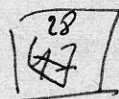


АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

Красилова, 1977



2

МОСКВА · 1977

УДК 564.1:551.732/733.1 (571.5)

И. Н. КРАСИЛОВА

ФОРДИЛЛИДЫ (BIVALVIA) ИЗ НИЖНЕГО ПАЛЕОЗОЯ СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Установлено строение замочного аппарата у древнейших двустворчатых моллюсков на основании изучения уникально сохранившегося замка фордилл из нижнего кембрия Сибирской платформы. Помимо раннекембрийского рода *Fordilla* к семейству *Fordillidae* отнесен род *Neofordilla* из верхнего ордовика Сибирской платформы, в связи с чем значительно уточнен и расширен диагноз этого семейства. Рассмотрено эволюционное изменение признаков в ряду *Fordilla* → *Neofordilla*. Описаны новый род *Neofordilla* и два новых вида — *F. sibirica* и *N. elegans*.

Древнейшие двустворчатые моллюски известны из нижнего кембрия Северной Америки, Западной Европы и Сибири. Они относятся к роду *Fordilla* Barrande, принадлежность которого к двустворкам была доказана лишь недавно и которому в настоящее время посвящен ряд работ (Pojeta, Runnegar and Kříž, 1973; Pojeta and Runnegar, 1974; Runnegar and Pojeta, 1974; Pojeta, 1975). Установление систематического положения рода *Fordilla* имеет длительную историю. В 1873 г. С. Форд впервые описал этот род из нижнего кембрия штата Нью-Йорк (США), но не привел его изображения и названия. Форд рассматривал описанные им формы как новый род двустворок неясного систематического положения. И. Барранд (Barrande, 1881) по материалам Форда выделил род *Fordilla* с единственным видом *F. troyensis* и привел изображения образцов из коллекции Форда, считая их пелециподами. История исследования *F. troyensis* подробно изложена Дж. Поджета с соавторами (Pojeta, Runnegar and Kříž, 1973). Они отметили, что после Барранда одни исследователи рассматривали эти формы как пелеципод, другие — как двустворчатых ракообразных. Никто из них не наблюдал деталей внутреннего строения фордилл.

Поджета и его соавторы (Pojeta, Runnegar and Kříž, 1973) изучили более 300 экземпляров *F. troyensis* из музеев Северной Америки, а также типовые образцы из Национального музея в Праге и на основании тщательного исследования мускулатуры и морфологии раковины доказали принадлежность этого вида к двустворчатым моллюскам. Они установили присутствие мускулов-аддукторов, связанных мантийной линией, подробно осветили устройство и функциональное значение уникальной мантийной мускулатуры, рассмотрели образ жизни и родственные связи фордилл, считая их инфаунными двустворчатыми моллюсками и предками *Heteroconchia* и *Isofilibranchia* (по систематике Pojeta, 1974).

В связи с доказательством систематической принадлежности нижнекембрийских фордилл к двустворчатым моллюскам было установлено, что время возникновения класса *Bivalvia* (540–570 млн. лет) близко к моменту появления скелетной фауны. По данным упомянутых исследователей, *F. troyensis* кроме нижнего кембрия штата Нью-Йорк известна из отложений этого же возраста Ньюфаундленда, Гренландии, возможно, Англии, Дании и Португалии. В пределах Советского Союза род *Fordilla* известен из верхов адабанского яруса Сибирской платформы (Розанов и др., 1969). *Fordilla* sp. отмечена этими исследователями совместно с обильными три-

лобитами, хиолитами, брахиоподами, остракодами в известняках средней подсвиты тюсерской свиты (нижнее течение р. Лены, пос. Чекуровка).

Настоящая статья написана по сибирским материалам из нижнего кембрия (сборы В. В. Миссаржевского) и верхнего ордовика (сборы Х. С. Розман). При обработке материала и написании статьи автор получил ценные советы от Л. А. Невеской, которой выражает глубокую благодарность. Автор искренне признателен Х. С. Розман и В. В. Миссаржевскому за предоставление коллекции фордилл. Фотоработы выполнены в Геологическом институте АН СССР. Оригиналы хранятся там же под № 3822.

Ценность сибирской нижекембрийской коллекции состоит в том, что все экземпляры фордилл в ней представляют собой ядра неразобщенных створок, на которых хорошо сохранился замочный край. В распоряжении предыдущих исследователей были только разрозненные правые и левые створки. Правда, в двух работах был приведен снимок единственной раковины с неразобщенными створками (Runnegar and Pojeta, 1974, рис. 5, E; Pojeta, 1975, табл. 4, фиг. 4), однако строение замка фордилл по-прежнему оставалось неизвестным. Было отмечено, что Fordilla не имеет передних и задних латеральных зубов; о присутствии или отсутствии кардинальных зубов сведений не было.

Сибирский материал подтвердил, что фордиллы не имеют латеральных зубов. Хорошо сохранившийся почти на всех экземплярах замочный край под макушкой сильно изогнут. Уникальный сибирский материал показывает, что замок фордилл относится к криптодонтному типу. У фордилл нет настоящих зубов, в обеих створках под макушкой имеется по зубовидному выступу, образованному изгибом замочного края.

У рода Fordilla кроме мускулов-аддукторов отмечается присутствие pedalных ретракторов и одной или двух пар маленьких умбональных (дорсоумбональных) мускулов (Pojeta, Runnegar and Križ, 1973). Необычный характер имеет мантийная мускулатура. Мантийная линия хорошо выражена, причем ее задняя, расширенная часть состоит из нескольких связок радиально, подобно ожерелью, расположенных мускулов (рис. 1, в). Сравнение сибирских форм с представителями *F. troyensis* показало, что сибирские фордиллы представляют новый вид, отличающийся формой и величиной аддукторов и спрямленным спинным краем. Сибирские фордиллы тоже обладают сравнительно широкой мантийной линией, состоящей из отдельных овальных мускулов, близко расположенных друг к другу (рис. 1, б). Кроме того, имеются хорошо развитые pedalные и несколько хуже выраженные умбональные мускулы. Радиальные мускулы выражены слабо.

В бассейне Подкаменной Тунгуски по рекам Нижняя Чунку и Черлечине в долборском горизонте верхнего ордовика среди многих других двустворок были найдены внутренние ядра двустворчатых моллюсков, обладающих необычной мускулатурой. На двух образцах лучшей сохранности видно, что эти формы помимо хорошо развитых передних и задних мускулов-аддукторов имеют несколько мускульных тяжей, отходящих от четко выраженной мантийной линии и радиально направленных к макушке. Кроме того, на самой макушке расположено несколько маленьких дорсоумбональных мускулов. Выше передних аддукторов имеются две пары маленьких pedalных мускулов (ретракторов). По общей форме раковины, а главное, по характеру мускулатуры эти ордовикские двустворки сходны с представителями раннекембрийского рода Fordilla. Основное отличие ордовикских форм заключается в значительно больших размерах раковины, которая достигает 22 мм, тогда как у *F. troyensis* она не превышает 4–5 мм. Кроме того, у ордовикских форм наблюдается пять-шесть дорсоумбональных мускулов, а не один-два, как у Fordilla. Несколько по-иному представлена и мантийная мускулатура. У фордилл задняя часть мантийной линии расширяется и от нее отходят несколько сближенных радиальных мускульных тяжей. Сибирские формы имеют незначительное расши-

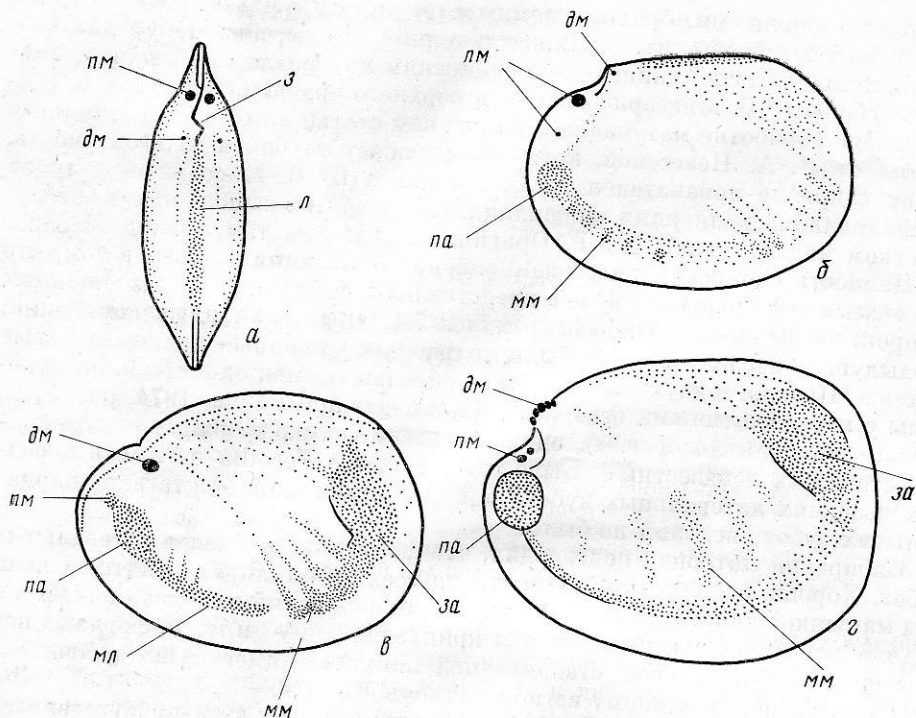


Рис. 1. Представители фордиллид: а, б — *Fordilla sibirica* sp. nov.: а — вид сверху, б — левая створка; в — *Fordilla troyensis* Barrande (по Pojeta, Runnegar and Kriz, 1973); г — *Neofordilla elegans* sp. nov. Обозначения: дм — дорсоумбональные мускулы, з — замок, за — задний аддуктор, л — лигамент, мп — мантийная линия, мм — мантийные мускулы, па — передний аддуктор, п.и — педальные мускулы

рение мантийной линии, а радиальные тяжи у них широко расставлены. Замочный край изогнут более резко, чем у фордилл. Этот изгиб образует один или два зубовидных выступа.

Целесообразно рассматривать сибирские формы как новый, близкий к *Fordilla*, род, для которого предлагается название *Neofordilla*. Роды *Fordilla* и *Neofordilla* несомненно генетически связаны друг с другом. Они имеют сходное строение мускулатуры, лигамента, близкую морфологию раковины и общий тип замка. Однако *Neofordilla* характеризуется более сложным строением. Эволюция фордиллид шла в направлении изменения следующих признаков. Неофордиллы имеют крупные размеры (до 22 мм), тогда как размеры фордилл не превышают 3–5 мм. Аддукторы неофордилл более четко обозначены; значительно увеличилось количество дорсоумбональных мускулов. Мантийная мускулатура уже не столь резко выражена, она приближается к обычной мантийной мускулатуре палеозойских двустворок. Радиальных мускулов стало меньше, мантийная линия в задней части раковины не расширяется так интенсивно, как у *F. troyensis*. Изгиб замочного края стал более резким, в сущности, вместо довольно плавного изгиба появился угловатый изгиб, напоминающий кардинальный зуб.

Необычная, сильно развитая и разнообразная мускулатура фордилл и неофордилл, в особенности присутствие дорсоумбональных и радиальных мантийных мускулов, а также криптодонтный тип замка, подтверждают целесообразность выделения семейства *Fordillidae* (Pojeta, 1975). Изучение сибирского материала позволяет значительно уточнить и расширить диагноз этого семейства. Дж. Поджета и Б. Раннегар (Pojeta and Runnegar, 1974; Pojeta, 1975) рассматривают *Fordilla* как предковый род для семейства *Cycloconchidae* (подкласс *Heteroconchia*) на основании сходства расширяющейся мантийной линии у *Fordilla* и *Cycloconcha*. Однако циклокон-

хи имеют хорошо выраженные субмаргинальные и субумбональные зубы (актинодонтный тип замка по Л. А. Невеской и др., 1971). У фордилл нет латеральных и кардинальных зубов, они обладают только изогнутым замочным краем, напоминающим замочный край представителей семейства *Anti-pleuridae* (криптодонтный тип замка по В. И. Бодылевскому и др., 1960). Сходство замочного края фордиллид и прекардиид (в частности, антиплеврид) едва ли вызвано родственными отношениями, так как фордиллиды обладают разнообразной и сильно развитой мускулатурой, тогда как у антиплеврид, как и у всего надсемейства *Graecardiacea*, мускулатура и мантийная линия развиты слабо. По типу замка фордиллид можно отнести к надотряду *Protobranchia Pelseneer, 1889* (по систематике Л. А. Невеской и др., 1971). По-видимому, фордиллы могут рассматриваться как предки палеотаксодонтов. Интересно отметить, что, по данным Поджета (Pojeta, 1975), все известные наиболее ранние ордовикские (тремадокские) двустворки принадлежат к палеотаксодонтам; гетероконхии (бабинкиды, редониды, циклоконхиды, лиродесматиды) возникли несколько позднее (в археге). Установление более точных родственных связей семейства *Fordillidae* с представителями надотряда *Protobranchia*, как и с другими двустворчатыми моллюсками, пока затруднительно.

Фордиллиды вели инфаузный образ жизни, о чем говорит сжатая с боков раковина, хорошо развитый передний конец и сильная мускулатура.

СЕМЕЙСТВО FORDILLIDAE РОЖЕТА, 1975

Диагноз. Раковина маленькая или средняя по размерам, равностворчатая, овальная, несколько расширяющаяся сзади. Передний аддуктор глубокий, задний более слабый и крупный. На макушке от одного до пяти-шести маленьких дорсоумбональных мускулов. Выше передних аддукторов расположены одна или две пары педальных ретракторов. От мантийной линии радиально к макушке протягивается несколько удлиненных мускулов. Замочный край изогнутый. Замок криптодонтный.

Состав. Два рода: *Fordilla Barrande, 1881* и *Neofordilla gen. nov.* из кембрия и ордовика Северной Америки, Западной Европы и Сибири.

Род *Fordilla Barrande, 1881*

Fordilla: Barrande, 1881, табл. 361; *Pojeta, Runnegar and Križ, 1973*, стр. 866; *Pojeta, 1975*, стр. 366.

Типовой вид — *F. troyensis Barrande, 1881*; нижний кембрий; США.

Диагноз. Раковина очень маленькая, округленно-овальная, неравносторонняя, несколько расширяющаяся сзади. Макушка маленькая, сдвинутая вперед. Передний аддуктор более четкий, меньше по размерам, чем задний. Близ переднего конца замочного края имеется хорошо развитый педальный мускул. На макушке один-два дорсоумбональных мускула. Мантийная линия широкая, состоящая из отдельных радиально направленных к макушке удлиненных мускулов. Замок криптодонтный; изогнутый замочный край под макушкой образует два отчетливых выступа.

Видовой состав. Два вида: *F. troyensis Barrande* из нижнего кембрия Северной Америки и Западной Европы и *F. sibirica sp. nov.* из атдабанского яруса Сибирской платформы.

Fordilla sibirica Krasilova, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1—7

Голотип — ГИН, № 3822/172, внутреннее полное ядро; Сибирская платформа, нижнее течение р. Лены, пос. Чекуровка; нижний кембрий, атдабанский ярус.

10. Описание (рис. 1, а, б). Раковина очень маленькая, до 2,5—3 мм длиной, округленно-овальная. Равномерно округленный передний край плавно переходит в слегка выпуклый брюшной, который также плавно сливается с равномерно очерченным задним краем. Спинной край спрямленный или слегка выпуклый. Раковина умеренно и равномерно выпуклая; наибольшая выпуклость расположена в ее средней части, несолько ближе к макушке. От макушки к нижнему заднему углу тянется очень слабо выраженное умбональное ребро. Макушки маленькие, незаметные, расположенные на расстоянии $\frac{1}{3}$ длины от переднего конца раковины. Передний аддуктор небольшой, круглый, расположенный близ переднего конца раковины, примерно на середине ее высоты. Задний аддуктор плохо сохранился; его характер не ясен. Мантийная линия переднего аддуктора, как бы подчеркнута широкой бороздкой. На некоторых образцах заметны отходящие от задней части мантийной линии очень слабые тяжи, направленные к макушке. Близ переднего конца замочного края расположен хорошо выраженный педальный мускул. Между ним и передним аддуктором имеется еще один педальный мускул, меньший по размеру. На некоторых экземплярах на макушке заметен маленький дорсоумбональный мускул. Связка протягивается вдоль замочного края от макушки до его заднего конца. Замочный край под макушкой делает двойной изгиб, сначала в сторону правой, а затем левой створки, образуя два небольших выступа.

Размеры в мм и отношения:

	Д	В	В/Д
Голотип № 3822/172	2,3	1,5	0,65

Сравнение. Отличается от *F. troyensis* круглой формой и меньшими размерами переднего аддуктора, спрямленным спинным краем и более широким передним концом. У сибирских форм нет столь резко выраженных радиальных мантийных мускулов, они лишь слегка заметны на отдельных образцах. Возможно, это зависит от сохранности материала. Кроме того, описываемые формы менее выпуклы и имеют меньшие размеры. Отношение толщины раковины к длине у *F. troyensis* — 0,6, у *F. sibirica* — 0,3.

Геологическое и географическое распространение. Нижний кембрий, атдабанский ярус, средняя подсвета тюсерской свиты; Сибирская платформа, нижнее течение р. Лены.

Материал. Около 20 полных ядер, найденных у пос. Чекуровка.

Род *Neofordilla* Krasilova, gen. nov.

Типовой вид — *N. elegans* sp. nov.; верхний ордовик; Сибирская платформа, р. Черлечине.

Диагноз. Раковина средних размеров, овальная, несколько расширяющаяся сзади. Передний аддуктор глубокий, задний более слабый и крупный. Выше передних аддукторов две пары маленьких педальных мускулов. На макушке до шести маленьких дорсоумбональных мускулов. От мантийной линии отходят несколько широко расставленных радиальных мускулов. Замск криптодонтный. Под макушкой один, возможно, два зубовидных выступа.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Отличается от рода *Fordilla* большими размерами, большим числом дорсоумбональных и педальных мускулов, более узкой мантийной линией и более резким изгибом замочного края.

Neofordilla elegans Krasilova, sp. nov.

Табл. II, фиг. 8—10

Название вида *elegans* лат.— изящный, красивый.

Голотип — ГИН, № 3822/45, внутреннее полное ядро; Сибирская платформа, р. Черлечине; верхний ордовик, среднедолборские слои, VI комплекс фауны (Розман, 1973).

Описание (рис. 1, з). Раковина небольшая, до 22 мм длиной, округленно-овальная, с более узким передним концом. Передний край, значительно вогнутый в верхней части, становится равномерно округленным в нижней части и плавно переходит в округленный брюшной край. Задний край очерчен равномерной дугой, замочный край слегка выпуклый. Раковина значительно и равномерно выпуклая. Наибольшая выпуклость расположена в передневерхней части, откуда она постепенно понижается к заднему и брюшному краям и более резко к переднему и замочному краям. Макушки маленькие, сдвинутые к переднему концу на расстояние $\frac{1}{3}$ длины раковины. Передний аддуктор круглый, крупный, резко обозначенный. Задний аддуктор овальный, более крупный и слабый, поддерживаемый слабым ребром, отходящим от макушки. Над передним мускульным отпечатком два маленьких педальных мускула. Мантийная линия простая, хорошо выраженная, слабо расширяющаяся сзади. От нее радиально к макушке, не достигая ее, отходят следы трех или четырех широко расставленных мускульных тяжей. На самой макушке заметно до пяти-шести отпечатков маленьких, почти сливающихся друг с другом следов дорсоумбональных мускулов, расположенных полукругом. Связка протягивается вдоль замочного края и, по-видимому, имеет наружный и внутренний слои. Замок криптондонтный. Замочный край изогнутый; под макушкой в сторону правой створки направлен зубовидный выступ. Возможно, в каждой из створок имеется по зубовидному выступу.

Размеры в мм и отношения:

	Д	В	В/Д	Выпуклость
Голотип № 3822/45	22	18	0,81	11
№ 3822/46	18	15	0,85	9

Замечания. От *F. troyensis* отличается прежде всего значительно большими размерами, круглой формой переднего аддуктора, более крупным и выше расположенным задним аддуктором, большим числом дорсоумбональных и педальных мускулов, незначительным расширением задней части мантийной линии и более широко расставленными радиальными мускульными тяжами; от *F. sibirica* — большими размерами, четким задним аддуктором, большим числом дорсоумбональных и педальных мускулов, более четкой радиальной мускулатурой; изгиб замочного края под макушкой у *N. elegans* более резкий, чем у *F. sibirica*.

Функция гипертрофированной мантийной мускулатуры у *Fordilla* и *Neofordilla* неясна. По данным Поджета с соавторами (Pojeta, Runnegar and Križ, 1973), радиальные мантийные мускулы могли действовать как сифональные ретракторы или вентральные аддукторы. Возможно, они служили для пульсации мантии и создания тока воды. Функция дорсоумбональных мускулов, расположенных в подмакушечной ямке, также не вполне ясна (Старобогатов, 1971). Они могли служить для прикрепления мягкого тела моллюска к раковине.

Геологическое и географическое распространение. Верхний ордовик, среднедолборские слои, VI комплекс фауны; Сибирская платформа.

Материал. 3 полных ядра и 1 ядро правой створки хорошей сохранности, найденные на реках Нижняя Чунку и Черлечине.

ЛИТЕРАТУРА

- Бодылевский В. И., Кипарисова Л. Д. и др.* 1960. Отряд Heterodonta. Разнозубые. В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски — панцирные, двустворчатые, лопатоногие. Изд-во АН СССР, стр. 102—133.
- Неевская Л. А., Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. и Эберзин А. Г.* 1971. Новые представления о системе двустворчатых моллюсков. Палеонтол. ж., № 2, стр. 3—20.
- Розанов А. Ю., Миссаржевский В. В., Волкова Н. А. и др.* 1969. Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия. Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. 206, стр. 1—380.
- Розман Х. С.* 1973. Комплексы мангазейско-долборской фауны ордовика Сибирской платформы. Изв. АН СССР. Сер. геол., № 3, стр. 109—115.
- Старобогатов Я. И.* 1971. К вопросу о систематическом положении ордовикского двустворчатого моллюска *Babinka*. Палеонтол. ж., № 3, стр. 112—115.
- Barrande J.* 1881. Systeme Silurien du centre de la Boheme, vol. 6. Acephales.
- Pojeta J.* 1971. Review of Ordovician pelecypods. Geol. Surv. Prof. Pap., № 695, p. 1—41.
- Pojeta J.* 1975. *Fordilla troyensis* Barrande and early pelecypod phylogeny. Bull. Amer. Paleontol., vol. 67, № 287, p. 363—384.
- Pojeta J. and Runnegar B.* 1974. *Fordilla troyensis* and the early history of pelecypod mollusks. Amer. Sci., vol. 62, № 6, p. 706—711.
- Pojeta J., Runnegar B. and Križ J.* 1973. *Fordilla troyensis* Barrande: the oldest known pelecypod. Science, vol. 180, № 4088, p. 866—868.
- Runnegar B. and Pojeta J.* 1974. Molluscan phylogeny: the paleontological viewpoint. Science, vol. 186, № 4161, p. 311—317.

Всесоюзный институт
научной и технической информации
Академии наук СССР
Москва

Статья поступила в редакцию
18 IX 1975

Объяснение к таблице II

Фиг. 1—7. *Fordilla sibirica* sp. nov. (×20); 1 — экз. № 3822/184, правая створка; 2 — экз. № 3822/168, правая створка; 3 — экз. № 3822/179, левая створка; 4 — экз. № 3822/171, левая створка; 5 — экз. № 3822/188, вид сверху; 6 — голотип № 3822/172, вид сверху; 7 — экз. № 3822/181, вид сверху; все образцы происходят из одного местонахождения у пос. Чекуровка; адабанский ярус, средняя подевита тюсерской свиты.

Фиг. 8—10. *Neofordilla elegans* sp. nov.; 8 — экз. № 3822/46, ядро: 8а — правая створка (×2), 8б — вид сверху (×2). 8в, г — левая створка (8в — ×2, 8г — ×1); р. Черлечине; верхний ордовик, среднедолборские слои, VI комплекс фауны; 9 — голотип № 3822/45, ядро; 9а — правая створка (×2), 9б, в — вид сверху (9б — ×2, 9в — ×4,5), 9г — левая створка (×2); местонахождение и возраст те же; 10 — экз. № 3822/84, ядро, левая створка (×1); р. Нижняя Чунку; верхний ордовик, среднедолборские слои, VI комплекс фауны.

