

УДК 564.81.551.762.3

ОСОБЕННОСТИ МИКРОСТРУКТУРЫ РАКОВИНЫ SEPTALIPHORIA EXCITATA (SMIRNOVA) (RHYNCHONELLIDA, СЕМЕЙСТВО CYCLOTHYRIDIDAE) ИЗ БЕРРИАСА РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

© 2021 г. Т. Н. Смирнова^{а, *}, Е. А. Жегалло^{б, **}

^аМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

^бПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

*e-mail: tatianasmirnova76@bk.ru

**e-mail: ezheg@paleo.ru

Поступила в редакцию 10.12.2019 г.

После доработки 19.12.2019 г.

Принята к публикации 26.12.2019 г.

На поверхности первичного слоя раковины *Septaliphoria excitata* (Smirnova, 1978) имеются ромбовидные отпечатки везикулярных клеток периостракума. Весь первичный слой пронизан микропорами. Пучки фибр вторичного слоя расположены под разными углами, вплоть до прямого угла по отношению к соседним пучкам.

Ключевые слова: берриас, Русская платформа, ринхонеллиды, верхний слой, микропоры, фибры

DOI: 10.31857/S0031031X21020148

Материал для изучения был предоставлен П.А. Герасимовым, многие годы изучавшим мезозойские отложения Русской платформы. Все экземпляры были найдены в Рязанской области, в берриасских отложениях, рязанском горизонте, в породах, соответствующих зоне *Rjasanites rjasanensis*.

В Рязанской области рязанский горизонт представлен глауконитовым песчаником, нередко обохренным, фосфатизированным, с галькой фосфоритов из подстилающих юрских и, реже, карбоновых пород. Мощность рязанского горизонта до 2 м. Здесь найдены *Rjasanites rjasanensis* (Nik.), *R. subrjasanensis* (Nik.), *Tollia* (*Subcraspedites*) *bidevexa* (Bog.), *Lima costata* Geras., *Perisphinctes solovaticus* Bog., *Trigonia scapha* Ag., *Ostrea limaceformis* Geras. (Герасимов, 1955; Герасимов и др., 1995).

Вид *Septaliphoria excitata* (Smirnova, 1978) впервые описан Т.Н. Смирновой (1978) под родовым названием *Praecyclothyris* Makridin, 1955. После ревизии, проведенной рядом авторов и опубликованной в издании “Третис ...” (Treatise ..., 2002, с. 1334), родовое название *Praecyclothyris* было признано синонимом рода *Septaliphoria* Leidhold, 1921. Род *Septaliphoria*, широко распространенный в отложениях от средней юры до раннего мела, относится к семейству *Cyclothyrididae* Makridin, 1955, надсемейству *Hemithyrididoidea* Rzhon-

snitskaia, 1956. Описываемый вид представлен 20 экземплярами удовлетворительной сохранности, найденными на Русской платформе в одном местонахождении в Рязанской обл., Спасский р-н, близ с. Чевкино. В процессе работы изучалась микроструктура у 12 экз., для иллюстрации использовались 8 экз. с лучшей сохранностью раковины.

Поверхность первичного слоя раковины брюшной створки *S. excitata* тонкоструйчатая, неровная, различаются слабо выраженные бугорки (рис. 1, а). При большем увеличении на тонкоструйчатой поверхности брюшной створки можно различить слабо выраженные в рельефе ячейки (рис. 1, б). На хорошо сохранившихся участках брюшной створки виден сплошной покров, состоящий из параллельных рядов глубоких ячеек; ячейки имеют четкую ромбовидную форму, они расположены в шахматном порядке (табл. I, фиг. 1; см. вклейку). Ячейки являются отпечатками везикулярных клеток периостракума. Сторона ромбовидной ячейки имеет длину до 3 мкм, толщина стенок ячейки около 0.3–0.4 мкм (табл. I, фиг. 2).

Первичный слой состоит из слегка перекристаллизованных игольчатых кристаллов, расположенных перпендикулярно поверхности створки. На спинной створке структура первичного слоя гранулированная, гранулы размерами от 2 до

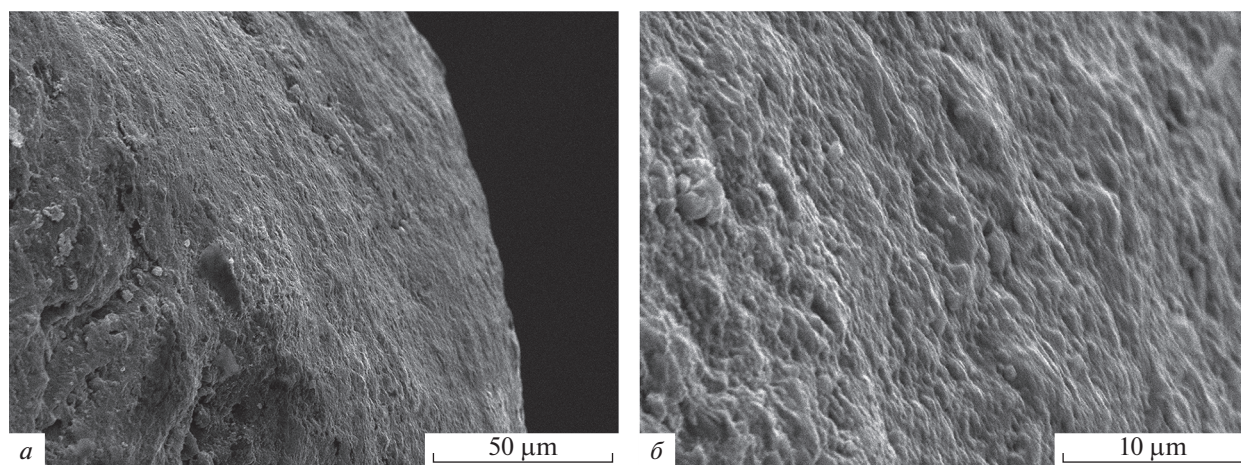


Рис. 1. *Septaliphoria excitata* (Smirnova, 1978), экз. ПИН, №5609/55, брюшная створка: *a* – тонкоструйчатая поверхность первичного слоя; шкала 50 мкм; *б* – с большим увеличением тонкоструйчатая поверхность первичного слоя с мелкобугорчатым рельефом; шкала 10 мкм; Рязанская обл., Спасский р-н, с. Чевкино; берриас, рязанский горизонт.

8 мкм, слой пронизан беспорядочно расположенными микропорами размером до 2 мкм (табл. I, фиг. 3). На поперечном срезе всего первичного слоя спинной створки видны микропоры и тонкие параллельные каналцы, идущие от них; каналцы ориентированы перпендикулярно к поверхности створки, их диаметр не превышает 2 мкм, стенки каналцев также пронизаны микропорами. Толщина первичного слоя спинной створки около 20 мкм (табл. I, фиг. 4).

Верхняя часть вторичного слоя брюшной створки состоит из нескольких пластин, параллельных поверхности створки, боковые стороны пластин вогнутые, толщина этой части вторичного слоя около 15 мкм (табл. I, фиг. 5).

Фиброзный слой является основным составляющим раковинного вещества всех ринхонеллид. Особенностью строения фиброзного слоя у *S. excitata* является изменение направления соседних пучков фибр, как под небольшим углом (табл. I, фиг. 6), так и под углом вплоть до 90°, что наблюдалось в межреберном пространстве, где три пучка фибр направлены взаимно перпендикулярно (табл. I, фиг. 7).

В пределах одного пучка отдельные фибры могут быть изогнуты в разной степени, они имеют различную форму. В близком к поверхности створки пучке фибр можно видеть фибры с субквадратным сечением, с длиной стороны до 12 мкм. Фибры, примыкающие к ним плотную, имеют квадратное сечение с длиной стороны 10 мкм, а также плоские фибры шириной сечения 15 мкм, толщиной сечения 3–4 мкм (табл. I, фиг. 8).

Размеры и форма фибр изменяются в зависимости от места нахождения на раковине. На поверхности складок фибры уплощенные, широ-

кие, до 17 мкм шириной, имеют округленно-ромбическое поперечное сечение (табл. II, фиг. 1; см. вклейку). Несколько глубже фибры имеют вид более узких балочек шириной 12–13 мкм (табл. II, фиг. 2). Между складками фибры ориентированы вертикально к поверхности узкой боковой стороной, имеющей ширину 5–6 мкм (табл. II, фиг. 3). В более глубоких местах фиброзного слоя различаются фибры с трапециевидным сечением, имеющие широкую срединную ложбинку; длина одной стороны трапеции равна 6–7 мкм, другой стороны 4–5 мкм (табл. II, фиг. 4). Рядом фибры такой же формы, но более плоские, имеющие длину поперечного сечения 6–7 мкм и немного меньшую ширину поперечного сечения (табл. II, фиг. 5).

На одном экземпляре обнаружен участок раковины с молодыми фибрами. Он находится в примакушечной части спинной створки, где отсутствует большая часть фиброзного слоя (табл. II, фиг. 6, 7). Фибры имеют характерный ланцетовидный облик, соседние фибры слегка перекрывают друг друга, образуя подобие черепитчатого покрытия, при этом фибры располагаются в шахматном порядке. Сходная картина с характерной формой новых фибр описана О. Вильямсом (Williams, 1968b) на примере современной *Notosaria nigricans* (Sowerby, 1846). Средняя ширина одной фибры составляет 12–13 мкм. На соседних участках раковины на спинной створке сохранилась граница с уже сформировавшимися фибрами (табл. II, фиг. 8).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Известны публикации, посвященные наличию различных по форме отпечатков везикулярных клеток периостракума на поверхности пер-

вичного слоя у хитиново-фосфатных раковин (Williams, 1968a, b, 2003). В статье об ультраструктуре протегулюма некоторых акротретидных брахиопод приводится схема формирования отпечатков везикулярных клеток периостракума на первичном слое у этой группы брахиопод; отмечается, что такая же схема характерна для современных теребрателлид (Biernat, Williams, 1970). Характер отпечатков везикулярных клеток периостракума у акротретид описан также О. Вильямсом и Л. Холмером (Williams, Holmer 1992). Дифференциация периостракума у лингулид, краниид и дисцинид описана Вильямсом и С. Маккей (Williams, Mackay, 1979). Более подробно для дисцинид эта проблема освещена в работе Вильямса и др. (Williams et al., 1998). Известны отдельные краткие описания характера отпечатков везикулярных клеток у известковых замковых брахиопод. Сложный характер образования отпечатков везикулярных клеток современных теребратулид указан Вильямсом и Маккей (Williams, Mackay, 1978). Отпечатки везикулярных клеток на поверхности первичного слоя наблюдались у современной ринхонеллиды *Frieleia* sp., однако в процессе приготовления препаратов в результате дегидратации и полимеризации отпечатки приобрели неправильную эллипсоидную форму (Williams, 2003, с. 83, табл. 4, фиг. 9).

Интерес представляет сравнение микроstructures раковины у изученного вида с двумя видами семейства Rhynchonellidae d'Orbigny, 1847 из Бореального бассейна, также на территории Русской платформы, — с *Rhynchonella loxiae* Fischer, 1809 из верхневолжских отложений Подмоскovie (Смирнова, Жегалло, 2017, 2018a) и *Kabanoviella oblitterata* (Lahusen, 1874) из верхнеготеривских отложений г. Ульяновска (Смирнова, Жегалло, 2018б). От *Rh. loxiae* вид *Septaliphoria excitata* отличается отсутствием тонких, тесно расположенных, дихотомирующих ребер, находящихся в первичном слое и верхней части фиброзного слоя, также отсутствием четкого рисунка ромбовидных ячеек в верхней части первичного слоя. В строении фиброзного слоя отличия заключаются в наличии большего угла между пучками фибр и преобладании сильноизогнутых фибр, меняющих свое направление и форму в пределах одного пучка. От *Kabanoviella oblitterata* отличается отсутствием прослоев призматического кальцита в толще фиброзного слоя и несколько большим углом между пучками фибр.

Изучение микроstructures раковины у трех видов ринхонеллид с Русской платформы позволило выявить их существенные отличия от раннемеловых ринхонеллид Средиземноморья: наличие хорошо сохранившегося первичного слоя с отпечатками, оставленными везикулярными клетками периостракума, наличие микропор, пронизывающих весь первичный слой; их отличают также в

несколько раз меньшие размеры фибр, в большинстве случаев большие углы между пучками фибр и в различной степени изогнутые фибры в пределах одного пучка.

Коллекция хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), № 5609. Авторы искренне благодарны Г.Т. Ушатинской (ПИН) за ценные консультации в процессе выполнения работы.

Работа выполнена по Программе Президиума РАН № 17 “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов” (подпрограмма I “Развитие жизненных и биосферных процессов”), поддержана грантом РФФИ 19-04-00324, и Министерством высшего образования и науки РФ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Герасимов П.А. Руководящие ископаемые мезозоя центральных областей Европейской части СССР. Часть 1. М.: Госгеолтехиздат, 1955. 374 с.
- Герасимов П.А., Митта В.В., Кочанова М.Д. Ископаемые волжского яруса Центральной России. М.: ВНИГНИ, 1995. 114 с.
- Смирнова Т.Н. Новые ринхонеллиды из берриаса и готерива Русской платформы // Палеонтол. журн. 1978. № 2. С. 51–61.
- Смирнова Т.Н., Жегалло Е.А. Первые сведения о микроstructures раковины бореальных ринхонеллид поздней юры на примере *Rhynchonella loxiae* Fischer de Waldheim, 1809 // Палеострат—2017. Годичн. собр. (научн. конф.) секции палеонтол. МОИП и Московского отд. Палеонтол. об-ва. М., 2017. С. 62–63.
- Смирнова Т.Н., Жегалло Е.А. Микроstructures раковины брахиопод *Rhynchonella loxiae* Fischer из верхневолжских отложений Московской области // Палеонтол. журн. 2018а. № 3. С. 43–48.
- Смирнова Т.Н., Жегалло Е.А. Микроstructures раковины *Kabanoviella oblitterata* (Lahusen) (Brachiopoda, Rhynchonellidae) из верхнеготеривских отложений Ульяновской области // Палеонтол. журн. 2018б. № 4. С. 43–47.
- Biernat G., Williams A. Ultrastructure of the protegulum of the some acrotretide brachiopods // Palaeontology. 1970. V. 13. Pt 3. P. 491–502.
- Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda. V. 4. Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 2002. 1334 p.
- Williams A. Evolution of the shell structure of articulate brachiopods // Spec. Pap. in Palaeontol. 1968a. № 2. P. 1–55.
- Williams A. A history of skeletal secretion among articulate brachiopods // Lethaia. 1968b. V. 1. P. 268–287.
- Williams A. Microscopic imprints on the juvenile shells of Palaeozoic linguliform brachiopods // Palaeontology. 2003. V. 46. Pt 1. P. 67–92.
- Williams A., Cusack M., Buckman J. Shell structure of Palaeozoic discinoids // Phil. Trans. Roy. Soc. 1998. V. 353. P. 2005–2038.
- Williams A., Holmer L. Ornamentation and shell structure of acrotretid brachiopods // Palaeontology. 1992. V. 35. Pt 3. P. 657–692.

Williams A., Mackay S. Secretion and ultrastructure of the periostracum of some terebratulide brachiopods // *Proc. Roy. Soc. London. B.* 1978. V. 202. P. 191–209.

Williams A., Mackay S. Differentiation of the brachiopod periostracum // *Palaeontology.* 1979. V. 22. Pt 3. P. 721–736.

Объяснение к таблице I

Фиг. 1–8. *Septaliphoria excitata* (Smirnova, 1978): 1, 2, 4 – экз. ПИН, №5609/53, брюшная створка: 1, 2 – ромбовидные ячейки на поверхности первичного слоя брюшной створки, шкала 5 мкм; 4 – поперечный скол первичного слоя на брюшной створке, видны микропоры и каналы микропор, ориентированные перпендикулярно к поверхности створки, шкала 20 мкм; 3, 8 – экз. ПИН, №5609/56, спинная створка: 3 – гранулированный первичный слой, состоящий из асимметричных гранул размерами 2–8 мкм; микропоры размерами до 2 мкм, шкала 20 мкм; 8 – фибры балочковидные с субквадратным сечением и в том же пучке уплощенные фибры с узко ромбовидным сечением, шкала 50 мкм; 5, 7 – экз. ПИН, №5609/55, брюшная створка: 5 – верхняя часть вторичного слоя, состоящая из нескольких пластин, параллельных поверхности створки, шкала 20 мкм; 7 – три пучка фибр, направленных взаимно перпендикулярно; шкала 100 мкм; 6 – экз. ПИН, №5609/51, различно изогнутые фибры в соседних пучках, шкала 50 мкм; Рязанская обл., Спасский р-н, с. Чевкино; берриас, рязанский горизонт.

Объяснение к таблице II

Фиг. 1–8. *Septaliphoria excitata* (Smirnova, 1978): 1–3 – экз. ПИН, №5609/51: 1 – фибры близ поверхности складок уплощенные, шириной до 17 мкм, с округло-ромбическим сечением, шкала 20 мкм; 2 – фибры недалеко от поверхности имеют вид балочек шириной 12–13 мкм, шкала 50 мкм; 3 – фибры между складками ориентированы узкой боковой стороной перпендикулярно к поверхности створки, шкала 50 мкм; 4, 5 – экз. ПИН, №5609/55, брюшная створка, фибры внутри фиброзного слоя имеют трапециевидное поперечное сечение: 4 – компактное трапециевидное поперечное сечение через фибры, шкала 10 мкм; 5 – в том же пучке узко трапециевидное сечение через фибры, шкала 20 мкм; 6–8 – экз. ПИН, №5609/56, спинная створка: 6, 7 – молодые фибры близ макушечной части, шкала 20 мкм; 8 – граница молодых и сформировавшихся фибр, шкала 20 мкм; Рязанская обл., Спасский р-н, с. Чевкино; берриас, рязанский горизонт.

The Peculiarity of the Shell Microstructure of the *Septaliphoria excitata* (Smirnova) (Rhynchonellida, Family Cyclothyrididae) from the Berriasian of the Russian Platform

T. N. Smirnova, E. A. Zhegallo

The surface of the shell premier layer of *Septaliphoria excitata* (Smirnova, 1978) has rhomboidal imprints of vesicular cells of periostracum. The premier layer is penetrated by micropores entirely. The second layer consists of bundles of fibers disposed at the different angle, up to right angle.

Keywords: Berriasian, Russian Platform, rhynchonellids, premier layer, micropores, fibers

