УДК 564.81.551.762.3

МИКРОСТРУКТУРА РАКОВИНЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА LINGULIPORA GIRTY ИЗ ФРАНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ (ВЕРХНИЙ ДЕВОН) ЮЖНОГО ТИМАНА

© 2020 г. Т. Н. Смирнова^{*a*, *}, Е. А. Жегалло^{*b*, **}

^а Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия ^bПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия *e-mail: smirnovatatiana 76@bk.ru **e-mail: ezheg@paleo.ru Поступила в редакцию 25.03.2019 г. После доработки 25.11.2019 г. Принята к публикации 25.11.2019 г.

Описана микроструктура раковинного вещества в районе протегулюма, брефической и взрослой раковин Lingulipora gradata Batrukova, 1955 из верхнедевонских отложений, франского яруса Южного Тимана. Изучено строение внутренней полости брюшной створки. Обнаружен различный характер пористости у двух видов рода Lingulipora.

Ключевые слова: Lingulacea, Lingulipora, микроструктура раковины, протегулюм, брефическая раковина, поры, верхний девон, Тиман

DOI: 10.31857/S0031031X20050141

Материал для данной работы предоставлен старшим научным сотрудником каф. палеонтологии Московского государственного ун-та им. М.В. Ломоносова Л.И. Кононовой. Брахиоподы были выделены из породы при стандартной химической обработке 10% уксусной кислотой карбонатных пород верхнего девона скважины 2 Коми на глубине 174.05 м (обр. 5) с целью получения комплексов конодонтов. Структурная скважина 2 Коми пробурена на восточном Крыле Ухтинской антиклинальной складки Южного Тимана в 24 км юго-восточнее г. Ухта. вблизи слияния рек Лыайоль и Седью. Изучение керна скважины проводилось сотрудниками ВНИГНИ Фортунатовой Н.К., Зайцевой Е.Л. и др. (2014) и Зайцевой Е.Л., Кононовой Л.И. и др. (2015). В обр. № 5 (глуб. 174.05 м) вместе с конолонтами были найлены беззамковые брахиоподы. Комплекс конодонтов из обр. № 5 скважины 2 Коми представлен: Palmatolepis semichatovae Ovn., Pa. timanensis Kl., Kuzm. et Ovn., Pa. plana Ziegl. et Sandb., Pa. orbicularis Ovn. et Kuzm., Pa. ljaschenkoae Ovn., Polygnathus lodinensis Pölsl., Belodella sp., Ancyrodella sp. (определения Л.И. Кононовой). Данная ассоциация конодонтов характерна для местной конодонтовой зоны Palmatolepis elegantula-P. semichatovae. Эта зона сопоставляется с зоной Early rhenana стандартной шкалы (Ovnatanova, Kononova, 2008). Данной зоне соответствуют первая и вторая пачки Лыайольской свиты Южного Тимана и мендымский горизонт Волго-Уральского региона Восточно-Европейской платформы и Южного

Урала. Изученная коллекция брахиопод хранится в музее Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН, колл. № 5645.

Род Lingulipora Girty, 1848 был впервые описан из верхнедевонских отложений штата Виргиния, США. Краткое описание рода приведено В.Ю. Горянским (1960) в "Основах палеонтологии". Наружное строение спинной створки типового вида L. williamsana (Girty) с указанием отчетливой пористости указано Л. Холмером и Л. Поповым (Holmer, Popov, 2000, с. 79). Два новых вида рода Lingulipora Girty, 1848, L. gradata и L. exасtа, выделены Л.С. Батруковой (1955) из отложений мендымского горизонта франского яруса Южного Тимана; для них приведено подробное описание наружного строения. Батрукова отметила частую встречаемость представителей рода Lingulipora в девонских отложениях Волго-Уральской нефтегазоносной провинции. Вид L. bavlensis выделен М.Ф. Микрюковым (1955) из отложений среднего девона, живетского яруса, ардатовских слоев Западной Башкирии.

А. Балински (Balinski, 1997) подробно описал строение участка протегулюма и брефической раковины у Lingulipora sp. из верхнедевонских отложений Южной Польши. На поверхности протегулюма были обнаружены ребра, свидетельствующие о наличии маргинальных щетинок на этой стадии. Балински проанализировал изменение размеров протегулюма и брефической раковины в течение геологической истории лингулят.



Рис. 1. Lingulipora gradata Batrukova, 1955, спинная створка: a -экз. ПИН, № 5645/11-1, почти целая створка, в макушечной части створки виден лимб и протегулюм; шкала 500 мкм; $\delta -$ экз. ПИН, № 5645/11-20, отчетливые протегулюм и брефическая раковина; шкала 200 мкм; e -экз. ПИН, № 5645/11-10, расслоение первичного слоя на пластины (обозначены цифрами 1 и 2), внизу фрагмент вторичного слоя; шкала 20 мкм; e -экз. ПИН, № 5645/11-14, первичный слой тонко гранулированный, на поперечном срезе видны тонкие канальцы микропор, посередине фрагмент вторичного слоя; шкала 2 мкм; $\partial -$ экз. ПИН, № 5645/11-7, вторичный слой, немного более рыхлый, чем первичный слой, тонкопористый, тонко гранулированный, местами скопления из 2–3 гранул; шкала 2 мкм; e - экз. ПИН, № 5645/11-9, вторичный слой рыхлый в нижней части, гранулированный, гранулы группируются по 4–5, образуя "розетки"; шкала 2 мкм.

В настоящей работе использовалась коллекция хитиново-фосфатных брахиопод из отложений мендымского горизонта франского яруса на Южном Тимане. В коллекции имеются две створки L. gradata Batrukova, 1955: одна спинная створка, сохранившаяся с наружной стороны, и одна брюшная створка с элементами внутреннего строения. Спинная створка овально-вытянутая, широкая, с прямым задним краем, имеет длину

пает за пределы створки (рис. 1, *a*). Бока раковина
ны уплощенные, середина раковины умеренно
выпуклая. Четко выделяются районы протегулюма и брефической раковины (рис. 1, *б*). Протегулюма и брефической раковины (рис. 1, *б*). Протегулюма полушаровидной формы, имеет гладкую поверхность, его диаметр 100 мкм. Брефическая раковина правильной округлой формы диаметром
500 мкм. Плотный первичный слой покрывает всю

около 1.6 мм и ширину 1.2 мм. Макушка не высту-

спинную створку. На протегулюме и на брефической раковине видно расслоение первичного слоя на пластины, незначительно отличающиеся по плотности (рис. 1, в) (цифры 1 и 2 это пластины), что, по-видимому, связано с диагенетическими изменениями раковинного вешества. Первичный слой толщиной до 0.8 мкм плотный, тонкопористый, тонко гранулированный, размер гранул 0.15-0.2 мкм; на поперечном срезе первичного слоя можно видеть поровые канальцы (рис. 1, г). Непосредственно под первичным слоем залегает вторичный слой, имеющий толщину около 1 мкм, немного более рыхлый, чем первичный слой (рис. 1, ∂). Местами видны скопления, состояшие из 2–3 гранул. Гранулы имеют размеры до 0.2 мкм, размеры микропор до 0.1 мкм. Нижняя часть вторичного слоя более рыхлая по сравнению с верхней частью, состоит из гранул правильной округлой формы диаметром 0.1–0.2 мкм. Гранулы местами группируются по четыре-пять, образуя "розетки" вокруг микропор (рис. 1, е). Микропоры многочисленные, имеют диаметр 0.1-0.15 мкм. Микропоры были описаны у современной Lingula anatina Lamarck в работе О. Вильямса и др. (Williams et al., 1994); авторы указали тонкие поровые канальцы диаметром 0.18-0.75 мкм и длиной до 16 мкм между первичным и вторичным слоями.

У L. gradata гладкая поверхность псевдоареи спинной створки, представленная первичным слоем, сохраняется на расстоянии 100 мкм от макушки (рис. 2, а). В боковом направлении появляется рельеф, состоящий из концентрических полос разной ширины, обозначающих стадии роста раковины. Минимальная ширина полос наблюдается близ брефической раковины, где она составляет около 2 мкм. В боковом направлении ширина полос увеличивается в среднем до 3-4 мкм (рис. 2, б). Характерно многократное раздвоение рельефных полос на любом расстоянии от макушки (рис. 2, в). Многие полосы могут незначительно перекрывать соседние полосы или наклонены к соседним полосам. Между полосами часто различается узкое полое пространство. Тонкие полосы могут группироваться по 8–10, образуя более широкие концентрические структуры (рис. 2, г). Края взрослой раковины усеяны шаровидными образованиями диаметром 3.5—4 мкм, образование которых, возможно, связано с посмертной фосфатизацией органики на поверхности створки. Каждый шарик состоит из нескольких гранул (рис. 2, *д*), гранулы имеют размер до 1.5 мкм.

Внутреннее строение брюшной створки L. gradata изучалось на экземпляре с частично обломанными передним и боковыми краями, что не позволяет точно измерить длину и ширину створки; приблизительная ширина створки равна 1 мм. Лучше сохранился задний край и середина створки (рис. 2, e). Ножной желобок не выступает за пределы створки, имеет длину около 400 мкм. ширину в примакушечной части 100 мкм, в передней части его ширина составляет 60 мкм. Псевдоарея брюшной створки четкая, имеет длину 400 мкм, толщину 25 мкм, с рельефной поверхностью в виде дихотомирующих полос, их число не превышает 14. Внутренняя поверхность брюшной створки плотная, тонко гранулированная, сильно разрушенная. В примакушечной части видна верхняя часть протегулюма раковины (табл. VI, фиг. 1). В задней части брюшной створки находится форамен, он имеет округлые очертания в залней половине и удлиненный контур в передней половине. В месте выхода ножки наружу, где желобок расширяется, на вертикальной стенке видны несколько параллельных пластин толщиной 2-3 мкм - поперечные срезы слоистого прослоя вторичного слоя. В разрушенных участках внутреннего слоя просматривается более рыхлый, грубо гранулированный прослой, величина гранул 1–2 мкм (табл. VI, фиг. 2). На дне желобка находится очень тонко гранулированный слой с микрослоистостью. Гранулы в основном округлые, имеют размеры 0.2 мкм. Толщина микрослоев 0.3-0.4 мкм (табл. VI, фиг. 3). Микропоры очень тонкие, их размеры менее 0.1 мкм (табл. VI, фиг. 4).

В коллекции имеется одна брюшная створка Lingulipora sp. с хорошо сохранившейся наружной поверхностью. Створка грушевидной формы, слабовыпуклая равномерно по всей поверхности, длиной 1.75 мм и шириной 1 мм, с заостренной макушкой и полукруглым передним краем (табл. VI, фиг. 5). Ножной желобок не вы-

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1–4. Lingulipora gradata Batrukova, 1955, брюшная створка: 1 – экз. ПИН, № 5645/17-2, макушечная часть спинной створки с верхней частью эмбриональной раковины и гладкой псевдоареей, псевдоарея брюшной створки с рельефными образованиями; шкала 50 мкм; 2 – экз. ПИН, № 5645/17-4, макушечная часть брюшной створки, верхняя часть форамена округлая, нижняя часть форамена удлиненная, рельефные образования на псевдоарее, местами виден грубо гранулированный прослой; шкала 100 мкм; 3 – экз. ПИН, № 5645/17-7, на дне ножного желобка рыхлый, тонко гранулированный слой с микрослоистостью; шкала 2 мкм; 4 – экз. ПИН, № 5645/17-9, участок вторичного слоя с микропорами; шкала 5 мкм.

Фиг. 5–8. Lingulipora sp., брюшная створка, наружное строение: 5 – экз. ПИН, № 5645/16-1; шкала 500 мкм; 6 – экз. ПИН, № 5645/16-6, макушечная часть брюшной створки, форамен треугольной формы, рельефные, дихотомирующие образования на псевдоарее; шкала 50 мкм; 7 – экз. ПИН, № 5645/16-3, рельефные образования на псевдоарее с круглым поперечным сечением в верхней части макушки; шкала 20 мкм; 8 – экз. ПИН, № 5645/16-8, лимб в макушечной части брюшной створки; шкала 100 мкм.





ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 5 2020

Фиг. 1–8. Lingulipora sp., брюшная створка: 1 – экз. ПИН, № 5645/16-5, первичный слой на псевдоарее, гранулы и микропоры; шкала 2 мкм; 2 – экз. ПИН, № 5645/16-11, первичный слой, поры и невысокие складочки; шкала 20 мкм; 3 – экз. ПИН, № 5645/16-21, поры, расположенные радиальными рядами на боковой стороне створки; шкала 50 мкм; 4 – экз. ПИН, № 5645/16-17, в передней половине створки поры расположены в шахматном порядке; шкала 200 мкм; 5 – экз. ПИН, № 5645/16-19, в средней части створки поры расположены в основном параллельно линиям роста; шкала 50 мкм; 6 – экз. ПИН, № 5645/16-16, различное расположение пор на разных участках створки; шкала 200 мкм; 7 – экз. ПИН, № 5645/16-10, в передней половине створки различаются поры на лимбе; шкала 200 мкм; 8 – экз. ПИН, № 5645/16-10, в передней половине створки различаются поры на лимбе; шкала 200 мкм; 8 – экз. ПИН, № 5645/16-10, в передней половине створки различаются поры на лимбе; шкала 200 мкм; 8 – экз. ПИН, № 5645/16-10, в передней половине створки различаются поры на лимбе; шкала 200 мкм; 8 – экз. ПИН, № 5645/16-10, в передней половине створки различаются поры на лимбе; шкала 200 мкм; 8 – экз. ПИН, № 5645/16-10, в передней половине створки различаются поры на лимбе; шкала 200 мкм; 8 – экз. ПИН, № 5645/16-10, в передней половине створки различаются поры на лимбе; шкала 200 мкм; 8 – экз. ПИН, № 5645/16-10, в передней половине створки различаются поры на лимбе; шкала 200 мкм; 8 – экз. ПИН, № 5645/16-10, в передней половине створки различаются поры на лимбе; шкала 200 мкм; 8 – экз. ПИН, № 5645/16-10, в передней половине створки различаются поры на лимбе; шкала 200 мкм; 8 – экз. ПИН, № 5645/16-10, в передней половине створки различаются поры на лимбе; шкала 200 мкм; 8 – экз. ПИН, № 5645/16-10, в передней половине створки различаются поры на лимбе; шкала 200 мкм; 8 – экз. ПИН, № 5645/16-10, в передней половине створки различаются поры на лимбе; шкала 200 мкм; 8 – экз. ПИН, № 5645/16-10, в передней половие на поры на лимбе; шкала 10 мкм.



Рис. 2. Lingulipora gradata Batrukova, 1955: $a-\partial$ – спинные створки: a – экз. ПИН, № 5645/11-13, макушка и гладкая часть псевдоареи; шкала 20 мкм; δ – экз. ПИН, № 5645/11-18, боковая часть псевдоареи с рельефом из полос; шкала 20 мкм; e – экз. ПИН, № 5645/11-15, многократное раздвоение полос на псевдоарее; шкала20 мкм; e – экз. ПИН, № 5645/11-15, многократное раздвоение полос на псевдоарее; шкала20 мкм; e – экз. ПИН, № 5645/11-17, многократное раздвоение полос на псевдоарее; шкала20 мкм; e – экз. ПИН, № 5645/11-19, рельефные полосы на псевдоарее группируются по 8–10 полос; шкала 50 мкм; d – экз. ПИН, № 5645/11-17, шаровидные образования на поверхности псевдоареи; шкала 20 мкм; e – экз. ПИН, № 560945/17-1, брюшная створка, внутренняя поверхность; шкала 200 мкм.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 5 2020

ходит за пределы брюшной створки. Отверстие для выхода ножки округло-треугольное, шириной и длиной немного более 100 мкм. На стенках желобка для выхода ножки видны срезы параллельных пластин пластинчатого прослоя вторичного слоя, толщина каждой пластинки 0.5-0.6 мкм. Псевдоарея длиной 400 мкм, близ макушки имеет ширину 60 мкм; она покрыта 10-11 концентрическими рельефными образованиями, фиксирующими стадии роста, которые дихотомируют и утолщаются в боковом направлении (табл. VI, фиг. 6). На поперечном сколе видно, что самые крупные рельефные образования, определяющие сталии роста раковины. имеют вил валиков лиаметром до 3 мкм, их толщина составляет 1.5 мкм (табл. VI, фиг. 7). По четкой границе от псевдоареи отходит лимб, имеющий гладкую поверхность (табл. VI, фиг. 8). Лимб прослеживается по всему периметру брюшной створки, ширина лимба в макушечной части составляет около 70 мкм, в передней половине створки ширина лимба уменьшается до 40-45 мкм. Первичный слой сохранился на всей наружной поверхности брюшной створки, кроме небольшого участка в желобке для выхода ножки в середине псевдоареи, где прослеживается вторичный слой. Первичный слой плотный, тонко гранулированный, размеры гранул до 0.6-0.7 мкм. Более тонко гранулированный состав характеризует стенки псевдоареи, где гранулы имеют размеры до 0.1 мкм, различаются микропоры размером также до 0.1 мкм (табл. VII, фиг. 1). По бокам створки намечается тонкий рельеф в виде параллельных, радиальных ребрышек шириной до 20 мкм (табл. VII, фиг. 2). Прерывистый характер ребрышек обусловлен наличием пор с четкими округлыми очертаниями, диаметром до 4 мкм. Поры расположены радиальными рядами на боковой стороне створки (табл. VII, фиг. 3). В передней половине створки поры расположены в шахматном порядке на расстоянии друг от друга от 20 до 40 мкм (табл. VII, фиг. 4). В средней части створки поры прослеживаются параллельно переднему краю (табл. VII, фиг. 5). Таким образом, на разных участках створки характер расположения пор меняется (табл. VII, фиг. 6). На лимбе поры различаются в передней половине створки (табл. VII, фиг. 7). Вторичный крупно гранулированный слой виден под макушкой, размер гранул от 1 до 1.5 мкм.

Слой рыхлый, местами видны микропоры (табл. VII, фиг. 8).

* * *

Авторы искренне благодарны Л.И. Кононовой за предоставленный материал и 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 № 17-04-00317 и Министерством высшего образования и науки РФ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батрукова Л.С. Новые девонские лингулиды и дисциниды Русской платформы // Фауна и стратиграфия палеозоя Русской платформы. М.: Недра, 1969. С. 59–77 (Тр. ВНИГРИ. Вып. 93).

Горянский В.Ю. Класс Inarticulata. Беззамковые // Основы палеонтологии. Мшанки. Брахиоподы. М.: АН СССР, 1960. С. 172–182.

Зайцева Е.Л., Кононова Л.И., Фортунатова Н.К. и др. Новые данные по стратиграфии верхнедевонских и нижнекаменноугольных отложений Мелекесской опорной скважины (Мелекесская впадина) // Палеострат–2015. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. Тез. докл. М., 2015. С. 34–36.

Микрюков М.Ф. Брахиоподы девона Западной Башкирии // Брахиоподы девона Волго-Уральской области. Л.: Гостоптехиздат, 1955. С. 221–226 (Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. Вып. 88).

Фортунатова Н.К., Зайцева Е.Л., Баранова А.В., Буиуева М.А. Мелекесская опорная скважина, как типовой разрез для выделения свит в депрессионной зоне Усть-черемшанского прогиба // Палеострат-2014. Тез. докл. М.: ПИН РАН, 2014. С. 76–77.

Balinski A. Evolution of the embryonic development in lingulid brachiopods // Acta Palaeontol. Pol. 1997. V. 42. № 1. P. 45–56.

Holmer L.E., Popov L. E. Lingulata. Linguloidea. Family uncertain // Treatise on Invertebrate Paleontology: Part H. Brachiopoda, Revised. V. 2. Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (part) / Ed. Kaesler R. L. Boulder–Lawrence: Geol. Soc. Amer. – Univ. Kansas Press, 2000. P. 30–79.

Ovnatanova N.S., Kononova L.I. Frasnian conodonts from the Eastern Russian Platform // Paleontol. J. 2008. V. 42. N° 10. P. 997–1166.

The Shell Microstructure of the Genus *Lingulipora* Girty from the Frasnian Deposits (Upper Devonian) of South Timan

T. N. Smirnova, E. A. Zhegallo

Shell microstructure of protegulum, braphic and adult shells was described in *Lingulipora gradata* from the Upper Devonian Frasnian stage of South Timan. The interior part of ventral valve was studied. The different nature of pores were described in two species of genus *Lingulipora*.

Keywords: Lingulacea, *Lingulipora*, shell microstructure, protegulum, braphic shell, pores, Upper Devonian, Timan