шельфа в целом могут рассматриваться в качестве наиболее благоприятной среды обитания для многих бентосных фильтраторов, в том числе для брахиопод.

Нарушение симметрии характерно для обитателей современных скученных сообществ коралловых рифов. В этих условиях изменения формы раковины и фильтрующего аппарата, подобные таковым у брахиопод, происходят и у двустворчатых моллюсков, например, у тридактн, у которых наблюдается сильное укорочение передней комиссуры и резкое изменение положения тела (Ager, 1965). У баянусов также отмечено изменение формы скелета (Зевина, 1972). При этом асимметрия может носить массовый и в какой-то мере «типовой» характер, как это отмечено у циклотирид. В одном и том же биотопе можно встретить много особей с одним и тем же нарушением нормального строения. Асимметричные формы могут даже местами преобладать по численности по сравнению с особями того же вида, имеющими ненарушенную симметрию. У обитателей рифовых фаций наряду с изменениями внешней формы асимметрия часто выражается в неравномерном развитии внутренних органов, находящихся в симметричных частях тела. Именно это явление и наблюдается у брахиопод в нарушении симметрии лофофора, который в норме состоит из двух одинаковых рук, расположенных по обе стороны от оси симметрии. Частичная редукция лофофора, по-видимому, объясняется тем, что более мощные фильтраторы рифовых сообществ создают токи воды, несущие биогены, которые используются менее мощными фильтраторами, в том числе брахиоподами. Направление такого тока воды может обуславливать преимущественное развитие определенной части лофофора. Какая из рук лофофора при этом гипертрофируется, а какая редуцируется, вероятно, зависит от положения данного индивидуума по отношению к направлению пищевого потока.

Таким образом, билатеральная симметрия в наружном и внутреннем строении, характерная в целом для брахиопод, в ряде случаев нарушается главным образом у обитателей современных и древних рифовых сооружений вследствие скученности поселения и неровности субстрата. Асимметрия может носить случайный единичный характер или относительно постоянный массовый характер. Нарушение в развитии лофофора или даже полная редукция одной из его сторон и гипертрофия другой, наблюдаемая у некоторых ринхонеллид, атрипид и теребратулид, по-видимому, связана с положением брахиопод относительно направлений пищевых потоков, создаваемых более мощными, чем брахиоподы, фильтраторами, населяющими рифы.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ, № 13-05-00459.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева Г.А.* 1981. Ревизия рода *Chonetina* (Brachiopoda) // Палеонтол. журн. № 1. С. 49–53.
- Афанасьева Г.А., Невеская Л.А.* 1994. Анализ причин различных последствий кризисных ситуаций на примере замковых брахиопод и бивальвий / Сб. Эко-системные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра. С. 101–108.
- Заварзин Г.А., Рожнов С.В.* 2011. Рифы в эволюции гео-биологических систем. Постановка проблемы. Рифогенные формации и рифы в эволюции биосферы / М.: ПИН РАН. С. 4–25.
- Зевина Г.Б.* 1972. Обрастания в морях СССР. М.: изд-во МГУ. 214 с.
- Зезина О.Н.* 1976. Экология и распространение современных брахиопод. М.: Наука. 138 с.
- Иванова Е.А.* 1949. Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины. М.: Изд-во АН СССР. 152 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 21).
- Иванова Е.А.* 1962. Экология и развитие брахиопод силура и девона Кузнецкого, Минусинского и Тувинского бассейнов. М.: Изд-во АН СССР. 152 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 88).
- Иванова Е.А.* 1971. Введение в изучение спириферид. М.: Наука. 105 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 126).
- Максимова С.В.* 1977. Роль биофактора в образовании детритусовых известняков / Среда и жизнь в геологическом прошлом. Палеобиоценозы и условия осадко-накопления. Новосибирск: Наука. С. 98–103.
- Пахневич А.В.* 2012. Изменчивость и популяционная экология. Изменчивость раковин и размерно-возрастной состав популяций высокоширотных брахиопод Северного полушария. LAP Lambert publ. 289 с.
- Преображенский Б.В.* 1986. Современные рифы. М.: Наука. 244 с.
- Сорокин Ю.И.* 1977. Сообщества коралловых рифов / Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. М.: Наука. С. 133–155.
- Сорокин Ю.И.* 1990. Экосистемы коралловых рифов. М.: Наука. 503 с.
- Ager D.V.* 1965. The adaptation of Mesozoic brachiopods to different environments // Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology. V. 1. № 2. P. 143–172.
- Ager D.V., Riggs E.A.* 1964. The internal anatomy, shell growth and asymmetry of a Devonian spiriferid // J. paleontol. V. 38. № 4. P. 749–760.
- Asgaard U.* 1968. Brachiopod paleoecology in Middle Danian limestones at Fakse, Denmark // Lethaia. V. 1. № 2. P. 103–121.
- Atkins D.* 1959. The growth stages of the lophophore of the brachiopods *Platidia Davidsoni* (Eudes Deslongchamps) and *P. anomioides* (Philippi) with notes of the feeding mechanism // J. mar. biol. ass. U.K. V. 38. P. 103–133.
- Atkins D.* 1960. A new species and genus of Brachiopoda from Western approaches, and the growth stages of the lophophore // J. mar. biol. ass. UK. V. 39. P. 71–89.

- Atkins D.* 1960. A note of *Dallina septigera* (Lovén), (Brachiopoda, Dallinidae) // J. mar. biol. ass. UK. V. 39. P. 91–99.
- Atkins D.* 1961. The growth stages and adult structure of the lophophore of the brachiopods *Megerelia truncate* (L.) and *M. echinata* (Fischer et Oehlert) // J. mar. biol. ass. UK. V. 41. P. 95–111.
- Biernat G.* 1957. On *Perigrinella multicarinata* (Lamarck) (Brachiopoda) // Acta palaeontol. pol. V. 2. № 1. P. 19–50.
- Biernat G.* 1961. *Dyorigma atrypophilia* n. gen., n. sp. – a parasitic organism of *Atrypa zonata* Schnur // Acta palaeontol. pol. V. 6. № 1. P. 17–28.
- Brookfield M.E.* 1973. The life and death of *Tornquirhynchia inconstans* (Brachiopoda, Upper Jurassic) in England // Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology. V. 13. P. 241–259.
- Cooper G.A.* 1957. Paleocology of Middle Devonian of eastern and central United States // Geol. soc. amer. mem. 67. P. 249–278.
- Cooper G.A.* 1959. Genera of Tertiary and Recent rhynchonelloid brachiopods // Smithsonian miscell. coll. V. 139. № 5. P. 1–90.
- Copper P.* 1967. Morphology and distribution of *Kerpina* Struve (Devonian Atrypida) // Paläont. z. Bd 41. № 1/2. S. 73–85.
- Copper P.* 1974. Structure and development of Early Paleozoic reefs / Proc. 2 coral reef symp. 1. Great barrier reef committee. Brisbane. P. 365–386.
- Copper P.* 1978. Devonian atrypoids from Western and Northern Canada. Western and Arctic Canadian biostratigraphy // Geol. ass. Canada. Spec. pap. №18. P. 289–331.
- Elliott G.F.* 1947. The development of a British Aptian brachiopod // Proc. geol. assoc. V. 58. P. 144–159.
- Elliott G.F.* 1948. Evolutionary significance of brachial development in terebratelloid brachiopods // Ann. mag. nat. hist. Ser. 12. № 5. P. 297–317.
- Fischer P., Oehlert D.P.* 1892. Mission scientifique du Cap Horn (1882–83). Brachiopodes // Bull. soc. hist. nat. autun. V. 5. P. 295.
- Lee D.E.* 1978. Aspects of ecology and paleocology of the brachiopod *Notosaria nigricans* (Sowerby) // Roy. soc. N. Z. V. 8. № 4. P. 395–417.
- Manceñido M.O., Owen E.F., Sun Dong-Li, Dagys A.S.* 2002. Superfamily Hemithyridoidea // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda. Revised. V. 4. Univ. Kansas press. P. 1327–1369.
- McCammon H.* 1969. The food of articulate brachiopods // J. paleontol. V. 43. № 4. P. 976–985.
- Michalik J.* 1976. Two representatives of Strophomenida (Brachiopoda) in the uppermost Triassic of the West Carpatians // Geol. zborn. Slov. akad. vied. V. 27. № 1. P. 79–96.

CASES OF BILATERAL SYMMETRY BREAKING IN BRACHIOPODS

G.A. Afanasyeva

The cases of variation from bilateral symmetry in several groups of articulate brachiopods from different geological ages including recent forms are observed. Asymmetry is usually found among the inhabitants of reef facies and mainly concerns the shape of shell, lophophore, brachidium and cardinalium. Typically, changes in internal and external structures occur simultaneously, rarely only the shape of shell or the inner shell structure is distorted. Symmetry breaking can be due to lack of space in the brachiopod settlements, with the shape of the attachment surface of the individuals and with the directions of feed streams in the environment.

Keywords: brachiopods, symmetry breaking, lophophore, brachidium, cardinalium, the shape of shell, reef facies.