

УДК 551.733.1:564.8

МИКРОСТРУКТУРА РАКОВИНЫ СТРОФОМЕНИД РОДА *Vilobia Cooper (Brachiopoda)* ИЗ ПОЗДНЕГО ОРДОВИКА БАЛТОСКАНДИИ

© 2019 г. А. А. Мадисон*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

*e-mail: Sunnyannmad@yahoo.com

Поступила в редакцию 24.11.2016 г.

Принята к печати 28.12.2017 г.

Изложены результаты изучения микроструктуры раковины двух видов рода *Vilobia Cooper*, *V. musca* (Örik, 1930) и *V. alichovae* Madison, 2017 (семейство *Leptestiidae* Örik, 1933) из позднего ордовика Прибалтики. Описаны различные типы микроструктур раковины этого вида (первичный слой, фибры, псевдопоры, экстропоры, а также единственные известные в отряде *Strophomenida* полые поры) и проведена оценка возможных диагенетических изменений микроструктурных элементов. Подтверждено заключение (Örik, 1933) о наличии у *V. musca* полых пор.

DOI: 10.1134/S0031031X19010069

Отряд *Strophomenida* относится к тем немногочисленным группам брахиопод, вторичный слой которых может быть представлен разными микроструктурными элементами: фибрами или ламинами. Несмотря на разнообразие вариантов строения стенки раковины строфоменид (фибры или ламины в сочетании с различными типами пористости), данных по микроструктуре раковины этого отряда крайне мало, и ее роль в систематике группы до сих пор не выяснена; общая характеристика микроструктуры раковины строфоменид отсутствует в систематике группы (Cocks, Rong, 1989, 2000; Congreve et al., 2015). В настоящей статье рассмотрена микроструктура двух видов рода *Vilobia Cooper*, 1956, *V. musca* (Örik, 1930) и *V. alichovae* Madison, 2017, из семейства *Leptestiidae* Örik, 1933 и надсемейства *Plectambonitoidea* Jones, 1928, характеризующегося фиброзной структурой раковины с псевдопорами. Микроструктура представителей рода *Vilobia* уже описывалась ранее. Автор вида *V. musca* А. Эрик указал, что средняя часть раковины содержит полые поры, оканчивающиеся ямочками на внутренней поверхности створок, а стенка раковины на перегибе от диска к шлейфу уже содержит типичные для строфоменид псевдопоры (Örik, 1933). Переизучение этого вида на сканирующем электронном микроскопе (см. ниже) подтвердило наличие полых пор. М. Бассетт и др. (Bassett et al., 2008) сфотографировали на СЭМ поврежденный передний край раковины брахиоподы, которую они определили как *V. musca*, и отметили, что микроструктура у нее фиброзная, как и у большинства плектамбонитид. Однако эта раковина едва ли может быть определена как *V. musca*

потому, что представители рода *Vilobia* имеют раковину с оттянутыми ушками и максимальной шириной на заднем крае, а изображенная раковина (Bassett et al., 2008, с. 16, рис. 2a–2c), наоборот, округлых очертаний с наибольшей шириной посередине. Н. Спельднес (Spjeldnaes, 1957, с. 75) упомянул, что ядра раковин *V. rosendahli* (Spjeldnaes, 1957) в средней и передней частях несут многочисленные ямочки, свидетельствующие о том, что микроструктура раковины была грубо псевдопористая.

Настоящая работа является первым подробным описанием микроструктуры строфоменид семейства *Leptestiidae* на примере двух видов рода *Vilobia*. Структура раковины исследовалась на нескольких образцах для каждого вида. Все экземпляры *V. alichovae* происходят из Ленинградской обл., д. Клясино (верхний ордовик, сандбийский ярус, хальялаский горизонт), и хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), колл. № 4921. Изученные экземпляры *V. musca* происходят из Эстонии, Таллин, местонахождение Сыйамяэ (идавверский подгоризонт хальялаского горизонта), и хранятся в Геологическом ин-те Таллинского технического ун-та (GIT).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Первичный слой. Для *Vilobia alichovae* наблюдалось два типа оформления наружной поверхности, которые могут быть интерпретированы как первичный слой. Поверхность макушки брюшной створки экз. ПИН, № 4921/732 местами несет тонкую корочку, которая, возможно, является остатками тонкого внешнего микрогранулярного

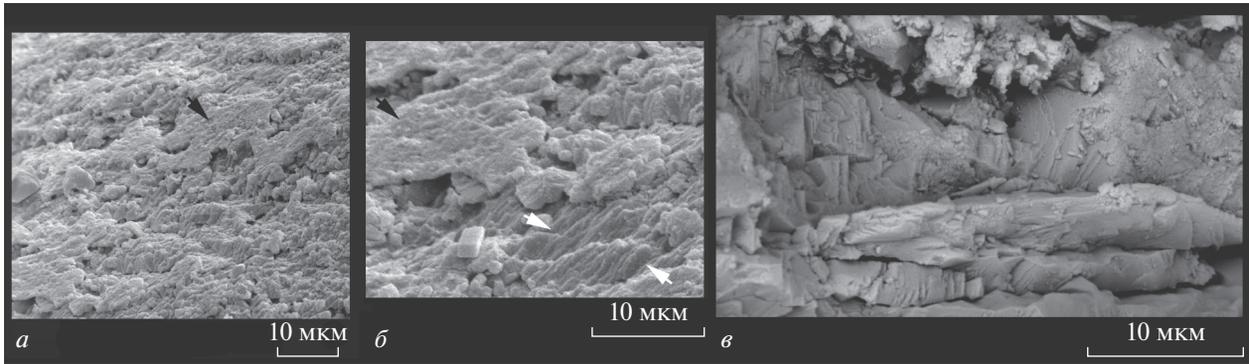


Рис. 1. *Vilobia alichovae* Madison, 2017: *a, б* – экз. ПИН, № 4921/732, возможный наружный корковидный подслои первичного слоя на поверхности макушки брюшной створки, *в* – экз. ПИН, № 4921/736, первичный слой из перпендикулярных поверхности пластиночек на сколе диска спинной створки; Ленинградская обл., д. Клясино; верхний ордовик, сандбийский ярус, хальялаский горизонт.

слоя, но это также может быть и микритовая корка, сформировавшаяся в процессе диагенеза (рис. 1, *a, б*, черная стрелка). Под корочкой видны ряды вертикально расположенных пластинчатых элементов (рис. 1, *б*, белые стрелки). На продольном сколе диска спинной створки экз. ПИН, № 4921/736 (рис. 1, *в*) хорошо виден поверхностный слой со слоистостью, перпендикулярной поверхности створки, и подстилающийся горизонтальными фибрами, хотя в данном случае первоначальная микроструктура явно сильно перекристаллизована. Фрагмент более вероятного пластинчатого слоя представлен в верхней части рис. 4, *д*, где каждая вертикальная пластинка имеет толщину около 1 мкм. Можно предположить, что первичный слой *V. alichovae* состоял из двух резко разграниченных подслоев: наружного микрогранулярного толщиной 0.7 мкм и внутреннего пластинчатого толщиной до 20 мкм. Первичный слой из перпендикулярных пластиночек у строфоменид отмечался К. Дьюингом у двух представителей надсемейства *Strophomenoidea*: *Leptaena depressa* (J. de C. Sowerby, 1824) (семейство *Rafinesquinidae*) и *Brachyprion (Eomegastrophia) philomela* (Billings, 1860) (семейство *Leptostrophiidae*) (Dewing, 2004, с. 283, фиг. 5.5, 5.6). Однако также вполне вероятно, что все наблюдавшиеся поверхностные образования сформировались в процессе диагенеза.

Фиброзный слой. Стенка раковины строфоменид почти целиком состоит из вторичного слоя; у *Vilobia* его толщина в середине створки составляет около 200 мкм. Вторичный слой хорошо сохранившихся экземпляров целиком сложен фибрами. Фибры *V. musca* обычно в задней части раковины в различной степени перекристаллизованы; наиболее хорошо сохранившиеся фибры в середине спинной створки имеют толщину 1–1.3 мкм и ширину 7–9 мкм и несут ясно выраженные киль и седло.

Хорошо сохранившиеся фибры в передней части раковины *V. alichovae* лезвиеобразные, шириной до 10 мкм и толщиной около 1 мкм (рис. 2, *a*). Сильно уплощенные фибры в передней части раковины обычно несут очень тонкие гребни; встречаются фибры с седлом на наружной стороне (рис. 2, *в*; 4, *ж*). Обычно преобладает плотная упаковка фибр, но местами фибры упакованы рыхло, с пустотами, что, возможно, соответствует оригинальной упаковке.

Фибры сложены в разнонаправленные слои, которые могут быть ориентированы под прямым углом друг к другу (рис. 4, *a*). В нескольких случаях удалось наблюдать, что самая наружная тонкая (около 15 мкм) прослойка состоит из фибр, перпендикулярных направлению роста створок, т.е., вытянутых от одного бокового края к другому, тогда как подстилающие фибры или гребни подстилающих диагенетических ламин направлены к переднему краю (рис. 2, *г–ж*). Ширина фибр в этом прослое 10–15 мкм, толщина – около 2 мкм; по-видимому, они были немного вторично увеличены в процессе диагенеза.

Поверхность ареи также выполнена слоем фибр, протягивающимся вдоль заднего края от дельтирия к ушкам. Обычно поверхность фибр гладкая, но несколько раз наблюдались фибры с неровной, как бы исчерченной поверхностью (рис. 2, *в*).

На некоторых продольных сколах видны стадии нарастания фибры в виде расположенных под острым углом к поверхности фибры тончайших пластиночек (рис. 2, *б*); примерная толщина одной пластиночки от 100 нм и меньше.

Вторичное утолщение внутренних скелетных элементов раковины наблюдалось спереди между приямочным гребнем и дном створки, где оно выполнено несколько модифицированными, похожими на призмы, фибрами (рис. 3, *a*). Фибры у дна створки вытянуты параллельно заднему краю и несут следы перекристаллизации. В месте вто-

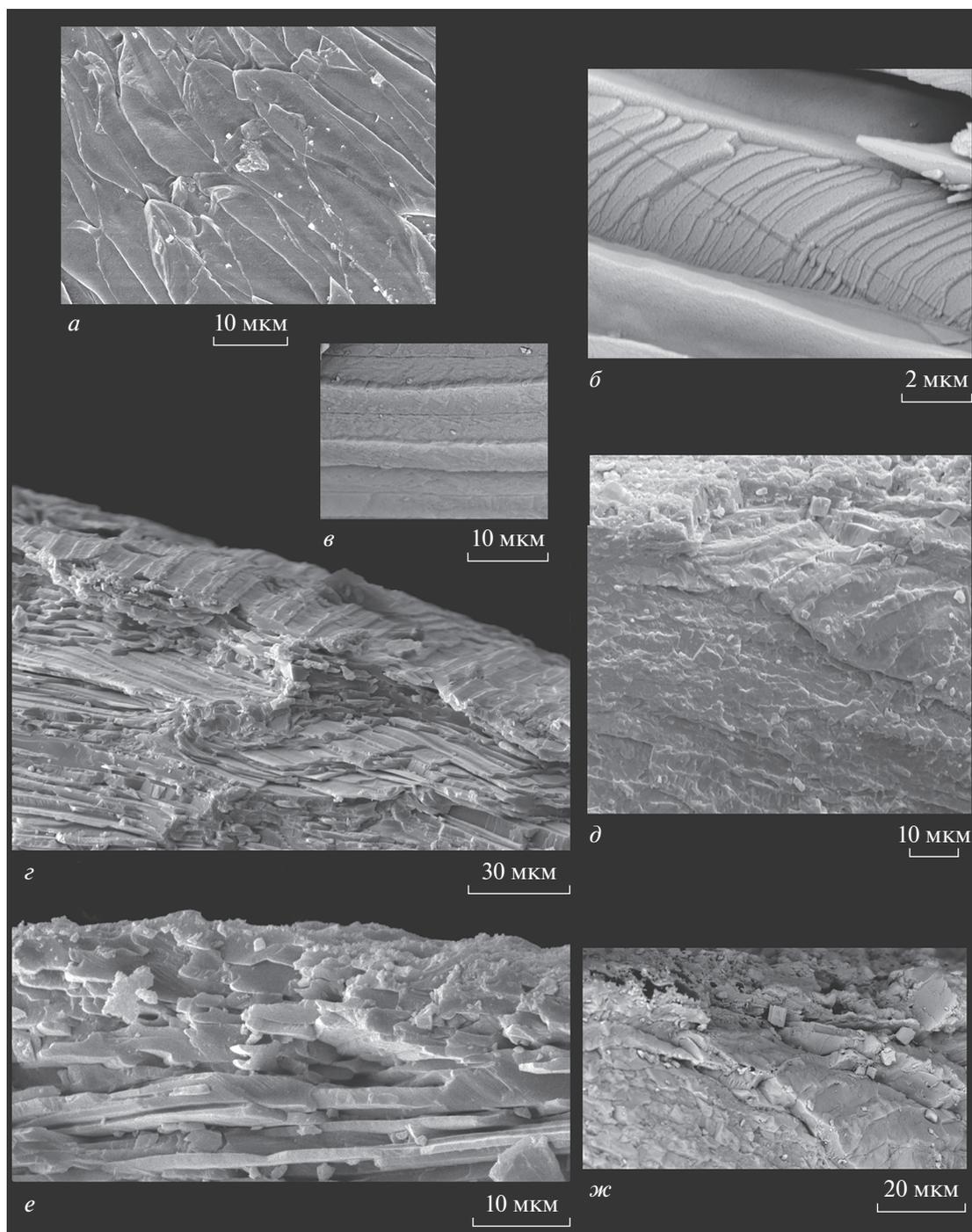


Рис. 2. *Bilobia alichovae* Madison, 2017, фиброзный слой: *a* – экз. ПИН, № 4921/735, тонкие, лезвиеподобные фибры передней части спинной створки; *б* – экз. ПИН, № 4921/736, продольный скол через фибру, показывающий слойки нарастания; *в* – экз. ПИН, № 4921/742, вид на наружную поверхность фибры с хорошо выраженным седлом в передней части брюшной створки; *г–ж* – приповерхностный слой поперечно растущих фибр, экз. ПИН, № 4921/736: *г, е* – на брюшной створке, *д, ж* – на спинной створке; Ленинградская обл., д. Клясино; верхний ордовик, сандбийский ярус, хальялаский горизонт.

ричного утолщения они начинают расти перпендикулярно дну створки по направлению к наклонному прямочному гребню, а около него резко меняют направление роста и подходят к гребню под прямым углом (рис. 3, б).

Псевдопоры. Развитие талеол в псевдопорах двух синхронно существовавших видов из одного региона резко различно. Талеолы гораздо лучше развиты у *B. alichovae*, все псевдопоры которого имеют талеолы толщиной около 8–14 мкм

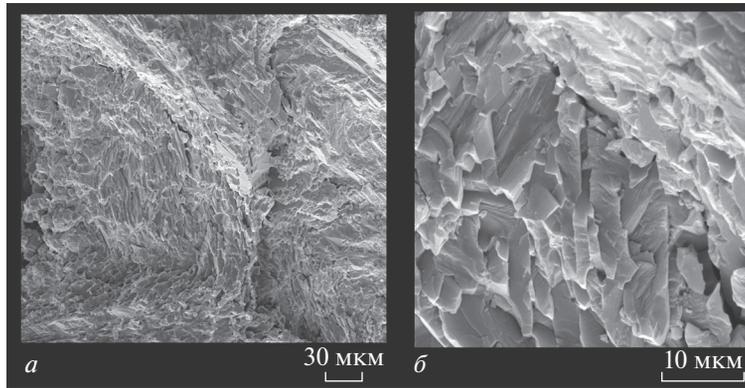


Рис. 3. *Bilobia alichovae* Madison, 2017, экз. ПИН, № 4921/736, вторичное утолщение (возможно, призматическое) между передней частью прямочного гребня и дном створки (см. рис. 8), продольный скол: *а* – общий вид, *б* – верхняя часть, граница между прямочным гребнем (справа) и вторичным утолщением (слева); Ленинградская обл., д. Клясино; верхний ордовик, сандбийский ярус, хальялаский горизонт.

(рис. 4, *г–з*), оканчивающиеся бугорками на внутренней поверхности. В задней части раковины псевдопоры немногочисленны, они появляются ближе к середине (в спинной створке – в районе развития лопастей бемы); талеолы развиты только в фиброзном слое и начинаются сразу от первичного слоя (рис. 4, *г, д*), иногда они создают видимость радиальных рядов (рис. 4, *б*), в спинной створке псевдопоры наиболее часто развиты у края платформы (рис. 4, *а, в*); на заднем крае талеолы развиты ближе к ушкам. В некоторых случаях талеолы могут быть очень тесно расположены и даже соприкасаться. Талеолы сложены диагенетическим блочным кальцитом (рис. 4, *ж, з*), их наружная поверхность неровная, иногда наблюдаются неровные границы между разными частями талеол (рис. 4, *з, д; 6, и*). Часто позади талеол можно наблюдать терминальные окончания фибр (рис. 4, *з, и*). Все наблюдавшиеся талеолы наклонены к переднему краю под углом 40° – 60° .

У *B. musca* псевдопор с хорошо развитыми талеолами мало, они появляются в передней части диска (рис. 6, *и*). У наблюдавшихся псевдопор диаметр около 7 мкм. Также ближе к передней части полые поры кажутся заполненными материалом, который можно интерпретировать как плохо развитые псевдопоры (рис. 6, *з*).

Полые поры. Эпик описал для *B. musca* полые поры, проходящие через всю стенку створки перпендикулярно ее поверхности и оканчивающиеся ямочками на внутренней стороне створки (рис. 5, *б–г*). Таких перпендикулярных пор на нашем материале обнаружено не было, однако действительно, средняя часть раковины содержит большое количество наклонных пор, которые остаются полыми (рис. 6, *б–г*). Поперечное сечение пор может быть округлым (20 мкм) или овальным (10×15 – 20 мкм); промежутки между порами составляют до 70 мкм. Около наружной поверхности створки, на немного отшелушенном участке

наблюдались ряды пологих углублений, образованных отогнутыми внутрь фибрами и похожих на ряды псевдопор у наружной поверхности *B. alichovae* (рис. 6, *ж*). Настоящих талеол в этих углублениях обнаружено не было, но они частично заполнены породой (рис. 6, *з*). По-видимому, полые поры не достигают наружной поверхности створки. На внутренней поверхности створки полые поры, очевидно, оканчиваются ямочками, хотя полного среза через пору с ямочкой получить не удалось (рис. 6, *а*). Все **ямочки на внутренней поверхности** кажутся мелкими, скорее всего из-за того, что заполнены вмещающей породой (рис. 5, *г, д*). Они окружены огибающими фибрами, вытянуты в переднезаднем направлении, расположены неясно выраженными радиальными рядами и покрывают всю внутреннюю поверхность диска, включая бему и замочный отросток (рис. 5, *а, б, е*). Средний размер ямочек 30×40 мкм, что соответствует косому сечению через наклонные полые поры. Расстояние между ямочками варьирует от 30 до 80 мкм. Такие ямочки полностью отсутствуют у *B. alichovae*. Около переднего края платформы радиальные ряды ямочек постепенно переходят в радиальные ряды бугорков, что, скорее всего, связано с появлением в полых порах талеол (рис. 5, *б, в*).

Экстропоры. У *B. alichovae* в фиброзном слое трех брюшных створок наблюдались экстропоры. Экстропоры образованы отогнутыми кзади и кнаружи фибрами или ламинами, талеолы в них отсутствуют. Экстропоры начинаются на разных уровнях стенки створки, иногда около дна (рис. 7, *в*), но, в основном, ближе к наружной поверхности створки или в ее середине (рис. 2, *г; 7, а, б*). Один раз наблюдалась экстропора, образованная отогнутой к поверхности раковины толстой диагенетической фиброй (ламинай?) (рис. 7, *г*).

Задняя часть бемы на продольном сечении двухслойная: ее нижняя часть образована мощ-

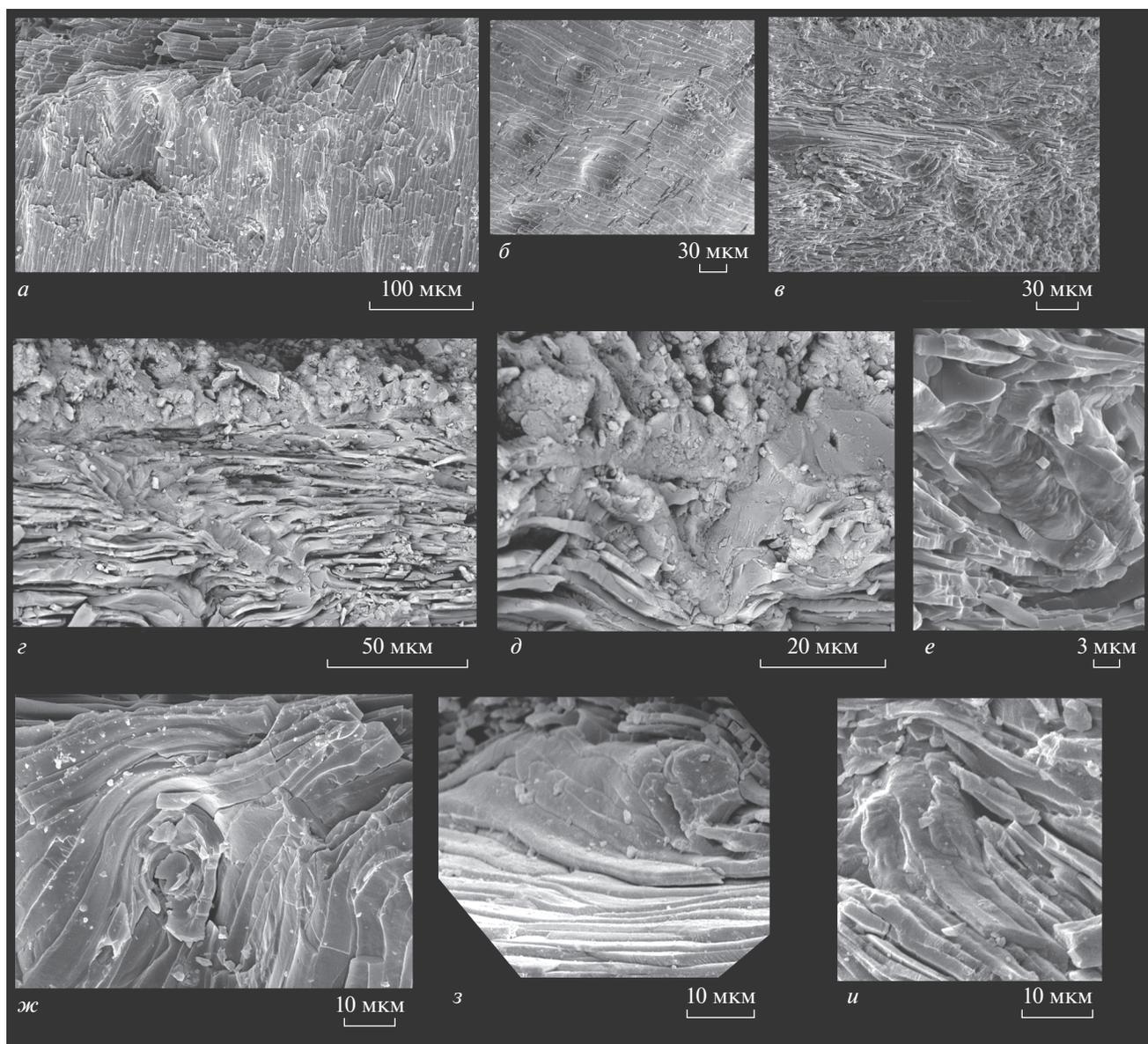


Рис. 4. *Vilobia alichovae* Madison, 2017, псевдопоры: *а, ж* – экз. ПИН, № 4921/740, скол через передний край спинной створки; *б* – экз. ПИН, № 4921/742, наружная часть передней части брюшной створки с частично удаленным раковинным веществом, талеол на этом уровне нет, *в–е* – спинная створка, экз. ПИН, № 4921/736: *в* – продольный скол через передний край диска, *г, д* – талеолы, растущие от наружной поверхности створки, *е* – талеола у переднего края диска; *з, и* – терминальные окончания фибр кзади от талеол: *з* – экз. ПИН, № 4921/741, *и* – экз. ПИН, № 4921/736; Ленинградская обл., д. Клясино; верхний ордовик, сандбийский ярус, хальялаский горизонт.

ными диагенетическими пластинами толщиной около 7 мкм, а верхняя – более мелкими элементами толщиной около 1.5 мкм. В слое, сложенном мелкими элементами, наблюдались экстропоры, направленные ко дну створки (рис. 7, *д*).

У *V. musca* также наблюдались экстропоры, сходные с экстропорами *V. alichovae* (рис. 6, *д*). Два раза внутри экстропоры наблюдался канал шириной 2 мкм (рис. 6, *е*). В одном случае сохранилась любопытная структура, которая может представлять собой фосфатизированное ориги-

нальное содержимое экстропоры, но также может быть и вторично развитым в растворенном участке створки образованием (рис. 6, *к–м*). Общая длина этой “экстропоры” составляет 135 мкм, из них на хорошо сохранившийся фиброзный участок приходится 60 мкм (рис. 6, *к*), остальная, возможно, фосфатизированная часть расположена на границе фиброзного и подрастворенного участка и является, скорее всего, продолжением настоящей экстропоры (рис. 6, *л*). Это гладкий, с редкими бугорками волосовидный ствол диамет-

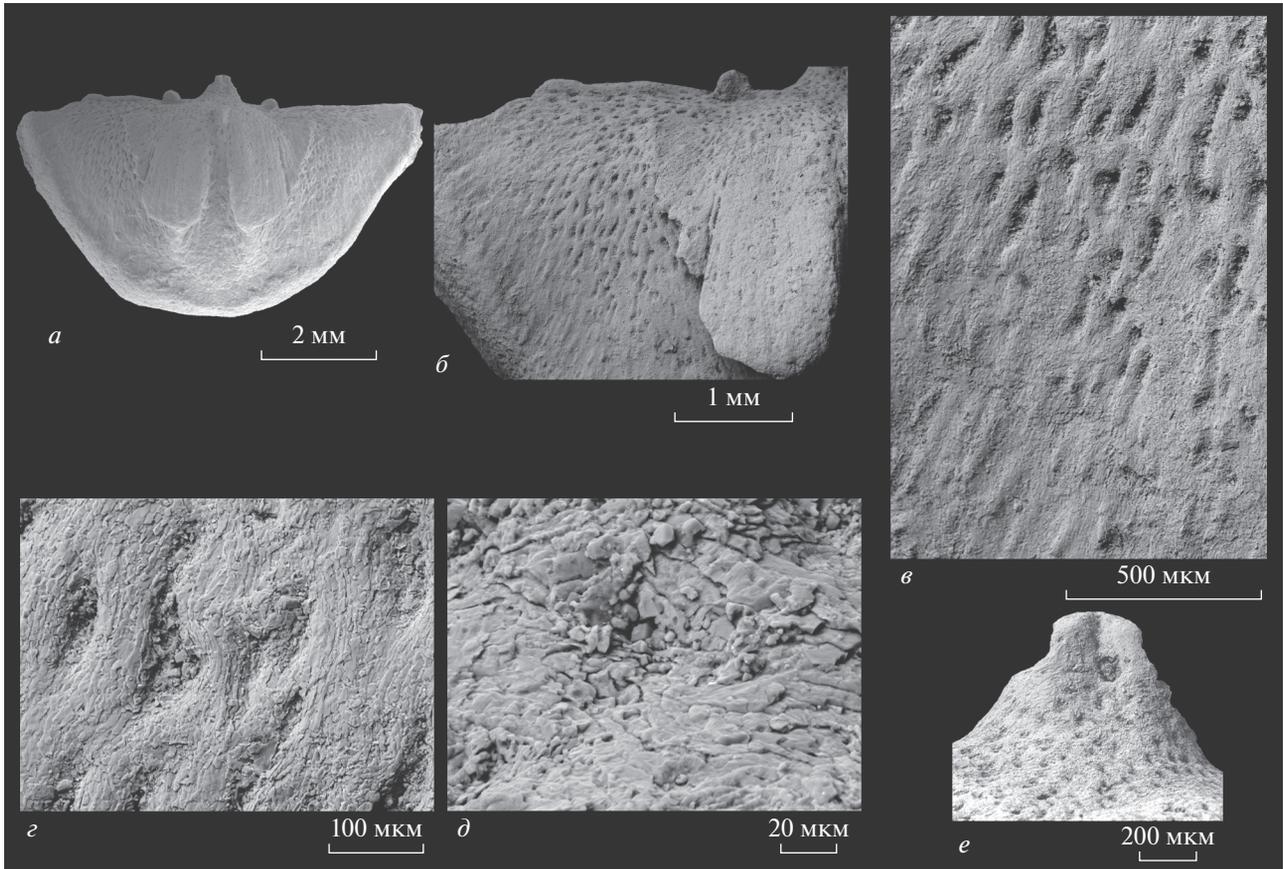


Рис. 5. *Vilobia musca* (Örik, 1930), экз. GIT, № 675-214, спинная створка изнутри: *a* – общий вид, *б, в* – ямки на внутренней поверхности створки, переходящие кпереди в удлиненные бугорки, *г, д* – ямки на дне створки, увеличено, *е* – замочный отросток с нижней частью, покрытой ямочками; Эстония, местонахождение Сыйямаяэ; верхний ордовик, хальялаский горизонт, идавверский подгоризонт.

ром 2 мкм и видимой длиной 35 мкм, оканчивающийся шарообразным расширением (длина и ширина 19 мкм), являющимся, по всей видимости, хорошо сохранившейся органической оболочкой (рис. 6, *м*). Расширение расположено на наружной границе вторичного слоя и при жизни, вероятно, было сферическим.

Диагенетический кальцит, “ламинарный слой”.

Раковины *V. alichovae* бывают часто перекристаллизованы, причем перекристаллизация в них происходит достаточно однотипно. Один продольный скол через *V. alichovae* оказался особенно удачным для изучения последовательности смены диагенетических изменений фибр на разных участках раковины. Скол прошел почти через середину раковины, около края дельтирия (рис. 8). Было обнаружено, что элементы внутреннего скелета раковины (зубы, приямочные гребни), приамочечное утолщение и места прикрепления задних дидукторов в брюшной створке и талеолы сложены диагенетическими блоками кальцита, кпереди переходящими в диагенетические ламины, а передняя часть раковины состоит из хорошо сохранившихся фибр. Подобный тип

перекристаллизации был обнаружен и на других образцах.

Диагенетические блоки кальцита представляют собой пачки тончайших (100–200 нм) пластинок, нарастающих дендровидно внутри одного блока и образующих монолитные при небольших увеличениях блоки (табл. IV, фиг. 1а–1в; см. вклейку). Сами пластинки обычно выглядят цельными, но на некоторых снимках их края несут перпендикулярную их поверхности штриховку (табл. IV, фиг. 1б). Боковые края блоков неровные, извилистые, от них отходят основания новых блоков (табл. IV, фиг. 1г, 1д). Зазоры между извилистыми краями отдельных блоков образуют каналцы до 7 мкм в поперечнике (обычно от 200 нм до 2 мкм). В случае более сильной (вторичной?) перекристаллизации края пластинок становятся резко угловатыми, зазоры между ними исчезают, и возникают двойниковые структуры (табл. IV, фиг. 1з). Видимая поверхность таких блоков может достигать 30–40 мкм в длину и 15–20 мкм в ширину при толщине 2–3 мкм. Гладкие поверхности более крупных блоков при больших увеличениях оказываются сложенными мелкими

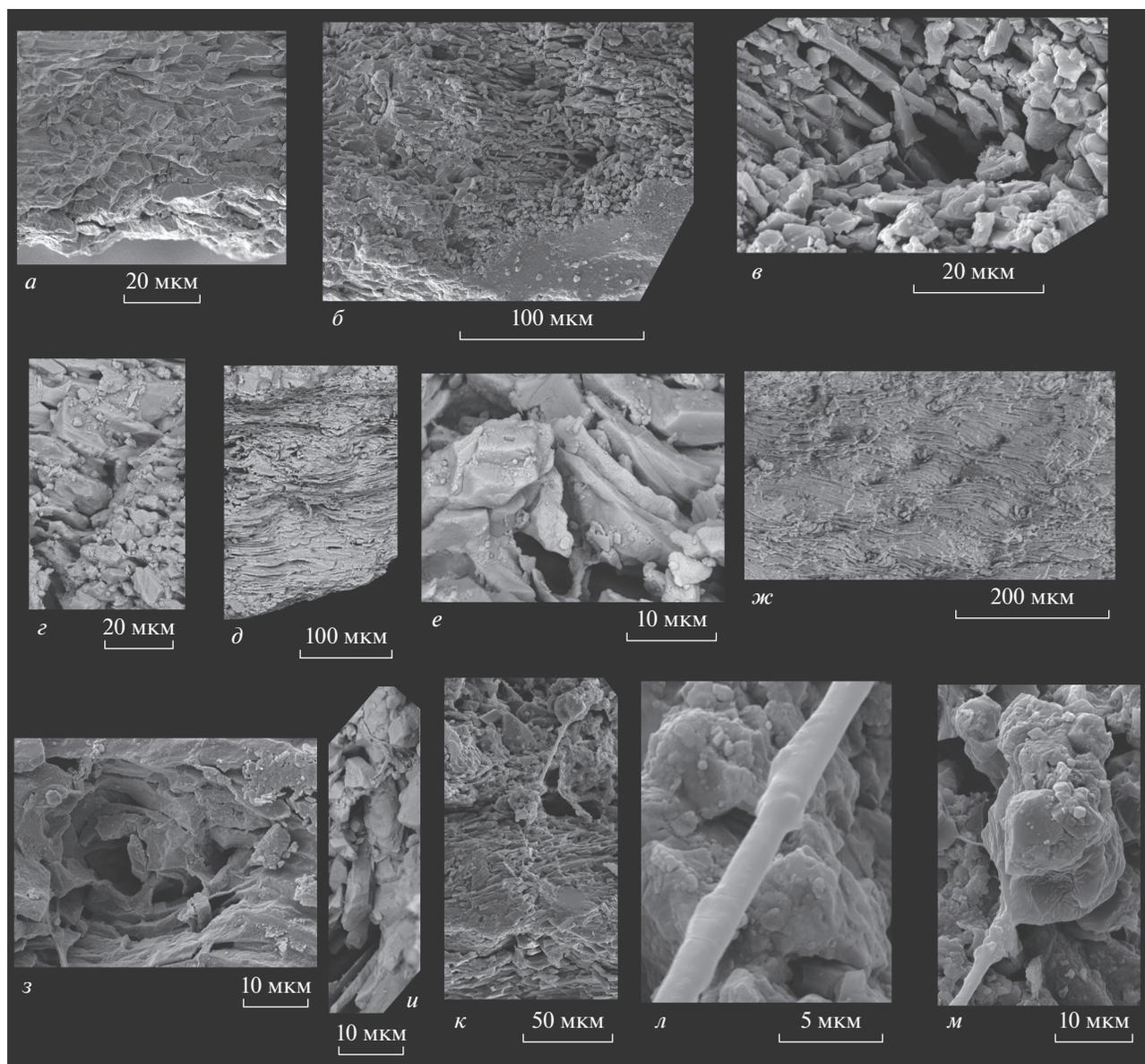


Рис. 6. *Bilobia musca* (Örik, 1930), продольные сколы через спинную створку: *a–в, д, ж–м* – экз. GIT, № 675-106: *a* – продольный скол через ямочку, *б* – отшелушенная поверхность створки у заднего края с полыми порами, *в* – пора, *д* – экстропора, *ж* – отшелушенная поверхность створки у переднего края с псевдопорами, *з* – псевдопора с плохо развитой талеолой, *и* – хорошо развитая талеола в передней части диска (вертикальный стержень в центре фотографии), *к–м* – возможное оригинальное фосфатизированное содержимое экстропоры (*к* – общий вид, тонкий стержень является продолжением экстропоры; *л* – стержень, увеличено; *м* – расширение стержня на поверхности раковины); *з, е* – экз. GIT, № 675-215: *з* – продольный скол через возможную полую пору, *е* – фрагмент экстропоры, возможный канал внутри экстропоры толщиной 1.5–2 мкм (узкая вертикальная расщелина в центре фотографии); Эстония, местонахождение Сыймяэ; верхний ордовик, хальяласский горизонт, идавереский подгоризонт.

блоками, расположенными в одной плоскости (табл. IV, фиг. 1а).

Ближе к переднему краю макушки блочный кальцит сменяется диагенетическими ламинами, такой переход хорошо виден на табл. IV, фиг. 1и, 1к и рис. 8, когда два тесно соприкасающихся и расположенных у самой поверхности блока резко переходят в слой примерно из шести ламин мощностью около 20 мкм. “Ламинарный” слой начинает

разрастаться, тогда как слои блочного кальцита постепенно уходят вглубь раковины и выклиниваются в конце отпечатков задних дидукторов; на этом же уровне ламини сменяются фибрами (табл. IV, фиг. 1л), и остальные части раковин сложены фибрами, обычно очень хорошо сохраняющимися ближе к переднему краю. “Ламинарный” слой *B. alichovae* имеет небольшое простиранье в длину, причем больше он развит в брюш-

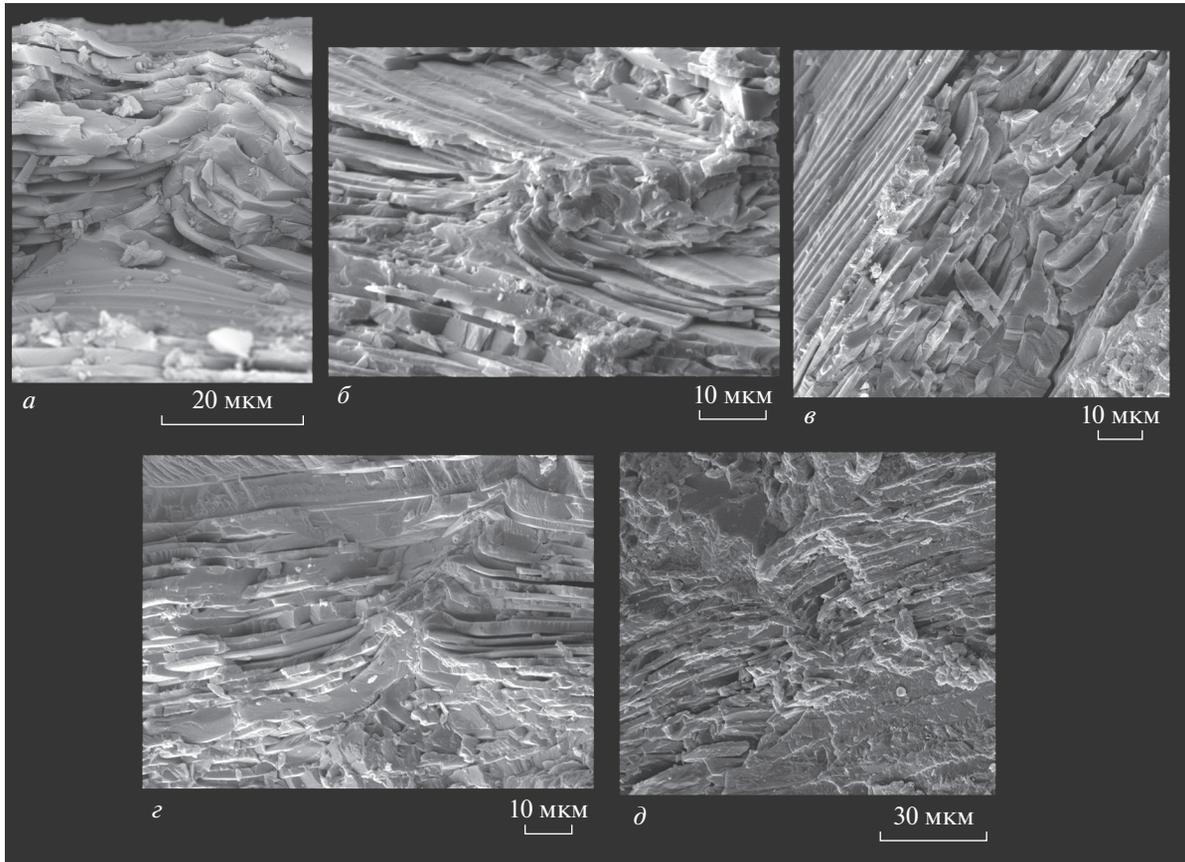


Рис. 7. *Vilobia alichovae* Madison, 2017, экз. ПИН, № 4921/736, экстропоры в задней части брюшной створки: а, б – экстропоры, начинающиеся ближе к наружной поверхности створки, в – экстропора, начинающаяся от дна створки, г – экстропора, образованная отогнутой кзади диагенетической ламиной (фибррой?), д – спинная створка, продольный скол через бему с экстропорой, дно спинной створки внизу фотографии; Ленинградская обл., д. Клясино; верхний ордовик, сандбийский ярус, хальялаский горизонт.

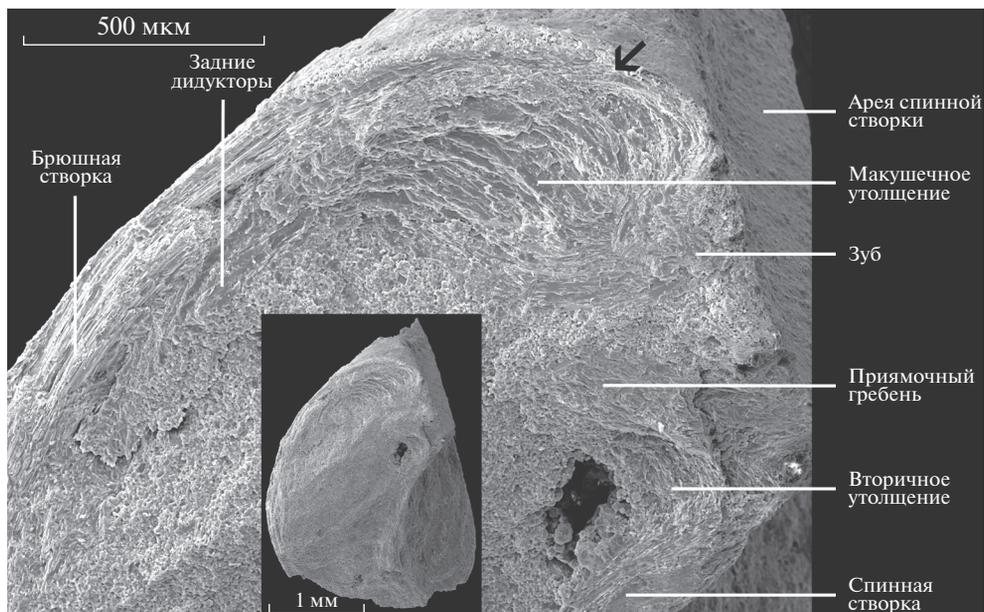


Рис. 8. *Vilobia alichovae* Madison, 2017, экз. ПИН, № 4921/736, продольный скол через створку; стрелочка отмечает место перехода диагенетического кальцита в ламинарный слой; Ленинградская обл., д. Клясино; верхний ордовик, сандбийский ярус, хальялаский горизонт.

ной створке, но и там приурочен к задней половине раковины. Диагенетические ламины толстые (3–6 мкм), грубые (табл. V, фиг. 1ж, 1к; см. вклейку), их наружная и внутренняя поверхности часто несут ряды параллельных гребней, вытянутых к переднему краю и соответствующих, очевидно, изначальным фибрам (табл. V, фиг. 1в, 1е, 2г). Канальцы в ламинах отсутствуют; разделение на отдельные рейки, соответствующие гребням на их поверхности, внутри ламины не прослеживается (табл. V, фиг. 1л, 2б, 2г). Плотные фибры в задней части могут нести 2–3 параллельных гребня, разделенных бороздками, что, возможно, связано с переходом ламин в отдельные фибры (табл. V, фиг. 1а). Диагенетические ламины имеют толщину 3–4 мкм и ширину от 5 до 30 мкм; количество отдельных гребней на ламине колеблется от 2 до 5–6. На некоторых продольных сколах видно, что ламины сложены из тончайших, параллельных друг другу пластинок, которые, однако, не соответствуют плоскостям нарастания изначальных фибр, а являются составной частью диагенетического кальцита. Пластинки, слагающие ламины, как и пластинки блочного кальцита, на сколах иногда показывают перпендикулярную их поверхности штриховку (табл. V, фиг. 1и). Кпереди ламины постепенно начинают переходить в фибры (табл. V, фиг. 1а, 2г). Изредка несколько диагенетических ламин сливаются по вертикали, образуя более мощные ламины толщиной 10–15 мкм (табл. V, фиг. 1в).

Мускульные поля у *V. alichovae* также несут следы диагенетических изменений. В задней части брюшной створки мускульные отпечатки сложены крупными блоками, подстилающимися прослоем плотных фибр, неправильно-овальных очертаний, с поперечным сечением примерно 4–5 в ширину и до 4 мкм в толщину (табл. V, фиг. 1б, 1г, 1д). Ближе к наружной поверхности при этом фибры имеют стандартные очертания и размеры. Граница передних дидукторов образована достаточно узкими фибрами, протягивающимися субпараллельно переднему краю раковины. Фибры имеют разнообразное поперечное сечение (от округлых до уплощенных, с “карманами” на боковой поверхности для краев соседних фибр), ширину от 2 до 10 мкм, хаотично упакованы и частично вертикально перекристаллизованы (рис. 9, а, б). Подстилающие фибры дна створки тесно упакованы (упаковка напоминает ламины) и имеют ширину около 5 мкм.

Прямочные гребни сложены столбчатыми упаковками пластинок, возможно, видоизмененными фибрами, рост прямочного гребня начинается практически сразу от ареи (рис. 9, в). Столбики пластинок имеют неправильное поперечное сечение и сильно варьируют по толщине; столбики в основании имеют сечение шириной до 10 мкм (рис. 9, д), столбики в верхушке гребня могут достигать 40 мкм в ширину (рис. 9, е). Надо

отметить, что самые верхние и широкие поверхности столбиков имеют, по-видимому, иное (дендровидное, как у диагенетического кальцита) строение и, возможно, образовались в результате слияния соседних столбиков; также в крупных столбиках наблюдались канальцы. Пластинки в соседних столбчатых упаковках параллельны и обращены плоской стороной к верхней части прямочного гребня; их толщина такая же, как и в фибрах – от 100 нм и меньше. Боковые стороны блоков пластинок могут выглядеть гладкими и цельными, или же несут штриховку, соответствующую боковым краям пластинок. Боковые грани самих пластинок иногда выглядят несущими вертикальную насечку.

Поперечное сечение немного диагенетически измененных фибр (в том числе и сильно уплощенных в передней части раковины) достаточно разнообразно. Можно выделить фибры с субпрямоугольным сечением (рис. 2, ж), форма седла на наружной стороне фибр может сильно отличаться (рис. 2, в и фибры с седлом на наружной стороне в верхнем правом углу рис. 4, ж); также часто встречаются слившиеся по вертикали пары фибр, края которых образуют выросты на боковых сторонах, в которые входят выросты соседних фибр (табл. V, фиг. 2а; рис. 2, е). Слившиеся по вертикали фибры наблюдались только в приповерхностном слое и в местах мускульных отпечатков, причем такие фибры формируют слои, протягивающиеся перпендикулярно переднезадней оси раковины.

ОБСУЖДЕНИЕ

Различные типы сохранности микроструктуры в раковине *V. alichovae* интересны, в том числе, и потому, что сама раковина этого вида очень маленькая, до 5 мм в длину, и тонкостворчатая, при этом в некоторых местах ее микроструктура явно очень хорошо сохранилась, тогда как в других претерпела очень сильные диагенетические изменения.

Интересной особенностью перекристаллизации фибр *Vilobia* является то, что фибры сливаются преимущественно по горизонтали, и при слиянии образуют диагенетические ламины; можно предположить, что такой тип перекристаллизации как-то связан с тенденцией к формированию ламинарной микроструктуры у строфоменат. Стадии диагенеза фибр замковых брахиопод были рассмотрены в нескольких работах (Samtleben et al., 2001; Garbelli et al., 2012), в которых показано, что сливающиеся в процессе диагенеза фибры образуют крупные изометричные кристаллиты, поперечное сечение которых совсем изометричное, либо вытянутое в ширину, но только за счет того, что изначально уплощенные фибры сливались с соседними как по горизонтали, так и по вертикали, но не образовывали гребенчатых

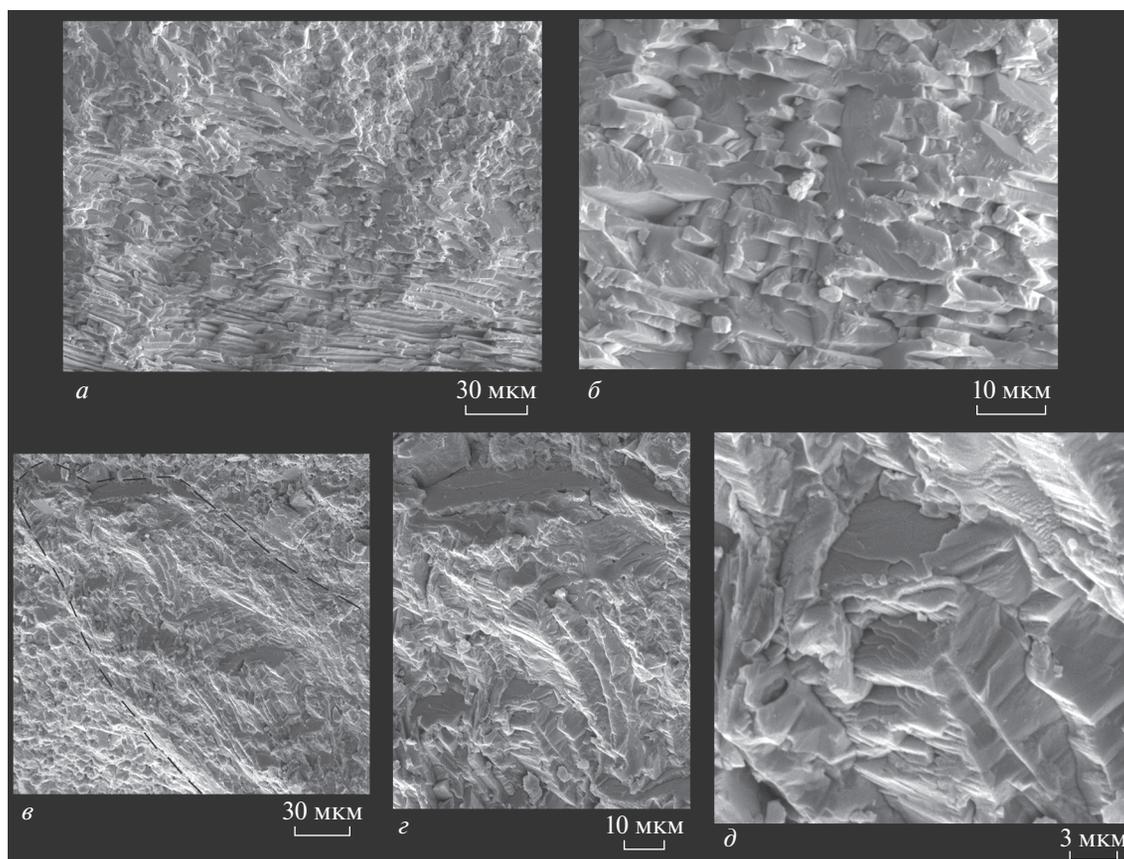


Рис. 9. *Bilobia alichovae* Madison, 2017, экз. ПИН, № 4921/736, различная степень перекристаллизации внутренних скелетных элементов: *a, б* – граница передних дидукторов, выполненная поперечно вытянутыми фибрами (*a* – общий вид, в нижней части дно створки из продольно вытянутых фибр, *б* – увеличенный участок, показывающий сливающиеся по вертикали в процессе диагенеза фибры); *в–д* – продольный скол через прямочный гребень: *в* – общий вид, *з* – верхняя часть, *д* – нижняя часть; Ленинградская обл., д. Клясино; верхний ордовик, сандбийский ярус, хальялаский горизонт.

пластинок. Такая картина у *B. alichovae* наблюдается редко и является, скорее, исключением (табл. V, фиг. 1б, 1з). Редкие грубые ламины в макушке, образованные слившимися по горизонтали и вертикали фибрами, имеют толщину около 6 мкм и, как и диагенетический кальцит, сложены из дендровидно расходящихся пластинок (табл. V, фиг. 1л).

При дальнейшей перекристаллизации ламинарного слоя образовывался диагенетический кальцит, состоящий из листовидных блоков. Таким образом, в пределах одной раковины *B. alichovae* можно наблюдать разные стадии перекристаллизации фибр: изометричные в поперечном сечении фибры, ламины и диагенетический кальцит (блоки или пачки пластинок).

Диагенетический кальцит развит преимущественно в макушечной части раковины и в сердцевине внутренних скелетных элементов, такой тип диагенеза известен и у других групп брахиопод; блоки пластинок неправильной формы уже описывались ранее. Д.А. Андреев (1991) описал

этот тип ткани по поперечным шлифам макушечных частей *Sowerbyella (S.) tenera* Rõdmusoks, 1959 и *S. (S.) liliifera* Öpik, 1930 и назвал призматическим (употребил также термин призмoids), отметив при этом неправильную форму призм. Он отмечал развитие островков “призматической ткани” среди фибр вторичного слоя, что также было встречено на нашем материале. Этот же тип описывал Дьюинг (Dewing, 2004) как зернистый (гранулярный, блочный) кальцит (большие кристаллы с неясными границами), из которого сложено мускульное поле, зубчики, прямочные гребни, псевдопоры и гранулярное кольцо вокруг форамена (на нашем материале сходным образом сформировано утолщение по краям дельтирия) у некоторых из исследованных им строфоменид. Сложно сказать, насколько внешняя форма диагенетических блоков и их внутреннее строение отражают первоначальную структуру, но можно предположить, что первоначальная структура этих участков раковины не являлась фиброзной в строгом понимании этого термина.

О. Уильямс и Ч. Брантон (Williams, Brunton, 1993) описали микроструктуру талеол *Leptagonia caledonica* Brand и *Rafinesquina alternate* (Hall) как состоящую из пронизанных канальцами блоков наклонных ламин (“tilted blocks of laminae”, с. 952). Приведенные ими изображения поперечных сколов мощных талеол (Williams, Brunton, 1993, табл. 3, фиг. 4 и табл. 4, фиг. 2) полностью соответствуют блочному диагенетическому кальциту у *Bilobia*, канальцы же, очевидно, являются зазорами между отдельными блоками, а не остатками сети канальцев, пронизывавших талеолу при жизни, как это предположили авторы статьи. Аналогичную микроструктуру имеют и псевдопоры пермских хонетид (Афанасьева, 1988); также отмечалось сходство кальцита, слагающего талеолы и мускульные отпечатки ортотетид (Мананков, 1979). Исследованные нами талеолы *B. alichovae* также сложены диагенетическим кальцитом. По сравнению с талеолами других плектамбонитидей, талеолы у *Bilobia* достаточно тонкие (что, очевидно, объясняется мелкими размерами раковины у *B. musca* и *B. alichovae*).

Наиболее интересной особенностью микроструктуры раковины у рода *Bilobia* является, без сомнения, наличие полых пор у *B. musca*. Такие поры не известны у других представителей класса *Strophomenata*. Полые поры расположены плохо выраженными рядами и сильно наклонены относительно поверхности створок. Полые поры оканчиваются ямочками на внутренней поверхности створки и, по-видимому, в передней части диска переходят в псевдопоры с талеолами, оканчивающимися бугорками на внутренней поверхности створки (рис. 5, в). Очевидно, полые поры и псевдопоры с талеолами имеют одинаковый генезис. Особенно важно в этой связи то, что талеолы состоят из диагенетического кальцита, тогда как окружающие талеолу фибры не несут следов перекристаллизации и хорошо сохранили первоначальную форму. У обоих видов псевдопоры с талеолами приурочены к передней части створки и окружены фибрами, отогнутыми вовнутрь; при этом фибры, окружающие полые поры *B. musca*, скорее, просто огибает пору, не меняя направления роста. Если наличие полых пор, вероятно всего, связано с наличием выростов мантии и, например, с дыхательной функцией, то смена их псевдопорами с талеолами, возможно, свидетельствует о смене функционального назначения этих образований; возможно, в передней части диска и на шлейфе они служили для укрепления створки. Ранее Спельднес (Spjeldnaes, 1957) предполагал, что часть псевдопор могут быть эндпорами, на основании прокрашивания псевдопор с талеолами красителями наряду с вмещающей породой. Однако у брахиопод с нормальной эндпористостью поры развиты только в стенке раковины, тогда как у *B. musca* ямочки покрывают большую часть внутренних скелетных элементов спинной

створки, например, весь замочный отросток, кроме миофора (рис. 5, е).

Раковина обоих изученных видов *Bilobia* характеризуется содержанием большого количества очень тонких экстропор. На нашем материале на наружной поверхности раковины не удалось обнаружить каких-либо структур, связанных с экстропорами. Аналогичные мелкие экстропоры были описаны для *Eopledodonta transversalis* (Dalman) из лландовери Голланда как мелкие канальцы диаметром 3 мкм, окруженные отгибающимися снаружи фибрами (Brunton, 1972, табл. 3, фиг. 2, 3). Эти мелкие экстропоры сильно отличаются от экстропор, характеризующих семейство *Schuchertellidae* Williams, 1953 (отряд *Orthotetida*). У ортотетид экстропоры впервые появляются в среднем девоне, имеют гораздо большие размеры, могут иметь мощные талеолы или же могут быть образованы только отгибающимися ламинами; располагаются радиальными рядами в межреберных промежутках и образуют ямчатый рельеф на внутренней поверхности створки (Мананков, 1979; Williams et al., 2000). Эти ямочки, однако, не следует сопоставлять с ямочками на внутренней поверхности *B. musca*, так как у последней экстропоры значительно меньше, а полые поры связаны, скорее, с псевдопорами, о чем было сказано выше. *Schuchertellopsis* (*S.*) *durbutensis* из верхнего девона Бельгии (Long, Brunton, 2005) также содержит псевдопоры, помимо редких крупных экстропор; род *Schuchertellopsis* считается наиболее ранним представителем семейства *Schuchertellidae* (Long, Brunton, 2005). Также экстропоры описаны для ортотетид *Serratocrista scaldensis* (нижний карбон Бельгии) из семейства *Pulsiidae*, у которых экстропоры полые, крупные, перпендикулярны поверхности створки и открываются на наружной поверхности раковины рядами радиальных отверстий на гребнях ребер (Mottequin, Simon, 2017). Можно предположить, что экстропоры строфоменид и ортотетид имеют разный генезис и отличались по своим функциям.

Таким образом, род *Bilobia* характеризуется следующим типом микроструктуры раковины: фиброзная с порами, псевдопорами и экстропорами; в процессе диагенеза фибры имеют тенденцию к слиянию по горизонтали с образованием диагенетических ламин.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев Д.А. Новые данные о микроструктуре раковины псевдопористых брахиопод // Докл. АН СССР. 1991. Т. 317. № 6. С. 1475–1476.
- Афанасьева Г.А. Брахиоподы отряда *Chonetida*. М.: Наука, 1988. 123 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 228).
- Мананков И.Н. О псевдопорах строфоменид // Палеонтол. журн. 1979. № 3. С. 72–78.

- Bassett M.G., Popov L.E., Egerquist E.* Early ontogeny of some Ordovician–Silurian strophomenate brachiopods: significance for interpreting evolutionary relationships within early Rhynchonelliformea // *Fossils and Strata*. 2008. V. 54. P. 13–20.
- Brunton C.H.C.* The shell structure of chonetacean brachiopods and their ancestors // *Bull. Brit. Museum (Natur. Hist.) Geol.* 1972. V. 21. № 1. P. 1–26.
- Cocks L.R.M., Rong Jia-yu.* Classification and review of the brachiopod superfamily Plectambonitacea // *Bull. Brit. Museum (Natur. Hist.) Geol.* 1989. V. 45. P. 77–163.
- Cocks L.R.M., Rong Jia-yu.* Strophomenida // *Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt H. Brachiopoda*. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 2000. P. 216–349.
- Congreve C.R., Krug A.Z., Patzkowsky M.E.* Phylogenetic revision of the Strophomenida, a diverse and ecologically important Palaeozoic brachiopod order // *Palaeontology*. 2015. V. 58. Pt 4. P. 743–758.
- Dewing K.* Shell structure and its bearing on the phylogeny of Late Ordovician–Early Silurian strophomenoid brachiopods from Anticosti Island, Québec // *J. Paleontol.* 2004. V. 78. № 2. P. 275–286.
- Garbelli C., Angiolini L., Jadoul F., Brand U.* Micromorphology and differential preservation of Upper Permian brachiopod low-Mg calcite // *Chemical Geol.* 2012. V. 298–299. P. 1–10.
- Long S.L., Brunton C.H.C.* The problematic cemented Devonian brachiopod *Schuchertellopsis durbutusensis* Mailleux, 1939 // *Geobios*. 2005. V. 38. P. 107–112.
- Mottequin B., Simon E.* New insights on Tournaisian–Viséan (Carboniferous, Mississippian) athyridide, orthotetide, rhynchonellide, and strophomenide brachiopods from southern Belgium // *Palaeontol. Electron.* 2017. 20.2.28A. P. 1–45.
- Õpik A.A.* Über Plectamboniten // *Universitatis Tartuens (Dorpatensis) Acta et Commentationes (ser. A)*. 1933. V. 24. № 7. P. 1–79.
- Samtleben C., Munnecke A., Bickert T., Pätzold J.* Shell succession, assemblage and species dependent effects on the C/O-isotopic composition of brachiopods – examples from the Silurian of Gotland // *Chemical Geol.* 2001. V. 175. P. 61–107.
- Spjeldnaes N.* The middle Ordovician of the Oslo region, Norway 8. Brachiopoda of the suborder Strophomenoidea // *Norsk Geol. Tidsskr.* 1957. V. 37. P. 1–214.
- Williams A., Brunton C.H.C.* Role of shell structure in the classification of the orthotetid brachiopods // *Palaeontology*. 1993. V. 36. № 4. P. 931–966.
- Williams A., Brunton C.H.C., Wright A.D.* Orthotetida // *Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt H. Brachiopoda, V. 3: Rhynchonelliformea (part)*. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 2000. P. 644–689.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1. *Bilobia alichovae* Madison, 2017, экз. ПИН, № 4921/736, продольный скол через створку: 1а–1з – блоки диагенетического кальцита в макушечном утолщении брюшной створки: 1а – общий вид; 1б – на кажущейся гладкой поверхности блока прослеживаются боковые стороны пластиночек с поперечной штриховкой; 1в – отдельный блок с дендровидным нарастанием пластиночек; 1г, 1д – блоки диагенетического кальцита с дендровидным нарастанием; 1е – скол через боковую сторону блока, показывающий слагающие его пластинки; 1ж, 1з – вторичная перекристаллизация блоков диагенетического кальцита; 1и, 1к – первое появление диагенетических ламин в макушке брюшной створки, место снимка отмечено стрелочкой на рис. 8; 1л – ламинарный слой и диагенетический кальцит в примакушечной части брюшной створки, светлые диагенетические ламини слагают стенку раковины, темные места прикрепления задних дидукторов (отмечены стрелочкой) сложены диагенетическим кальцитом. Ленинградская обл., д. Клясино; верхний ордовик, сандбийский ярус, хальялаский горизонт.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1, 2. *Bilobia alichovae* Madison, 2017: 1 – экз. ПИН, № 4921/738, диагенетические фибры и ламини в макушке брюшной створки: 1а – вид на наружную часть фибры с тремя продольными гребнями, возможный переход ламин в фибры; 1б, 1г, 1д – массивные, перекристаллизованные фибры, подстилающие мускульные отпечатки; 1в – слившиеся в процессе перекристаллизации фибры; 1е, 1ж, 1к – диагенетические ламини; 1з – диагенетический кальцит в фиброзном слое; 1и – продольный скол через ламину, показывающий слагающие ее пластиночки с поперечной штриховкой на боковых сторонах; 1л – поперечный скол через перекристаллизованную ламину; 2 – экз. ПИН, № 4921/736: 2а – частично перекристаллизованные и сливающиеся по вертикали фибры в задней части брюшной створки; 2б – поперечный скол через диагенетические ламини, показывающий их ультраструктуру; 2в – фибры в задней части брюшной створки, упакованные в ламиноподобные слои; 2г – “ламинарный” слой в примакушечной части брюшной створки. Ленинградская обл., д. Клясино; верхний ордовик, сандбийский ярус, хальялаский горизонт.

Shell Microstructure of *Bilobia* Cooper (Strophomenida, Brachiopoda) from the Ordovician of Baltoscandia

A. A. Madison

The shell microstructure of two species of *Bilobia*, *B. musca* (Õpik, 1930) and *B. alichovae* Madison, 2017 (family Leptestiidae Õpik, 1933) from the Late Ordovician of Baltoscandia is described including possible primary layer, fibers, pseudopunctae, extropunctae, and the only known for strophomenates hollow punctae. Possible diagenetic changes of different elements in different parts of the shell are appreciated. The assumption of A. Õpik (1933) on the presence of hollow punctae in *Bilobia* is confirmed.

Keywords: Ordovician, Strophomenida, shell microstructure

Таблица IV

