

УДК 565.3:551.732.2

ОТПЕЧАТОК АДДУКТОРА НА РАКОВИНАХ РАННЕКЕМБРИЙСКОГО ВИДА *SINSKOLUTELLA ORDINATA* (MELNIKOVA, 1983) (BRADORIIDA, CRUSTACEA)

© 2024 г. Л. М. Мельникова*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

*e-mail: lmelnik@paleo.ru

Поступила в редакцию 13.06.2023 г.

После доработки 05.07.2023 г.

Принята к публикации 05.07.2023 г.

У брадориид *Sinskolutella ordinata* (Melnikova, 1983) из уникального Синского местонахождения (нижний кембрий Сибирской платформы) в передней половине раковины обнаружено крупное округлое пятно, идентифицированное как отпечаток мускула аддуктора. Дополнена характеристика пор на поверхности створок этого вида. Очертания, размеры раковин и развитие крупного мускульного отпечатка указывают на возможное родство синсколютелл с представителями остракоид отряда *Leperditicopida*, известного с ордовика и получившего широкое распространение в силуре и девоне.

Ключевые слова: брадорииды, *Sinskolutella ordinata*, мускул-аддуктор, окаймленные поры, Сибирская платформа, местонахождение Синское, нижний кембрий, ботомский ярус, синская свита

DOI: 10.31857/S0031031X24010073, EDN: FPYZWM

ВВЕДЕНИЕ

Представленный в статье материал происходит из уникального местонахождения Якутии “Синское”, входящего в состав заповедника “Ленские столбы”, который принят в список Всемирного наследия ЮНЕСКО (Ископаемые ..., 2010; Природный ..., 2010). Синское местонахождение играет особую роль в понимании фанерозойской биоты, особенностей ее становления и развития на раннем этапе. Отсюда описана синская биота, в составе которой имеется целый ряд исключительных по своей сохранности экземпляров самых разных групп скелетных и мягкотелых животных, а также водорослей (Ivantsov, 1999; Ivantsov, Wrona, 2004; Уникальные ..., 2005; Ivantsov et al., 2005), в том числе и брадориид (Мельникова, 1996, 1998, 2000). При изучении дополнительного материала из основания синской свиты (ботомский ярус нижнего кембрия) в слое, неофициально названном “Водорослевая линза” на правом берегу р. Лена напротив пос. Синское вблизи руч. Аччагый-Туойдах и Улахан-Туойдах (Ivantsov, 1999, с. 456, фиг. 1; Уникальные..., 2005, с. 5, 11, рис. 1, 4), были найдены раковины уже известного вида *Sinskolutella ordinata* (Melnikova, 1983). На них

впервые обнаружен хорошо выраженный мускульный отпечаток, до сих пор не встречавшийся в таком виде у кембрийских брадориид и считавшийся невероятным для этого времени. Новые данные позволили не только расширить характеристику рода, но и предположить возможные связи с представителями отряда *Leperditicopida* Scott, 1961. Основываясь на морфологическом сходстве раковин синсколютелл и лепердитикопид и принимая во внимание, что лепердитикопиды относятся к остракодам, мы в своих рассуждениях будем сравнивать некоторые признаки синсколютелл, в первую очередь, именно с остракодами как наиболее близкими в морфологическом отношении организмами.

Прежде чем приступить к рассмотрению новых признаков рода *Sinskolutella*, следует отметить, что родовая принадлежность его типового вида *S. ordinata* менялась. Первоначально брадорииды из синской свиты были отнесены к роду *Bradoria* Matthew, 1899 (Григорьева и др., 1983; Мельникова, 1983). После проведенной ревизии кембрийских брадориид Сибирской платформы (Мельникова, 1998, статья была сдана в печать в марте 1997 г.) удалось иначе интерпретировать ряд морфологических признаков вида *ordinata*,

что послужило основанием для установления рода *Sinskolutella*. Почти одновременно при изучении кембрийских брадориид и фосфатоксипид Сев. Америки Д. Сиветер и М. Уильямс (Siveter, Williams, 1997) установили род *Matthoria*, к которому отнесли сибирский вид *ordinata*; характеристика его была уже существенно обновлена, но эта информация еще не была доступна. Т.к. их работа была опубликована раньше, то род *Sinskolutella* стал на тот момент младшим синонимом рода *Matthoria*. Однако признаки рода *Sinskolutella* существенно отличимы от *Matthoria*. К ним относятся: прямой спинной край, сильный наклон продольной оси, ушкообразные спинные углы, заканчивающиеся шипиками, развитие пор или дактилоскопического рисунка на поверхности раковины. Все перечисленные критерии подтверждают самостоятельность рода *Sinskolutella*. Такой же точки зрения придерживаются М. Беттс и др. (Betts et al., 2014).

Последующие целенаправленные сборы в бассейне Лены напротив пос. Синское принесли в итоге около двух сотен экземпляров синсколютелл, в т.ч. и значительно лучшей сохранности. Из всех изученных экземпляров *S. ordinata* на 15-ти обнаружены крупные округлые отпечатки, которые идентифицированы как мускулы-аддукторы, никогда ранее не наблюдавшиеся и не ожидавшиеся у брадориид. Их изучение и интерпретация возможного таксономического и филогенетического значения этого и некоторых других признаков, прежде всего, пор на поверхности раковины, является целью настоящей работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Синсколютеллы изучались исключительно на поверхности образца, т. к. выделить их из породы ни механическим, ни химическим способом не удалось. При механическом препарировании вещество раковины отшелушивается небольшими кусочками; при химическом — большие карапаксы при травлении в кислоте разваливаются на мелкие фрагменты.

Синсколютеллы встречаются в виде скопленных створок разной степени сохранности с окраской от желтовато-коричневой до темно-коричневой. У некоторых экземпляров поверхность карапакса значительно деформирована подобно сильно смятой бумаге (табл. IX, фиг. 2). Это может указывать на то, что раковина изначально была тонкая и слабо минерализованная. Не исключено, что такая особь погибла во время линьки или сразу после нее. Створки ориенти-

рованы на поверхности породы беспорядочно друг относительно друга. Заметной сортировки по размерам нет, размеры раковин колеблются от 6.5 до 10 мм.

Синсколютеллы исследовались на сканирующих электронных микроскопах Cambridge CamScan-4 и Tescan Vega-II (ПИН РАН) и фотографировались с помощью стереомикроскопа Leica M165C. Их изображения представлены на таблицах IX и X. Вещественный анализ химического состава произвольных участков внешней поверхности раковин синсколютелл был проведен на СЭМ Zeiss Evo50 с системой энергодисперсионного микроанализа Inca Energy-350 (Oxford Instruments) (Зайцева Л.В., ПИН РАН). Анализ показал, что основными элементами раковины *S. ordinata* являются кальций и фосфор. Пока неясно, можно ли считать такой состав исходным, или же фосфор появился в результате посмертной фосфатизации раковин. Важно отметить, что в настоящее время фосфатизация раковин брадориид многими авторами считается вторичной, т.е., диагенетического происхождения (Siveter, Williams, 1997; Vannier et al., 2005; Williams et al., 2007; Streng et al., 2008).

Изученная коллекция брадориид хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН, № 4349.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Новыми признаками для вида *S. ordinata* являются отпечаток крупного мускула и окаймленные поры. Рассмотрим подробнее эти признаки.

1.1. Мускульный отпечаток

К виду *Sinskolutella ordinata* относятся крупные раковины лепердитоидного очертания, которое определяется сильным наклоном продольной оси; высокие, выпуклые, куполообразные (этот признак особенно хорошо виден на противотпечатках); равносторчатые; спинной край длинный, прямой; спинные углы острые, иногда слегка уплощены и заканчиваются шипиками; передний конец слабо выдается за линию спинного края, задний оттянут в заднебрюшном направлении и сильно выступает за линию спинного края; вдоль всего свободного края развито широкое уплощенное краевое окаймление, которое суживается к спинным углам; поверхность пористая, причем поры разнородные. Более пристальное изучение новых остатков синсколютелл позволило выявить чрезвычайно важную деталь морфологии карапакса. Установлено, что

немного выше середины высоты раковины и ближе к переднему концу развито крупное округлое или слегка удлинненное яйцевидное пятно, которое по форме, размеру, структуре, расположению на створке является, по нашему мнению, отпечатком прикрепления мускульных тяжей аддуктора.

Как известно, замыкательные мускулы хорошо развиты у всех членистоногих, чьи части тела полностью или частично заключены в двустворчатый или одностворчатый панцирь. К ним относятся все остракоды, несколько групп жаброногих (Branchiopoda; например, двустворчатые листоногие — *Conchostraca* и ветвистоусые раки — *Cladocera*), устроногие рачки (*Cirripedia*), филлокариды (*Phyllocarida*) (полный обзор см.: Vannier et al., 2001). Ориентированный поперек тела мускул-аддуктор раковины сводит створки раковины вместе. Он состоит из отдельных мускульных тяжей, число которых иногда достигает нескольких сотен (Swartz, 1949; Абушик, 1960; Scott, 1961; Adachi, Igo, 1980; Рупперт, 2008; Olempska, 2008). Мускульные отпечатки обычно хорошо сохраняются на раковинах мезозойских и кайнозойских остракод, в меньшей степени — у палеозойских форм, и практически не известны на раковинах кембрийских брадориид. Морфология рубцов аддукторных мышц имеет большое таксономическое значение, как у современных, так и у ископаемых остракод (Грамм, 1984; Huo, Shu, 1985; Yamada, Keyser, 2009; Olempska, 2012). Поэтому каждая новая находка представляет большой интерес, тем более, если это касается брадориид. В некоторых работах по брадоридам упоминалось, что элементы строения раковины, выполняющие функцию их закрывания, у этих ракообразных сохранялись редко и практически недоступны для изучения (Практическое ..., 1990; Siveter, 2008; Williams et al., 2015; Betts et al., 2016 и др.). Однако известно несколько публикаций, в которых имеются указания на предполагаемое наличие мускульного отпечатка у брадориид. Так, например, Е. Ульрих и Р. Басслер (Ulrich, Bassler, 1931, с. 12, 32) отмечали, что на раковинах рода *Walcottella* развит крупный срединный выступ, который, как они указывали: “несомненно, соответствует мускульному пятну ордовикских и силурийских лепердитиид”, но это утверждение недоказательно. У среднекембрийского вида *Liangshanella burgessensis* Siveter et Williams, 1997 в центральной части створок развито почти округлое пятно, состоящее из многочисленных мелких ямок. Это образование авторы интерпретировали как возможный след

прикрепления мускула-аддуктора (Siveter, Williams, 1997, табл. 8 фиг. 3; Siveter, 2008). Однако М. Уильямс с соавт. (Williams et al., 2007), характеризуя в своей работе *L. burgessensis*, специально отметили, что, несмотря на большое количество материала, лишь на одном экземпляре сохранились рубцы аддукторного мускула. Более того, в работе С. Хоу и др. (Hou et al., 2002, с. 391) было особо подчеркнуто, что эта находка — “уникальный случай возможного присутствия отпечатка аддукторной мышцы у брадориид”. Также пока остается под вопросом возможность наличия мускула-аддуктора у некоторых видов раннекембрийских брадориид из Китая, у которых отпечатки на раковинах отстоят от субцентральной позиции очень далеко [напр., *Kunmingella douvillei* (Mansuy, 1912), *K. typica* Huo et Shu, 1985, *K. xiaoyangensis* Shu, 1990, *K. bimargmata* Tan et Li, 1988, *Duibianella tuberosa* Zhang, 2007; *Neoduibianella bella* Shu, 1990 и др.] (см. Zhang, 2007, с. 108, рис. 3). По мнению Д. Сиветера (Siveter, 2008), отпечатки, слишком близко расположенные к переднеспинному концу, не свойственны мышцам-аддукторам. Однако следует отметить, что столь высокое расположение мускула-аддуктора можно обнаружить у некоторых других ракообразных, например, у *Nebalia bipes* (Fabricius, 1780) из отряда тонкопанцирных (*Leptostraca*), но не у остракод. Неубедительным также кажется предположение о том, что большое шарообразное утолщение в центральной части раковины некоторых представителей кембрийского рода *Leshanella* Lee, 1975 является местом прикрепления аддуктора (Lee, 1975, с. 57, табл. 5, фиг. 9–14; Huo, Shu, 1985, с. 70, табл. 23, фиг. 9; Huo et al., 1991, с. 89, табл. 7, фиг. 9). В других работах исследователи кембрийской фауны не исключают ситуации, что аддукторная мускулатура, скорее всего, была развита, но не сохранялась после смерти рачка при фоссилизации, особенно у брадориид, которых находят в ископаемом состоянии на поверхности породы в положении “бабочки” (Vannier et al., 1997; Betts et al., 2016; McMenamin, 2020).

В некоторых работах лишь косвенным образом говорится о наличии мускула-аддуктора на раковинах брадориид. Так, например, изучая кембрийский род *Anabarochilina* Abushik, 1960 (Siveter, Williams, 1997; Vannier et al., 1997), авторы отметили, что иногда почти на всей боковой поверхности ядер обнаруживается сеть тонких анастомозирующих линий (*anastomosing lines*) или морщинок, которые были интерпретированы как возможные слепки сосудистой системы (Vannier et al., 1997; Hou et al., 2002). Эти сосу-

ды начинаются из небольшой области, которая, по аналогии с остракодами миодокопидами и лепердитикопидами, находится вблизи места прикрепления аддукторной мышцы, но прямых доказательств для подтверждения наличия мускула-аддуктора у анабарохилин нет.

Мускул-аддуктор на раковинах синсколютелл расположен субцентрично, однако на некоторых образцах изученные экземпляры своим передним концом сильно погружены в породу и создается обманчивое ощущение того, что отпечаток мускула слишком близко расположен к переднему концу створки (табл. X, фиг.1). Это могло бы неправильно повлиять на общее рассуждение о положении мускула-замыкателя. Отпечаток мускула-аддуктора синсколютелл в большинстве случаев выглядит как пятно с мелкоточечной или тонкоизвилистой структурой (табл. IX, фиг. 2б, 3в), что ближе всего к агрегатному типу по терминологии М.Н. Грамма (1984), реже – как гладкое пятно (табл. X, фиг. 3б), но во всех случаях оно оконтурено четким рядом пор. Диаметр отпечатков аддуктора синсколютелл довольно большой (0.9–1.45 мм) и составляет приблизительно 15–18% от длины раковины. Для хорошо сохранившихся экземпляров был подсчитан индекс отпечатка аддуктора (ИОА), который впервые ввел Ф. Адамчак (Adamczak, 1976: AMI – adductor muscle index). ИОА представляет собой отношение длины отпечатка аддуктора (D_{oa}) (т.е., размер мускульного отпечатка параллельно оси раковины) к длине раковины (D), умноженное на 100, т.е., $ИОА = \frac{D_{oa}}{D} \times 100$.

Проведенные нами измерения показали, что во всех случаях ИОА синсколютелл близок к 16.0. Этот показатель вполне сопоставим с ИОА некоторых лепердитикопид. Так, например, в цитируемой выше работе Адамчак указал, что ИОА (AMI) для *Eoleperditia fabulites* равен 17.0, а для *Leperditia* sp. – 15.0 (Adamczak, 1976, с. 308, табл. 2). Действительно, по положению на раковине, очертанию и крупным размерам эти отпечатки у *Sinskolutella ordinata* в первую очередь сравнимы с мускулом-аддуктором крупнораковинных представителей отряда *Leperditicopida* Scott, 1961, относящихся по современной систематике (хотя и условно) к классу остракод (Абушик, 1960, 2015; Berdan, 1984; Vannier et al., 2001; Becker, 2005; Liebau, 2005).

1.2. Поры

Поверхность раковины синсколютелл, за исключением отпечатка мускула, покрыта много-

численными порами. Известно, что такие мельчайшие отверстия являются устьями поровых канальцев, которые пересекают кутикулярный слой стенки карапакса многих членистоногих. Считается, что они связаны с центральной нервной системой самого животного (Sandberg, Plusquellec, 1969; Rosenfeld, 1982). Через поры артропод могут выходить многочисленные сенсорные щетинки (хеты), являющиеся органами осязания (Бронштейн, 1947; Практическое..., 1989; Jacques, 1989; Garm, Watling, 2013; Danielopol et al., 2018). У остракод, как у современных, так и у ископаемых, при закрытых раковинах система поровых каналов гарантировала контакт с внешней средой. У остракод выделяют два типа поровых каналов: (1) – маргинальные (или краевые), расположенные в плоскости сращения наружной и внутренней пластинок створки и проходящие от линии сращения до наружного края и (2) – нормальные поровые каналы (НПК), которые пронизывают кальцифицированную часть клапана более или менее перпендикулярно к ее поверхности. Они могут иметь различные диаметры, продольные и поперечные сечения и форму устьев: открытые и ситовидные (Николаева, 1989; Yamada, 2007; Cohen et al., 2007; Sames, 2011). Особо следует подчеркнуть, что оба типа НПК встречаются у ракообразных всех геологических эпох, начиная уже с кембрия (Melnikova et al., 1997; Мельникова, 2003), а не с ордовика (Schallreuter, 1977, 1980; Грамм, 1984; Schallreuter, Hinz-Schallreuter, 2010; Lord et al., 2020), и до современности (Rosenfeld, Vesper, 1977; Frenzel et al., 2017; Danielopol et al., 2018, 2023 и др.).

При помощи СЭМ на новом материале уточнена характеристика выходов простых НПК на поверхности раковины синсколютелл. Поры синсколютелл открытые, округлой формы. В центральной части боковой поверхности створок развиты поры трех разных диаметров: 1) относительно крупные, диаметром приблизительно 15–24 мкм, 2) мелкие – 8–14 мкм и 3) очень мелкие – 1.7–7 мкм. Мелкие и очень мелкие поры синсколютелл, находящиеся ближе к периферийной части, многочисленны, плотно расположены, между ними развиваются тончайшие короткие ребрышки-морщинки, которые настолько близко расположены друг к другу, что придают поверхности вид шагреновой кожи. Каждая пора окружена валиком (синонимы: воротничок, бортик, губа) с радиально расположенными структурами (рис. 1).

Эти поры можно назвать радиально-окаймленными. Возможно, что такое обрамление не-

обходимо для армирования стенки поровых канальцев. Не исключено также, что сами поры могут выполнять дополнительную функцию по обеспечению механического укрепления экзоскелета, как это наблюдалось на примере микроструктуры экзоскелетов американского омара *Homarus americanus* и атлантического голубого краба *Callinectes sapidus* (Cheng et al., 2008). Окаймляющие структуры не являются чем-то уникальным. Подобное радиальное обрамление пор можно наблюдать, например, у раннекембрийского вида брадориид *Liangshanella circimbolina* Topper, Skovsted, Brock et Paterson, 2011 из Южной Австралии (Topper et al., 2011, фиг. 5D, E); на экзокринных порах [“exocrine” pores по терминологии Е. Олемпска (Olempska, 2008, фиг. 7–7, 8, 9)] среднедевонского вида остракод из Польши *Kozlowskiella corbis* (Dahmer, 1927); у раннеплейстоценового вида из

Японии *Johnnealella nopporensis* Hanai et Ikeya, 1991 (Hanai, Ikeya, 1991, фиг. 8–4 a, b); или у современных *Reggiericythere dimorphica* (Whatley, Moguilevsky, Chadwick, Toy et Ramos, 1998) из осадков Бразильского континентального шельфа (Aiello et al., 2004, табл. 2, фиг. 11) и *Bicornucythere misumiensis* Nakamura et Tsukagoshi, 2022 (Nakamura, Tsukagoshi, 2022, с. 583, фиг. 11G, H) из многочисленных морских местонахождений вокруг Японии. Интересным также представляется образование похожих структур у некоторых кембрийских агностид (Naimark, Chaika, 2022, фиг. 12 D), а также на брекчиевских раковинах лингулидных брахиопод *Homotreta gorjanskii* (Pelman, 1973) (Kouchinsky et al., 2022, с. 360, фиг. 9: F₃, F₄).

Какова была биологическая функция этих разноразмерных пор на раковинах синсколотелл и предположительно выходящих из них сенсилл

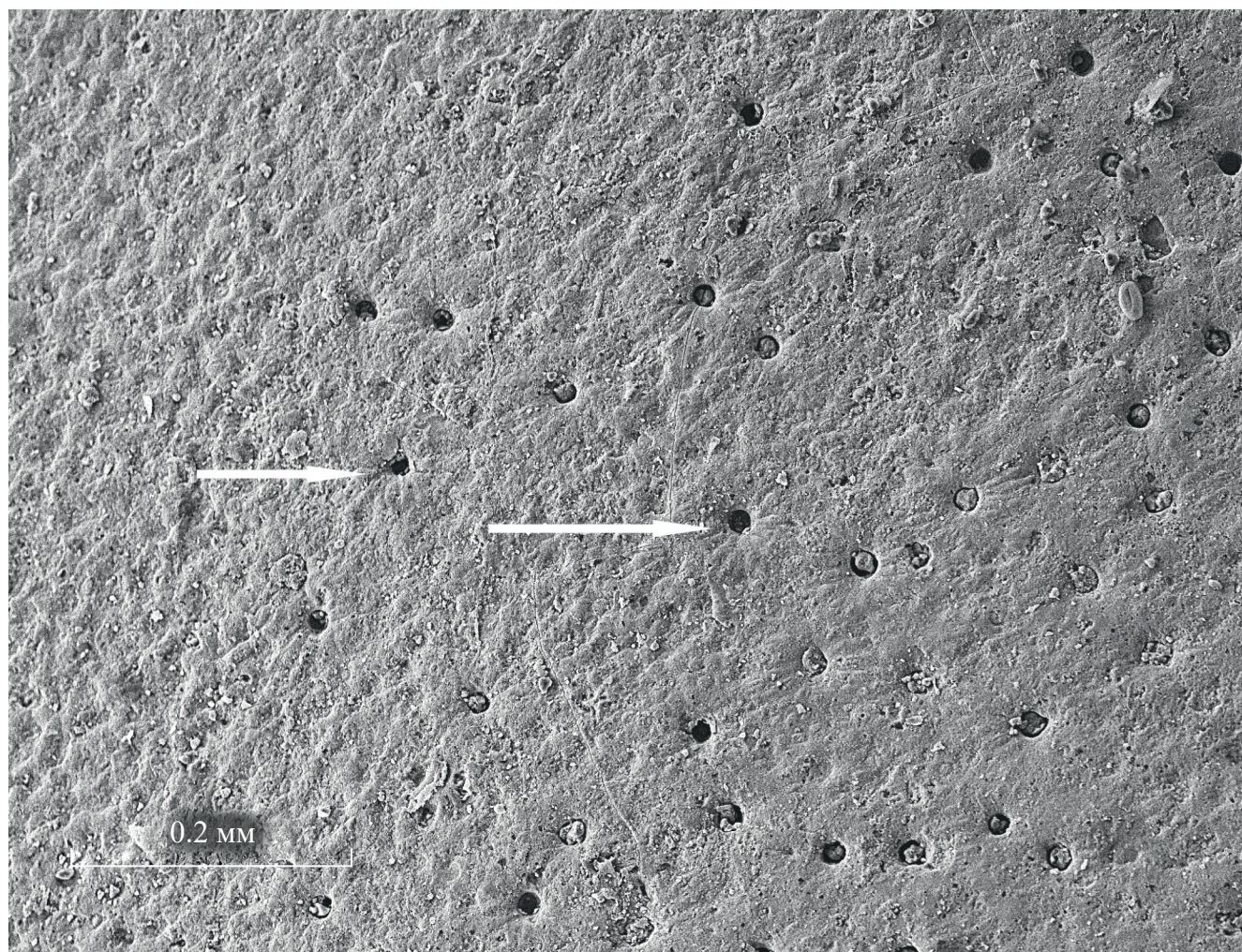


Рис. 1. Поры на поверхности створки *Sincolutella ordinata*, окруженные валиком с радиально расположенными структурами (показано стрелками).

или щетинок, пока не удалось выяснить. Тем более что даже для современных остракод пока неизвестно ни одного исследования, однозначно устанавливающего функцию нормальных поровых каналов (Lord et al., 2020). Надо надеяться, что по мере накопления информации, функции пор станут более понятными.

2. Сравнение *Sinskolutella ordinata* с некоторыми представителями отряда *Leperditicopida*

Рассматриваемые в данной работе синсколютеллы демонстрируют ряд морфологических признаков, позволяющих сравнить их с представителями отряда *Leperditicopida*. Сопоставление некоторых кембрийских брадориид с лепердитикопидами имеет длительную историю. Видимо, не случайно на начальном этапе изучения брадориид их часто сравнивали с ракушковыми ракообразными и некоторых из них относили или к роду *Leperditia*, или (реже) к роду *Isoschilina* (Linnarsson, 1869; Hicks, 1871; Ford, 1873; Walcott, 1887; Groom, 1902; Jones, 1902; Matthew, 1902; Chapman, 1918; Ulrich, Bassler, 1931; Cobbold, 1936; Frederickson, 1946 и др.), причем основанием для их сравнения считалась сходная форма карапакса и похожий внешний орнамент. Однако в дальнейшем их родовая принадлежность была изменена (Jones, McKenzie, 1980; Siveter, Williams, 1997; Мельникова, 1998; Streng, Geyer, 2019).

Основанием для сравнения синсколютелл и некоторых *Leperditicopida* являются следующие признаки: специфическое лепердитоидное очертание; длинный прямой спинной край; ушкообразные спинные углы, иногда заканчивающиеся шипиками (для сравнения см. ордовикский вид *Ceratoleperditia kentuckyensis* (Ulrich, 1891) (Berdan, 1984, с. J29, табл. 7, фиг. 16–21); очень крупные размеры карапакса, для открывания и закрывания которого, как и в случае с лепердитикопидами, требовались значительные усилия, обусловившие развитие сильного мускула-аддуктора, состоящего из многочисленных мускульных тяжей; сопоставимые значения ИОА; широкое краевое уплощение вдоль всего свободного края (этот признак идентичен только уплощенной прикраевой зоне лепердитикопидных остракод подотряда *Isoschilinoscopina*); равностворчатость (также сравнимо с подотрядом *Isoschilinoscopina*, которые почти равностворчатые).

Не только морфологические признаки, но и условия обитания синсколютелл и лепердитикопид проявляют черты сходства. Обзор сре-

ды обитания сопутствующей фауны и флоры синсколютелл показывает, что большинство организмов являлось элементами единого сообщества, связанного с фотическими сублиторальными обстановками (Уникальные..., 2005). Для лепердитикопид известно, что они предпочитали занимать очень мелководные маргинальные местообитания (приливные отмели, лагуны, заливчики или эстуарные комплексы). Большинство лепердитикопид вело эпибентический образ жизни и, вероятно, питалось детритом, а также было приспособлено к соскабливанию верхнего слоя с водорослей (Berdan, 1984; Vannier et al., 2001). Исходя из вышеперечисленных сравниваемых признаков, можно предположить (но пока не доказать), что членистоногие, подобные синсколютеллам, могли дать начало лепердитикопидам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате исследований показано:

1. на раковинах *Sinskolutella ordinata* обнаружен отпечаток крупного мускула-аддуктора. Находки являются уникальными, т.к. на кембрийских брадоридах раньше не находили таких четких отпечатков замыкательного мускула;

2. уточнена характеристика выходов простых поровых каналов на поверхности раковины *S. ordinata*. Поры синсколютелл открытые, округлой формы, разноразмерные: крупные, мелкие и очень мелкие. Каждая пора окружена валиком с радиально расположенными структурами;

3. проанализированы признаки, указывающие на сходство *S. ordinata* и некоторых *Leperditicopida*, которые включают в себя: крупные размеры, лепердитоидное очертание карапакса; схожие величину, форму и расположение замыкательного мускула.

Выражаю искреннюю признательность моим коллегам из лаб. древнейших организмов ПИН РАН за благожелательное обсуждение рукописи. Автор также благодарен Р. Ракитову (кабинет приборной аналитики ПИН РАН) за неизменную помощь в работе на СЭМ и в высшей степени ценит конструктивные замечания к статье рецензентов Е.М. Тесаковой и А.Ф. Абушик.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абушик А.Ф. Силурийские остракоды Сибирской платформы // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. 1960. Т. 39. 139 с.

- Абушик А.Ф. Остракоды (Crustacea): некоторые проблемы систематики // Палеонтол. журн. 2015. № 5. С. 33–44.
- Бронштейн З.С. Ostracoda пресных вод // Фауна СССР. Ракообразные. Т. II. Вып. 1. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 339 с.
- Грамм М.Н. Внутренние структуры раковин палеозойских остракод. Л.: Наука, 1984. 72 с.
- Григорьева Н.В., Мельникова Л.М., Пельман Ю.Л. Брахиоподы, остракоды (брадорииды) и проблематика из стратотипического района ярусов нижнего кембрия // Палеонтол. журн. 1983. № 3. С. 54–58.
- Ископаемые стратотипов ярусов нижнего кембрия. М.: ПИН РАН, 2010. 228 с.
- Мельникова Л.М. Класс Crustacea, отряд Bradoriida // Ярусное расчленение нижнего кембрия Сибири. Атлас ископаемых. М.: Наука, 1983. С. 145–146 (Тр. ИГиГ СО АН СССР. Т. 558).
- Мельникова Л.М. Mongolitubulus и родственные организмы // Тез. докл. Всеросс. симп. “Загадочные организмы в эволюции и филогении” М.: ПИН РАН, 1996. С. 96.
- Мельникова Л.М. Ревизия некоторых кембрийских брадориид (Crustacea) Сибирской платформы // Палеонтол. журн. 1998. № 4. С. 36–40.
- Мельникова Л.М. Новый род брадориид (Crustacea) из кембрия Северной Евразии // Палеонтол. журн. 2000. № 2. С. 65–68.
- Мельникова Л.М. Кембрийские Bradoriida (Arthropoda) Малого Каратау (разрез Кыр-Шабакты) // Палеонтол. журн. 2003. № 4. С. 57–61.
- Николаева И.А. Словарь терминов // Практическое руководство по микрофауне СССР. Остракоды кайнозоя. Т. 3. Л.: Недра, 1989. С. 53–68.
- Практическое руководство по микрофауне СССР. Остракоды кайнозоя. Т. 3. Л.: Недра, 1989. 235 с.
- Практическое руководство по микрофауне СССР. Остракоды палеозоя. Т. 4. Л.: Недра, 1990. 356 с.
- Природный парк “Ленские столбы” (Российская Федерация). Номинация для включения в список всемирного культурного и природного наследия ЮНЕСКО. 2010. 120 с.
- Рунперт Э.Э., Фокс Р.С., Барнс Р.Д. Зоология беспозвоночных. Функциональные и эволюционные аспекты. Т.3. Членистоногие. М.: ИЦ “Академия”, 2008. 496 с.
- Уникальные Синские местонахождения раннекембрийских организмов. Сибирская платформа. М.: Наука, 2005. 143 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 284).
- Adachi Sh., Igo H. A new Ordovician leperditiid ostracode from Japan // Proc. Japan. Acad. Ser. B. 1980. V. 56. № 8. P. 504–507.
- Adamczak F. Middle Devonian Podocopida (Ostracoda) from Poland: their morphology, systematics and occurrence // Senckenb. Lethaea. 1976. Bd 57. № 4/6. P. 265–467.
- Aiello G., Coimbra J.C., Barra D. Ruggiericythere, a new shallow marine ostracod genus from Brazil // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 2004. V. 43. № 1–2. P. 71–90.
- Becker G. Functional morphology of Palaeozoic ostracods: phylogenetic implications // Evolution and Diversity of Ostracoda / Eds. N. Ikeya, A. Tsukagoshi, D.J. Horne. Springer, 2005. P. 23–53 (Hydrobiologia. V. 538).
- Berdan J.M. Leperditicopid ostracodes from Ordovician rocks of Kentucky and nearby states and characteristic features of the Order Leperditicopida // Geol. Surv. Prof. Pap. 1984. № 1066-J. 40 p.
- Betts M.J., Topper T.P., Valentine J.L. et al. A new early Cambrian bradoriid (Arthropoda) assemblage from the northern Flinders Ranges, South Australia // Gondwana Res. 2014. V. 25. № 1. P. 420–437.
- Betts M.J., Brock G.A., Paterson J.R. Butterflies of the Cambrian benthos? Shield position in bradoriid arthropods // Lethaia. 2016. V. 49. № 4. P. 478–491.
- Chapman F. Ostracoda from the Upper Cambrian Limestone of South Australia // Proc. R. Soc. Victoria. N. ser. 1918. V. 31. P. 108–112.
- Cheng Liang, Wang Liyun, Karlsson A.M. et al. Image analyses of two crustacean exoskeletons and implications of the exoskeletal microstructure on the mechanical behavior // J. Mater. Res. 2008. V. 23. № 11. P. 2854–2872.
- Cobbold E.S. The Conchostraca of the Cambrian Area of Comley, Shropshire, with a note on a new variety of Atops reticulatus (Walcott) // J. Geol. Soc. Lond. 1936. V. 92. Pt 3. P. 221–235.
- Cohen A.C., Peterson D.E., Maddocks R.F. Ostracoda // The Light and Smith Manual: Intertidal Invertebrates from Central California to Oregon. 4th ed. / Ed. Carlton J.T. Berkeley, Los Angeles: Univ. California Press, 2007. P. 417–446.
- Danielopol D.L., Cabral M.C., Horne D.J. et al. Reconciling diagnostic traits in living and fossil taxa: The taxonomy and evolution of the genus Microceratina (Crustacea, Ostracoda, Cytheruridae) // Zootaxa. 2023. V. 5244. № 4. P. 301–340.
- Danielopol D.L., Cabral M.C., Lord A. et al. Sieve-type pore canals in the Timiriaseviinae – A contribution to the comparative morphology and the systematics of the Limnocytheridae (Ostracoda, Crustacea) // Zootaxa. 2018. V. 4495. № 1. 64 p.
- Ford S.W. Descriptions of new species of fossils from the Lower Potsdam Group at Troy // Amer. J. Sci. Ser. 3. 1873. V. 6. P. 137–140.
- Frenzel P., Ewald J., Pint A. Salinity-dependent sieve pore variability in Cyprideis torosa: an experiment // J. Micropaleontol. 2017. V. 36. № 1. P. 57–62.
- Frederickson E.A. A Cambrian ostracode from Oklahoma // J. Paleontol. 1946. V. 20. № 6. P. 578.
- Garm A., Watling L. The crustacean integument: setae, setules, and other ornamentation // Functional Morphology and Diversity / Eds. Watling L., Thiel M. Oxford: Oxford Univ. Press, 2013. P. 167–198.
- Groom T. On Polyphyma, a new genus belonging to the Leperditidae, from the Cambrian shales of Malvern // Quart. J. Geol. Soc. London. 1902. V. 58. P. 83–88.

- Hanai T., Ikeya N.* Two new genera from the Omma-Man-ganji ostracode fauna (Plio-Pleistocene) of Japan – with a discussion of theoretical versus purely descriptive ostracode nomenclature // *Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Japan*. N.S. 1991. № 163. P. 861–878.
- Hicks H.* Descriptions of new species of fossils from the Longmynd rocks of St. David's // *Quart. J. Geol. Soc. London*. 1871. V. 27. P. 384–402.
- Hou Xian-Guang, Siveter D.J., Williams M. et al.* A monograph of the Bradoriid arthropods from the Lower Cambrian of SW China // *Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Earth Sci.* 2002. V. 92. P. 347–409.
- Huo Shicheng, Shu Degan.* Cambrian Bradoriida of South China. Xian: Northwest Univ. Press, 1985. 251 p. [in Chinese].
- Huo Shicheng, Shu Degan, Cui Zhilin.* Cambrian Bradoriida of China. Beijing: Geol. Publ. House, 1991. 249 p. [In Chinese].
- Ivantsov A.Yu.* Trilobite-like arthropod from the lower Cambrian of the Siberian Platform // *Acta Palaeontol. Pol.* 1999. V. 44. № 4. P. 455–466.
- Ivantsov A.Yu., Wrona R.* Articulated palaeoscolecid sclerite arrays from the Lower Cambrian of eastern Siberia // *Acta Geol. Pol.* 2004. V. 54. № 1. P. 1–22.
- Ivantsov A.Yu., Zhuravlev A.Yu., Leguta A.V. et al.* Palaeoecology of the early Cambrian Sinsk biota from the Siberian Platform // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2005. V. 220. № 1–2. P. 69–88.
- Jacques F.* The setal system of crustaceans: Types of setae, groupings, and functional morphology // *Functional Morphology of Feeding and Grooming in Crustacea* / Eds. Felgenhauer B.E., Watling L., Thistle A.B. Rotterdam: Balkema, 1989. P. 1–13.
- Jones P.J., McKenzie K.G.* Queensland Middle Cambrian Bradoriida (Crustacea): new taxa, palaeobiogeography and biological affinities // *Alcheringa*. 1980. V. 4. P. 203–225.
- Jones T.R.* Notes on Dr. W.G. Matthew's Cambrian Ostracods from Northeastern America // *Geol. Mag. Ser. 4*. 1902. V. 9. P. 401–403.
- Kouchinsky A., Alexander R., Bengtson S. et al.* Early–middle Cambrian stratigraphy and faunas from northern Siberia // *Acta Palaeontol. Pol.* 2022. V. 67. № 2. P. 341–464.
- Lee (Li) Y.-w.* Cambrian ostracodes and their new knowledge from Nichuan, Yunnan and Shaanxi // *Stratigr. Palaeontol. Pap.* 1975. № 2. P. 37–72. [In Chinese].
- Liebau A.* A revised classification of the higher taxa of the Ostracoda (Crustacea) // *Evolution and Diversity of Ostracoda* / Eds. Ikeya N., Tsukagoshi A., Horne D.J. Springer, 2005. P. 115–137 (*Hydrobiologia*. V. 538).
- Linnarsson J.G.O.* Om Vestergötlands Cambriska och Siluriska Aflagringar // *Kongl. Sven. Vet. Akad. Handl.* 1869. V. 8. № 2. P. 1–89.
- Lord A.R., Cabral M.C., Danielopol D.L.* Sieve-type normal pore canals in Jurassic ostracods: A review with description of a new genus // *Acta Palaeontol. Pol.* 2020. V. 65. № 2. P. 313–349.
- Matthew G.F.* Ostracoda of the basal Cambrian rocks in Cape Breton // *Can. Rec. Sci.* 1902. V. 8. P. 437–470.
- McMenamin M.A.S.* Bradoriids (Arthropoda) and the Cambrian diversification // *Geosciences*. 2020. V. 10. № 4. 119 p.
- Melnikova L.M., Siveter D.J., Williams M.* Cambrian Bradoriida and Phosphatocopida (Arthropoda) of the former Soviet Union // *J. Micropalaeontol.* 1997. V. 16. P. 179–191.
- Naimark E.B., Chaika S.Yu.* Cuticle and cuticular sensilla in Agnostina // *BioRxiv Preprint*.
<https://doi.org/10.1101/2022.03.25.485613>
- Nakamura D., Tsukagoshi A.* Morphological types of male copulatory organs of *Bicornucythere bisanensis* (Ostracoda, Crustacea) and the description of a new *Bicornucythere* species // *Zootaxa*. 2022. V. 5134. № 4. P. 569–587.
- Olempska E.* Soft body-related features of the carapace and the lifestyle of Paleozoic Beyrichioidean Ostracodes // *J. Paleontol.* 2008. V. 82. № 4. P. 717–736.
- Olempska E.* Morphology and affinities of Eridostracina: Palaeozoic ostracods with moult retention // *Hydrobiologia*. 2012. V. 688. P. 139–165.
- Rosenfeld A.* Distribution patterns and development of sieve-pores in two Recent ostracode species source // *Micropaleontol.* 1982. V. 28. № 4. P. 372–380.
- Rosenfeld A., Vesper B.* The variability of the sieve-pores in recent and fossil species of *Cyprideis torosa* (Jones, 1850) as an indicator for salinity and palaeosalinity // *Aspects of Ecology and Zoogeography of Recent and Fossil Ostracoda*. Proc. of the 6-th Intern. Ostracoda Symp. Saalfelden (Salzburg), 1976. P. 55–67.
- Sames B.* Glossary of morphologic terms of late Mesozoic nonmarine Ostracoda, relevant to Theriosynoecum Branson 1936 and Cypridea Bosquet 1852 // *Micropaleontol.* 2011. V. 57. № 4–5. P. 433–454.
- Sandberg Ph.A., Plusquellec P.L.* Structure and polymorphism of normal pores in cytheracean Ostracoda (Crustacea) // *J. Paleontol.* 1969. V. 43. № 2. P. 517–521.
- Schallreuter R.E.L.* On *Miehlkella cribroporata* Schallreuter gen. et. sp. nov. // *A Stereo-Atlas of Ostracod Shells*. 1977. V. 4. № 2. P. 9–16.
- Schallreuter R.E.L.* On *Klimphores planus* Schallreuter // *A Stereo-Atlas of Ostracod Shells*. 1980. V. 7. № 2. P. 9–16.
- Schallreuter R., Hinz–Schallreuter I.* Sexual dimorphism and pore systems in Ordovician ostracodes // *Acta Palaeontol. Pol.* 2010. V. 55. № 4. P. 741–760.
- Scott H.W.* Shell morphology of Ostracoda // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt Q. Arthropoda 3 / Ed. Moore R.C. Boulder–Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1961. P. 21–37.
- Siveter D.J.* Ostracods in the Palaeozoic? // *Senckenb. Lethaea*. 2008. V. 88. № 1. P. 1–9.
- Siveter D., Williams M.* Cambrian bradoriid and phosphatocopid arthropods of North America // *Spec. Pap. Palaeontol.* 1997. № 57. P. 1–69.

- Streng M., Ebbestad J.O.R., Moczyłowska M.* A Walcottella-like bradoriid (Arthropoda) from the lower Cambrian of Sweden // GFF. 2008. V. 130. P. 11–19.
- Streng M., Geyer G.* Middle Cambrian Bradoriida (Arthropoda) from the Franconian Forest, Germany, with a review of the bradoriids described from West Gondwana and a revision of material from Baltica // Paläontol. Z. 2019. V. 93. P. 567–591.
- Swartz, F.M.* Muscle marks, hinge and overlap features, and classification of some Leperditiiidae // J. Paleontol. 1949. V. 23. № 3. P. 306–327.
- Topper T.P., Skovsted C.B., Brock G.A. et al.* The oldest bivalved arthropods from the early Cambrian of East Gondwana: Systematics, biostratigraphy and biogeography // Gondwana Res. 2011. V. 19. № 1. P. 310–326.
- Ulrich E.O., Bassler R.S.* Cambrian bivalved Crustacea of the Order Conchostraca // Proc. U.S. Nat. Mus. 1931. V. 78. Pt 4. 130 p.
- Vannier J., Williams M., Siveter D.J.* The Cambrian origin of the circulatory system of crustaceans // Lethaia. 1997. V. 30. P. 169–184.
- Vannier J., Shang Qi W., Coen M.* Leperditicopid arthropods (Ordovician-Late Devonian): functional morphology and ecological range // J. Paleontol. 2001. V. 75. № 1. P. 75–95.
- Vannier J., Williams M., Álvaro J.J. et al.* New Early Cambrian bivalve arthropods from southern France // Geol. Mag. 2005. V. 142. № 6. P. 751–763.
- Walcott Ch.D.* Fauna of the “Upper Taconic” of Emmons, in Washington County, N.Y. // Amer. J. Sci. 1887. V. 34. P. 187–199.
- Williams M., Siveter D.J., Popov L.E. et al.* Biogeography and affinities of the bradoriid arthropods: Cosmopolitan microbenthos of the Cambrian seas // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2007. V. 248. № 1–2. P. 202–238.
- Williams M., Vandenbroucke T.R.A., Perrier V. et al.* A link in the chain of the Cambrian zooplankton: bradoriid arthropods invade the water column // Geol. Mag. 2015. V. 152. № 5. P. 923–934.
- Yamada Sh.* Ultrastructure of the carapace margin in the Ostracoda (Arthropoda: Crustacea) // Hydrobiologia. 2007. V. 585. P. 201–211.
- Yamada Sh., Keyser D.* Cuticle formation of the adductor muscle attachment in a podocopid ostracod, as an example of a calcified arthropod // Paleontol. Res. 2009. V. 13. № 2. P. 103–118.
- Zhang X.G.* Phosphatized bradoriids (Arthropoda) from the Cambrian of China // Palaeontogr. Abt. A. 2007. Bd 281. Lfg. 4–6. P. 93–173.

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–3. *Sinskolutella ordinata* (Melnikova, 1983): 1 – экз. ПИН, № 4349/571, две створки на поверхности породы: 1а – общий вид, 1б – увеличенный фрагмент створки с мускульным пятном; 2 – экз. ПИН, № 4349/595, LV сбоку: 2а – общий вид, 2б – увеличенный фрагмент створки с мускульным пятном; 3 – экз. ПИН, № 4349/572, LV неполной сохранности сбоку: 3а – общий вид, 3б, 3в – увеличенный фрагмент створки с мускульным пятном с разным увеличением; Республика Саха (Якутия), Сибирская платформа, местонахождение “Синское”, среднее течение р. Лена, правый берег, в 2.5 км от устья ручьев Ачкагый-Туойдах и Улахан-Туойдах; нижний кембрий, ботомский ярус, синская свита, зона *gurarii*. Обозначения: LV – левая створка, ms – след прикрепления мускула-аддуктора.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1–3. *Sinskolutella ordinata* (Melnikova, 1983): 1 – экз. ПИН, № 4349/573, две створки, частично погруженные в породу; 2 – экз. ПИН, № 4349/574, LV сбоку; 3 – экз. ПИН, № 4349/577, фрагмент LV сбоку: 3а – общий вид, 3б – увеличенный фрагмент створки с мускульным пятном; Республика Саха (Якутия), Сибирская платформа, местонахождение “Синское”, среднее течение р. Лена, правый берег, в 2.5 км от устья ручьев Ачкагый-Туойдах и Улахан-Туойдах; нижний кембрий, ботомский ярус, синская свита, зона *gurarii*. Обозначения: LV – левая створка, ms – след прикрепления мускула-аддуктора.

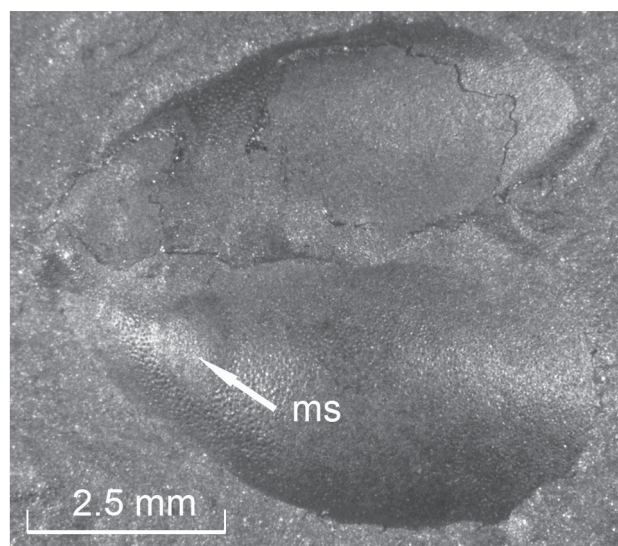
Adductor Scar on the Shells of the Early Cambrian Species *Sinskolutella ordinata* (Melnikova, 1983) (Bradoriida, Crustacea)

L. M. Melnikova

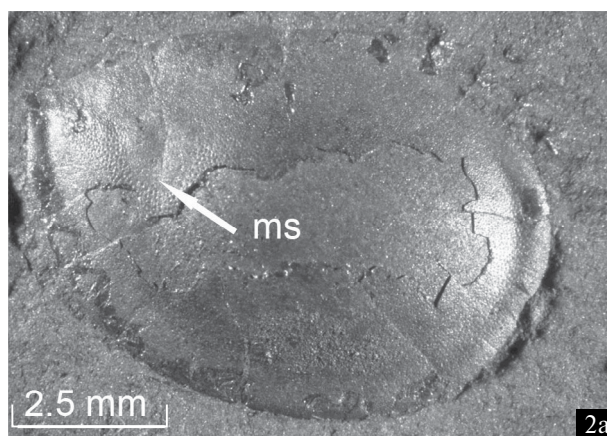
Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

In bradoriids *Sinskolutella ordinata* (Melnikova, 1983) from the unique Sinsk locality (Lower Cambrian of the Siberian Platform), a large round spot was found in the anterior half of the shell, identified as the adductor muscle scar. Additional characteristics of the pores on the valves of this species are described. Similarities in the outline, shell size, and development of a large muscle scar suggest that *sinskolutellas* are related to ostracods of the order Leperditicopida, known from the Ordovician and widely diversified during the Silurian and Devonian.

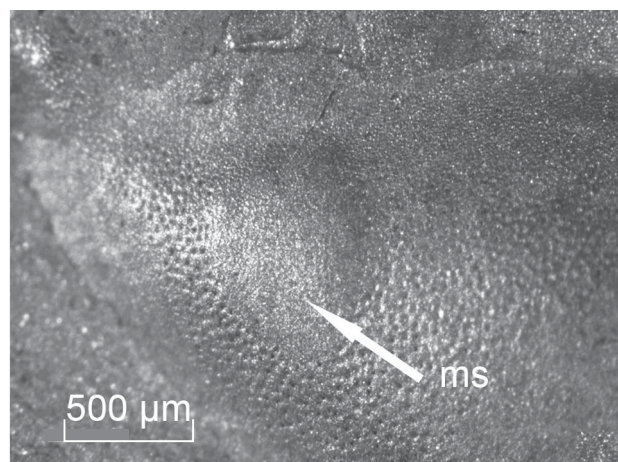
Keywords: bradoriids, *Sinskolutella ordinata*, adductor muscle, rimmed pores, Siberian Platform, Sinsk locality, Lower Cambrian, Botomian Stage, Sinsk Formation



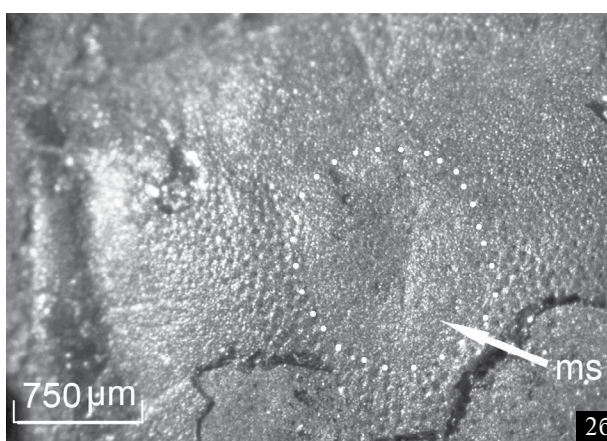
1a



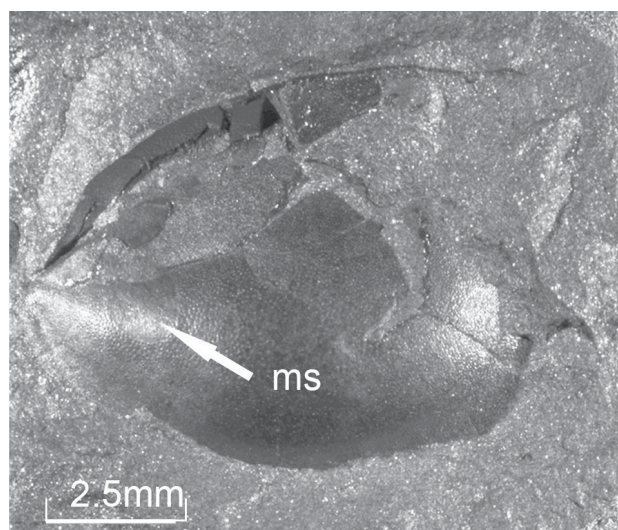
2a



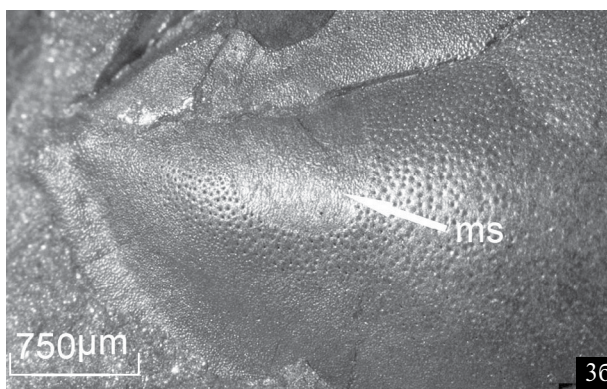
16



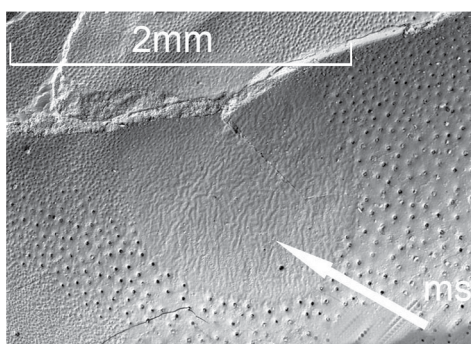
26



3a



36



3b

