

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. А.А. БОРИСЯКА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

Дантес Ольга Витальевна

ОРГАНОСТЕННЫЕ ЗООПРОБЛЕМАТИКИ ТОММОТСКОГО ЯРУСА
СЕВЕРА СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Специальность 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание учетной степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель

Гражданкин Дмитрий Владимирович

д. г.-м. н., проф. РАН

Москва, 2026

Оглавление

Введение	4
1. История изучения линияющих беспозвоночных	10
2. Стратиграфическое положение изученных комплексов микрофоссилий	18
2.1. Оленекское поднятие	18
2.2. Мунское поднятие	25
3. Материалы и методы	26
3.1. Методика извлечения микрофоссилий	26
3.2. Современный сравнительный материал	28
3.3. Тафономические эксперименты	29
3.4. Статистические методы анализа	30
3.5. Спектроскопия комбинационного рассеяния света (КР-спектроскопия)	35
4. Систематическое описание	38
4.1. Priapulida	38
<i>Baltiscalida njorda</i> Slater et al., 2017	39
<i>Baltiscalida spinuconum</i> (Zhang in Gravestock et al., 2001)	42
<i>Ottoia prolifica</i> Smith et al., 2015	43
4.2. Kinorhyncha	45
<i>Eokinorhynchus</i> sp.	46
4.3. Loricifera	49
<i>Eolorica</i> sp.	50
4.4. Lobopodia (фрагмент шипа <i>Hallucigenia</i>)	52
4.5. Arthropoda (фрагмент гнатобазы)	54
4.6. <i>Ceratophyton</i>	56
<i>Ceratophyton vernicosum</i> Kirjanov in Volkova, 1979	58
<i>Ceratophyton groetlingboensis</i> Hagenfeldt, 1989	61
<i>Ceratophyton circufuntum</i> Zhang в Gravestock et al. 2001	63
<i>Ceratophyton</i> sp.	65
4.7. Chaetognatha	67
<i>Protohertzina compressa</i> Slater, Harvey et Butterfield, 2018	68
4.8. <i>Spicaticampaniformis</i>	71
<i>Spicaticampaniformis aliquolumus</i> Zhang in Gravestock et al., 2001	72
<i>Spicaticampaniformis opimolumus</i> Zhang in Gravestock et al., 2001	73
5. Результаты тафономических экспериментов	76
6. Анализ комплексов органостенных остатков линияющих раннего кембрия	79
7. Эволюционное значение описанных SCFs	86
7.1. Scalidophora (Priapulida, Kinorhyncha, Loricifera)	86

7.2.	<i>Ceratophyton</i>	93
7.3.	Chaetognathifera (Chaetognatha, Gnathifera)	96
7.4.	Panarthropoda	101
8.	Результаты КР-спектроскопии.....	104
8.1.	Конусовидные микрофоссилии без внутренней структуры.....	105
8.2.	Фрагмент гнатобазы и пористый шип	116
9.	Результаты геометрической морфометрии.....	119
9.1	Конусовидные микрофоссилии.....	119
9.2.	Колоколообразные микрофоссилии	125
10.	Некоторые палеоэкологические аспекты изученных комплексов микрофоссилий	129
	Основные результаты	133
	Таблицы и объяснения к ним.....	135
	Список литературы	146

Введение

Актуальность темы исследования. Кембрийскому взрыву биоразнообразия было посвящено большое количество исследований, так как это один из переломных моментов в истории эволюции биосферы (Розанов, 1986; Erwin et al., 2011; Cabej, 2019; Mángano, Buatois, 2021; McMenamin, 2023). Начало кембрийского периода характеризуется массовым появлением мелких скелетных организмов, которые сохраняются в виде мелкораковинной фауны (small shelly fossils, SSFs) (Розанов и др., 1969; Parkhaev, Demidenko, 2010; Budd, Jackson, 2016; Kouchinsky et al., 2017, 2022; McMenamin, 2023) или в виде специфических органостенных ископаемых (Slater et al., 2017, 2018; Slater, Bohlin, 2022; Golubkova et al., 2022). Органостенные микрофоссилии (small carbonaceous fossils, SCFs) могут быть представлены акритархами, остатками водорослей, животных или сложно идентифицируемыми фрагментами. Одни из наиболее типичных животных представителей SCFs – линияющие беспозвоночные Ecdysozoa (скалидофоры, нематоиды и панартроподы), поскольку кутикула, покрывающая их тело, имеет плотную и прочную хитиновую структуру (трехслойное строение) и хорошо сохраняется в палеонтологической летописи (Giribet, Edgecombe, 2020).

Согласно молекулярным данным, Ecdysozoa появились в среднем эдиакарии, а в раннем кембрии уже произошло разделение их основных стволовых групп (Edgecombe, 2020; Howard et al., 2022). На данный момент наибольшее число видов многоклеточных животных на Земле представлено насекомыми, которые относятся к линияющим беспозвоночным (Werner, Jürgen, 2025). В раннем кембрии линияющие представлены большим количеством форм, при этом точное таксономическое определение может быть затруднительно. Часто при описании таких остатков в качестве таксономической категории используется Ecdysozoa без указания подчиненных таксонов более низкого ранга (Mussini, Butterfield, 2025a), Scalidophora (Liu et al., 2014, 2019, 2022), или же *incertae sedis*. Новые типы и классы линияющих все еще в процессе изучения (Mussini, Butterfield, 2025a) или переописания (Vannier, 2024), однако общие особенности эволюции этой группы уже описаны (Harvey et al., 2010; Zhuravlev et al., 2011; Giribet, Edgecombe, 2017; Ortega-Hernández et al., 2019; Wang et al., 2024). Описание линияющих беспозвоночных усложняется также тем, что в момент формирования новой группы морфологическая пластичность была больше, чем в последующее время и поэтому соотнесение с современными аналогами может быть затруднительно (Мамкаев, 1968; Budd, Jackson, 2016).

В мире существует ограниченное число лагерштеттов или тафономических «окон», которые позволяют заглянуть в ранний кембрий и проследить становление Ecdysozoa. В

таких лагерштеттах можно наблюдать большое разнообразие животных (Walcott, 1910, 1911, 1931) или уникальных организмов, которые не сохраняются в обычных условиях (Harvey, Butterfield, 2017; Mussini et al., 2025b). Линяющие беспозвоночные в органостенной сохранности начинают достаточно часто встречаться с атдабанского и ботомского ярусов и их возрастных аналогов, более ранние комплексы редки (Slater, Bohlin, 2022). В чускунском лагерштетте томмотского возраста, который находится на севере Сибирской платформы (Оленекское поднятие), представлено несколько групп линяющих беспозвоночных, которые можно назвать одними из первых органостенных остатков Ecdysozoa. Второй комплекс органостенных остатков из маныкайской свиты Мунского поднятия также включает большое количество остатков линяющих, и является примерно одновозрастным с чускунским комплексом.

На Оленекском поднятии из линяющих ранее были описаны трилобиты (Kouchinsky et al., 2022), но другие остатки Ecdysozoa изучены в меньшей степени. Единичные микрофоссилии линяющих, представленные органостенными остатками, были описаны в кратком виде без подробной характеристики (Grazhdankin et al., 2020b). Описание новых органостенных микрофоссилий с Оленекского и Мунского поднятий, относящихся к линяющим беспозвоночным, дополняет общую картину по появлению и распространению линяющих в раннем кембрии. Таксономическое определение SCFs также позволяет подтвердить ранее проведенные молекулярные исследования, посвященные времени диверсификации линяющих беспозвоночных в частности, и животных (Metazoa) в целом (Howard et al., 2022).

В раннем кембрии произошли три важных события, которые повлияли на эволюцию всей биосферы Земли: 1) агрономическая революция (смена стратифицированных субстратов, покрытых плотной микробальной пленкой, на более смешанный субстрат); 2) революция субстрата (увеличение степени и глубины биотурбации и перемешивания субстрата) и 3) «информационная революция» (развитие сложной нервной системы для анализа сигналов из внешнего мира) (Mángano, Buatois, 2017; Hsieh et al., 2022; Chipman, 2026). Другие два значимых события, которые произошли на границе докембрия – кембрия: – появление биоминеральных скелетов и хищников (Budd, Jackson, 2016). Линяющие беспозвоночные принимали непосредственное участие во всех этих этапах, их эволюция была связана с изменением среды, и они составляли основную массу хищников. В то же время они сами являлись акторами и регулировали процессы изменения среды (Mángano, Buatois, 2014, 2017).

Цели и задачи.

Основной целью исследования является выявление разнообразия древнейших комплексов сложных органостенных микрофоссилий в отложениях томмотского яруса нижнего кембрия Оленекского и Мунского поднятий Сибирской платформы. Данная цель подразумевает морфологическое и таксономическое описание SCFs, а также сравнение изученных ископаемых с уже описанными комплексами. Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

- 1) Определение вариативности родов *Ceratophyton*, *Corollasphaeridium*, *Spicaticampaniformis* с помощью морфометрических методов для их корректного таксономического определения.
- 2) Определение закономерностей в распределении типов керогенов в органостенных микрофоссилиях с помощью КР-спектроскопии для проведения морфофункционального анализа.
- 3) Определение керогенов у рецентных беспозвоночных после тафономических экспериментов для установления соответствия распределения керогенов у кембрийских аналогов.
- 4) Реконструкция отдельных аспектов палеоэкологии изученной фауны.
- 5) Монографическое описание нижнекембрийских органостенных остатков.

Научная новизна.

1) Установлено видовое разнообразие комплексов органостенных микрофоссилий из чускунской и манькайской свит томмотского яруса. Это наиболее древние комплексы SCF, включающие несколько групп линияющих беспозвоночных, в том числе всех представителей скалидофор (приапулиды, киноринхи, лорициферы).

2) Применены новые методы исследования для кембрийских органостенных микрофоссилий – морфометрических анализ для построения морфопространства для конусовидных и колоколообразных форм. Данный метод позволил разделить ранее смешанный таксон *Protohertzina* на два таксона – *Protohertzina* и *Ceratophyton*. Использование спектроскопии комбинационного рассеяния света показало, что распределение органики отличается у разных видов. В рамках чускунского комплекса проведена ревизия рода *Ceratophyton*, описан новый род *Spicaticampaniformis*, уточнен диагноз рода *Corollasphaeridium*. В рамках манькайского комплекса описаны сложные палеоэкологические взаимодействия (установлено наличие хищников и возможных паразитов).

3) Полученные данные по стратиграфическому и географическому распространению изученных таксонов органостенных микрофоссилий дополняют эволюционную картину линияющих беспозвоночных. Построены эволюционные схемы линияющих беспозвоночных, подтверждающие молекулярные исследования и развитие группы в венде. Проведено сравнение органостенных комплексов фауны на границе докембрия–кембрия. Показано разнообразие раннекембрийского сообщества линияющих беспозвоночных, которое включает представителей скалидофор и панартропод.

Теоретическая и практическая значимость работы.

Полученная информация о составе органостенных комплексов ископаемых раннего кембрия позволяет уточнить время появления и разделения групп линияющих беспозвоночных. Определение времени их дивергенции по палеонтологическим данным позволяет подтвердить построения, выполненные с помощью молекулярно-генетических методов анализа. Предложена новая система классификации конусовидных микрофоссилий, которая позволяет отличить шипы (в общем понимании – кутикулярные выросты) от щетинок хетогнат и, тем самым, реконструировать наличие разных групп. Реконструированы палеоэкологические особенности изученных форм и составлены возможные пищевые цепочки, которые позволяют оценить динамику развития биоценозов фанерозойского типа.

Показана невозможность использовать таксон *Corollashaeridium* для определения теплопроводных ранненордовикских провинций, как это было предложено ранее (Волкова, 1997).

Защищаемые положения:

1) Разнообразие органостенных микрофоссилий (small carbonaceous fossils, SCFs) из чускунской свиты кессюсинской серии Оленекского поднятия и манькайской свиты Серкиснской площади Мунского поднятия Сибирской платформы состоит из 10 родов, 13 видов, относящихся к 5 типам беспозвоночных.

2) Новая система признаков для диагностики видов рода *Ceratophyton* основана на морфотипах конусовидных микрофоссилий, характера их роста и состава керогенов.

3) Род *Corollasphaeridium* морфологически неоднороден. Виды, характеризующиеся наличием мелких конических шипов (более 10) и отсутствием центрального шипа выделены в новый род *Spicaticampaniformis*, который отличается по стратиграфическому и географическому распространению.

4) Морфофункциональная интерпретация оболочки рода *Spicaticampaniformis* аналогична морфологической изменчивости хоботков современных скребней (внутрикишечные паразиты).

Публикации и апробация работы.

По результатам исследования опубликованы 3 статьи в журналах из списка изданий, рекомендованных ВАК, а также 11 публикаций в сборниках материалов совещаний и тезисов докладов. Результаты диссертационной работы представлены на 10 научных конференциях: 18 и 19 Всероссийской научной школе молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2023, 2024), IV Международной конференции «Современные проблемы биологической эволюции» (Москва, 2022), годовое собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества (Москва, 2024), 64 Международной научной студенческой конференция (Новосибирск, 2022), LXIX, LXX и LXXI сессиях Палеонтологического общества (Санкт-Петербург, 2023, 2024, 2025), IX Российской конференции по проблемам геологии докембрия (Санкт-Петербург, 2025), International conference on early life and environments (Xi'an, China, 2025).

Личный вклад автора. В период с 2021 по 2025 г. автором диссертации был растворен, обработан и систематизирован материал по кембрийским органостенным микрофоссилиям с Оленекского и Мунского поднятий Сибирской платформы. Также автором были изучены сравнительные образцы рецентных линияющих беспозвоночных, хетогнат и аннелид. Все исследования, в том числе с использованием морфометрических и спектроскопических методов, были проведены лично автором под руководством д.г.-м.н. Д.В. Гражданкина (ИНГГ СО РАН) и к.г.-м.н. К.Е. Наговицина (ИНГГ СО РАН).

Объем и структура работы. Диссертационная работа состоит из введения, 10 глав, основных результатов, списка цитируемой литературы из 362 наименований, среди которых 327 на иностранных языках, 9 фототаблиц и объяснений к ним. Работа содержит 27 рисунков и 1 таблицу. Общий объем работы составляет 175 страниц, 135 страниц без фототаблиц и подписей к ним, без списка литературы.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю Д.В. Гражданкину и К.Е. Наговицину (ИНГГ СО РАН) за поддержку и помощь в исследовании, П.Ю. Пархаеву и А.Ю. Журавлеву (ПИН РАН) за консультации, помощь и

комментарии к работе. Автор также выражает искреннюю благодарность О.А. Орловой (МГУ) за поддержку и помощь в сборе рецензного материала, А.Ю. Корсакову (ИГМ СО РАН) за помощь с анализом КР-спектроскопии; В.В. Марусину (ИНГГ СО РАН) за подробное объяснение геологического строения Оленекского поднятия; Н.В. Быковой (ИНГГ СО РАН) за помощь в оформлении и консультации.

1. История изучения линяющих беспозвоночных

Линяющие беспозвоночные – Ecdysozoa – представляют группу беспозвоночных животных, у которых рост сопровождается линькой с полной сменой внешних кутикулярных покровов (Mandal, 2012; Ortega-Hernández et al., 2019). Эволюция данной группы, систематическое положение и ее состав долгое время были и остаются предметом дискуссий. Историю изучения линяющих беспозвоночных условно можно разделить на два этапа: сравнительно-анатомический и молекулярно-генетический. Вторым этапом изучения клады линяющих беспозвоночных начался после анализа 18S рРНК большинства беспозвоночных, когда впервые было введено понятие Ecdysozoa в 1997 г. (Aguinaldo et al., 1997). В рамках клады были объединены панартроподы (артроподы, онихофоры, тихоходки), нематоиды (нематоды и нематоморфы) и скалидофоры (приапулиды, киноринхи и позже лорициферы) (Aguinaldo et al., 1997). Независимо гипотеза экдисозой была подтверждена в исследованиях Aleshin et al. (1998).

Первый этап изучения линяющих беспозвоночных (сравнительно-анатомический) длился до 1997 г. Сегментация являлась одним из основных признаков и долгое время наиболее популярной была гипотеза артикулят (Articulata) (рис. 1 А). Группа артикулят реконструировалась как монофилетическая и объединяла панартропод и аннелид на основе сегментированного строения тела (Haeckel, 1866; Scholtz, 2002). Представители скалидофор рассматривались отдельно и входили сначала в сборную группу Vermes, а после ее расформирования – в группу Aschelminthes (первичнополостные черви) (рис. 1 Б). В рамках типа Aschelminthes были объединены нематоды, гастротрихии, коловратки, скребни, волосатики, приапулиды, киноринхи – те группы, которые не нашли свое место среди других типов (Wallace et al., 1996). Однако разделение артикулят и первичнополостных червей вызывало вопросы со стороны исследователей, так как в обе группы входили животные, которые росли с помощью линьки, и оставался вопрос, какой критерий наиболее важный: сегментация или наличие линьки (Giribet, Edgecombe, 2020).

В противовес группе первичнополостных червей, в 1980 году был выделен тип головохоботных червей (Cephalorhyncha), который включал приапулид, киноринх, нематоморф и позже лорицифер (рис. 1 Д) (Малахов, 1980; Малахов, Адрианов, 1995). Тип Cephalorhyncha характеризовался наличием хоботного и туловищного отделов, единством строения нервной системы и наличием окологлоточного нервного кольца в вворачивающемся хоботном отделе (Малахов, Адрианов, 1995). Данное объединение получило признание большинства исследователей до момента анализа молекулярно-генетических данных (Nielsen, 2012). Другой вариант объединения заключался в выделении группы Cycloneuralia, которая включала нематоид (нематоды + нематоморфы)

и скалидофор (приапулиды + киноринхи + лорициферы). Представители Cycloneuralia были объединены следующими морфологическими признаками: наличие рта, расположенного на переднем конце тела, цилиндрическая глотка, и окологлоточный мозг в виде кольца (Ahlrichs, 1995). В качестве апоморфных признаков скалидофор были предложены кольца скалид на интроверте, наличие специализированных чувствительных выростов (flosculi) и два кольца ретракторов интроверта, прикрепленных через окологлоточное кольцо (Nielsen, 2012).

После секвенирования 18S рРНК и введения понятия Ecdysozoa, начался новый этап изучения линияющих. Новая предложенная группа линияющих беспозвоночных включала панартропод, нематоид и скалидофор. Однако такое разделение противоречило выделению группы артикулят, объединенных сегментацией. Существовало две точки зрения относительно разделения первичноротых животных: спиралии + головохоботные и лофотрохозои + экдисозои. Два варианта представляли собой конфликт между трактовками группы артикулят и линияющих. В качестве возможного решения было предложено считать группу экдисозой сестринской для аннелид и включать в артикулят (рис. 1 В) (Nielsen, 2003; Shcherbakov, 2025). В такой интерпретации, нематоды и приапулиды утратили сегментацию, а у киноринх она сохранилась частично (Nielsen, 2003). Сильно позже было показано, что сегментация у киноринх появилась независимо от других типов животных и является апоморфным, а не плезиоморфным признаком (Herranz et al., 2021a; Herranz et al., 2021b).

Также существовала гипотеза, согласно которой хетогнат относили к группе линияющих (Ecdysozoa) (Zrzavý et al., 1998; Paps et al., 2009). Данная гипотеза была основана только на молекулярно-генетических данных и не подтвердилась в дальнейшем. Хетогнаты одно время были выделены в собственный тип Chaetognatha (Margulis, Chapman, 2009; Dunn et al., 2014), а позже было показано их родство с группами гнатостимулид, микрогнатазой и ротифер (Fröbius, Funch, 2017). На данный момент по молекулярно-генетическим и палеонтологическим данным хетогнаты входят в кладу Chaetognathifera (Marletaz et al., 2019; Bekkouche, Gąsiorowski, 2022; Vinther et al., 2025).

После начала использования филогенетических анализов для установления связей между группами была предложена гипотеза целомат – Coelomata, согласно которой артроподы могут иметь родство с хордовыми (рис. 1 Е) (Wolf et al., 2004; Rogozin et al., 2007). Данная гипотеза демонстрировала, что имеющиеся на тот момент данные по редким изменениям в геноме не могут с точностью определить достоверность объединения групп Ecdysozoa или Coelomata на основе молекулярных данных. В последующее время гипотеза целомат не была подтверждена (Philippe et al., 2005; Dunn et

al., 2008; Hejnol et al., 2009), а новые данные по митохондриальному геному подтвердили объединение Ecdysozoa (панартроподы, нематоиды, скалидофоры) (Rota-Stabelli et al., 2010; Porova et al., 2016). Однако митохондриальные данные для групп нематоморф и лорицифер не представлены, при этом у лорицифер митохондрии отсутствуют в принципе (Fang, 2010; Neves et al., 2016). На данный момент объединение панартропод, нематоид и скалидофор в рамках группы линияющих беспозвоночных принимается большинством специалистов (рис. 1 Г) (Marletaz et al., 2019; Howard et al., 2022). Еще до молекулярно-генетических анализов, подтверждающих выделение клады линияющих, некоторые исследователи-морфологи указывали на объединение лорицифер и тихоходок (Kristensen, 1987). Также отмечалось сходство в организации кутикулы у тихоходок и нематод (Crowe et al., 1970).

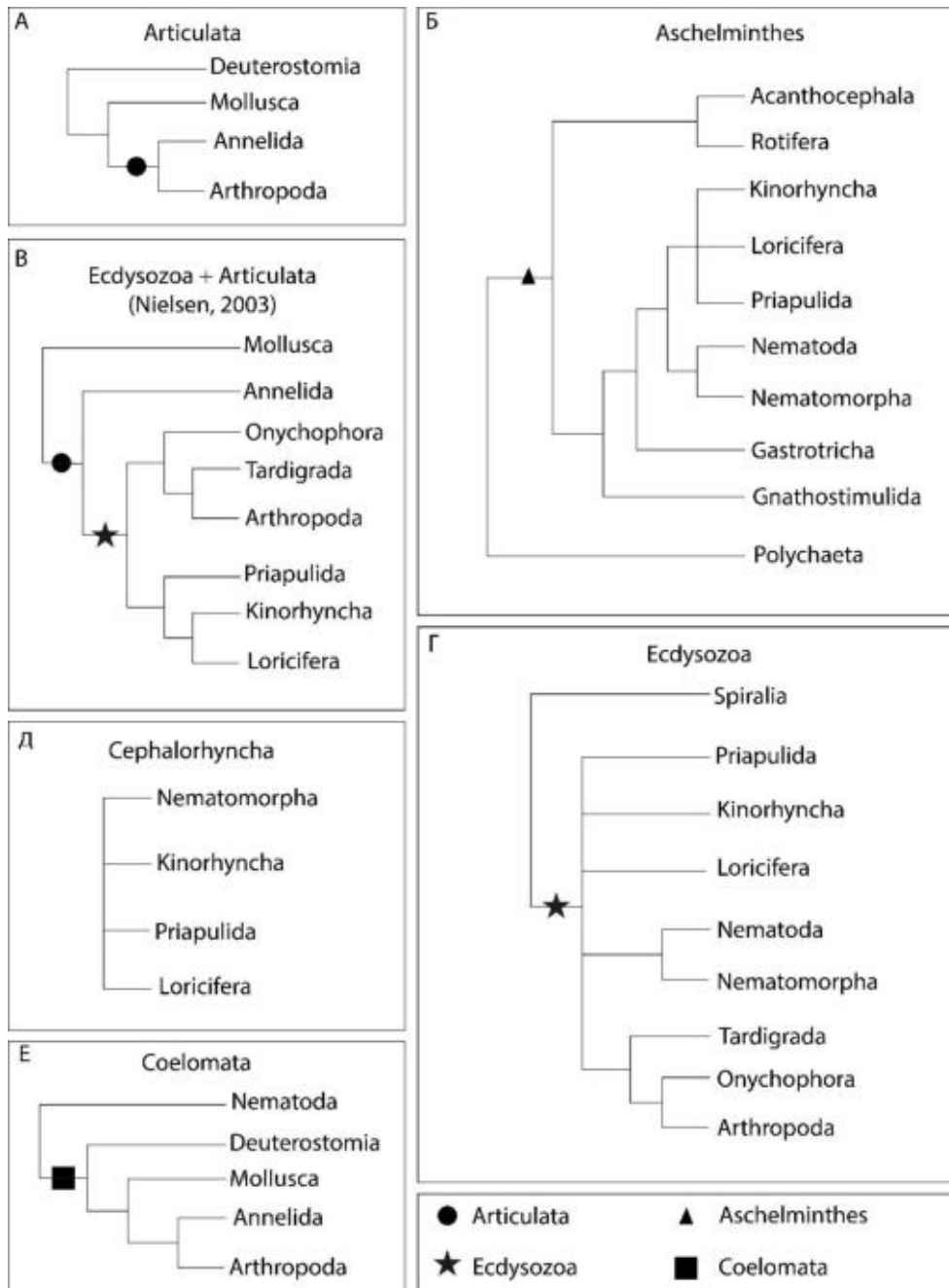


Рис. 1. Обобщенные филогенетические схемы, в которых рассматривается состав и положение клады Ecdysozoa. А – гипотеза артикулят; Б – гипотеза первичнополостных червей; В – гипотеза, объединяющая экдисозой и артикулят, по Nielsen (2003); Г – последние представления о составе клады экдисозой; Д – гипотеза цефалоринх; Е – гипотеза целомат.

В качестве апоморфных признаков клады Ecdysozoa были предложены: трехслойное строение кутикулы из α -хитина, формирование эпикутикулы из кончиков эпидермальных выростов, кольцообразное строение (annulation), линька с помощью экдистероидов и отсутствие локомоторных ресничек (Schmidt-Rhaesa et al., 1998). Синапоморфным признаком линяющих также предполагается терминальное расположение рта и ануса (Giribet, 2003; Ortega-Hernández et al., 2019). Однако некоторые исследования показали, что терминальное положение рта у современных приапулид имеет

вентральное происхождение, что может являться предковым вариантом строения для линяющих (Martín-Durán, Hejnol, 2015). У большинства кембрийских представителей линяющих рот имеет терминальное расположение, а кутикула имеет кольцообразное строение, однако при этом у современных представителей не проявляется один или оба признака. Еще один из часто используемых признаков линяющих – наличие α -хитина. Наличие α -хитина было достоверно показано для приапулид, панартропод, нематод, волосатиков, киноринх и лорицифер (Журавлев, 2014; Greven et al., 2016; Kaya et al., 2017).

Дискуссии относительно сестринских групп внутри клады Ecdysozoa все еще продолжаются, однако большинством исследователей признается выделение трех групп: Scalidophora, Nematoida, Panarthropoda (рис. 2 А) (Nielsen, 2012; Piper, 2013; Dunn et al., 2014; Giribet, Edgecombe, 2017). Данные группы выделяются в основном на основе морфологических признаков, однако молекулярно-генетические исследования не поддерживают данное разделение (подробнее см. в гл. 7.1). Есть гипотеза, согласно которой скалидофоры и нематоиды формируют кладу Cycloneuralia, однако противоположная точка зрения – Cycloneuralia является градой (включает в себя кладу) и нематоиды являются сестринской группой по отношению к панартроподам. Данное положение пока не разрешено (Nielsen, 2012; Giribet, Edgecombe, 2020), однако, возможно, такая группировка объясняется притяжением быстро эволюционирующих нематод и тихоходок (Edgecombe, 2020).

Молекулярно-генетические исследования, в которых исключены лорициферы, часто показывают скалидофор как сестринскую группу по отношению к нематоидам и панартроподам (Campbell et al., 2011; Pisani et al., 2013; Rota-Stabelli et al., 2013). Другой вариант группировки линяющих – интерпретация приапулид как сестринской группы по отношению ко всем остальным представителям экдисозой (рис. 2 Б) (Hejnol et al., 2009; Laumer et al., 2019). Такие построения соотносятся с интерпретацией приапулид как наиболее близких современных представителей к предковой группе линяющих (Webster et al., 2006). Еще один вариант филогенетических отношений внутри линяющих – интерпретация лорицифер в качестве сестринской группы нематоморф, не связанной с приапулидами и киноринхами (Sørensen, Pardos, 2008). Третий вариант – интерпретация лорицифер как сестринской группы нематод и панартропод, не связанной с приапулидами и киноринхами (Yamasaki et al., 2015).

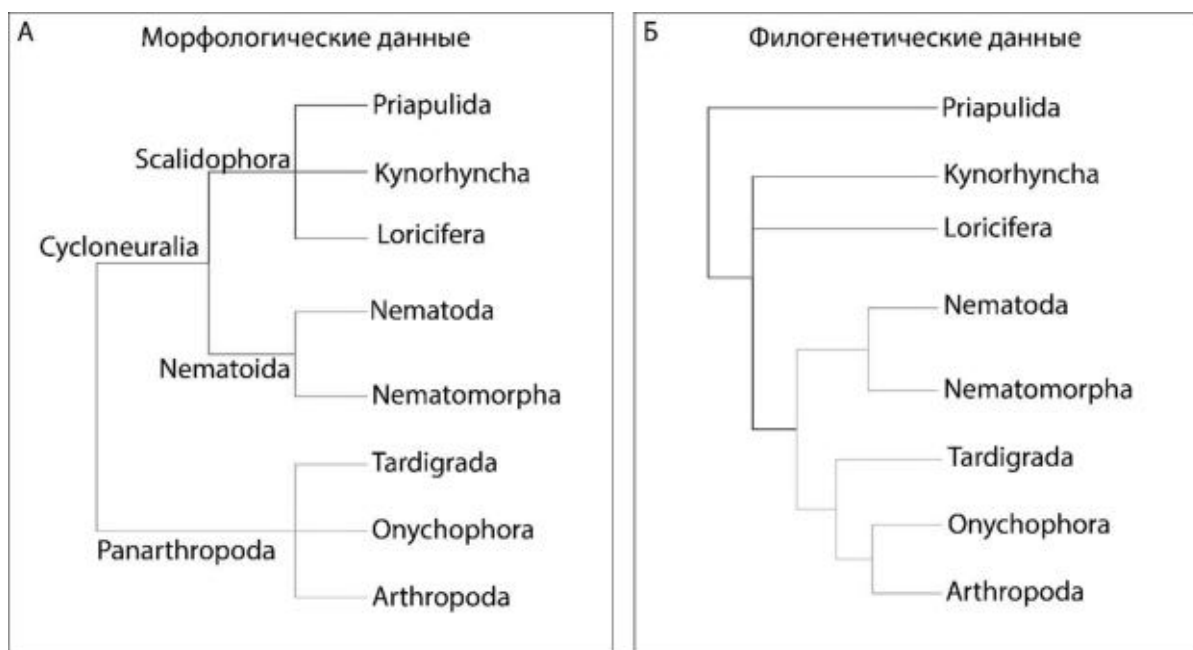


Рис. 2. Отношения внутри линияющих беспозвоночных на основе морфологических (А) и филогенетических (Б) данных. Рисунок по G.D. Edgescombe (2020).

Помимо неясного положения лорицифер (согласно молекулярно-генетическим исследованиям), неясным также остается положение тихоходок. По морфологическим данным тихоходки часто помещаются в группу панартропод, но при этом по молекулярно-генетическим анализам они относятся к нематоидам (Lartillot, Philippe, 2008; Telford et al., 2008).

Палеонтологическая летопись линияющих беспозвоночных представлена достаточно большим количеством остатков (рис. 3). Во-первых, наличие кутикулы, устойчивой к быстрому разложению, позволяет сохраняться остаткам после захоронения. Во-вторых, смена кутикулы во время линьки также позволяет сохраняться личинным чехлам. Количество линек, которые могут сохраниться, значительно больше, чем количество самих животных, что способствует увеличению количества микрофоссилий линияющих (Giribet, Edgescombe, 2020). Помимо микрофоссилий, в палеонтологической летописи также представлены следы линияющих беспозвоночных (Kesidis et al., 2019; Turk et al., 2024; Hughes et al., 2024).

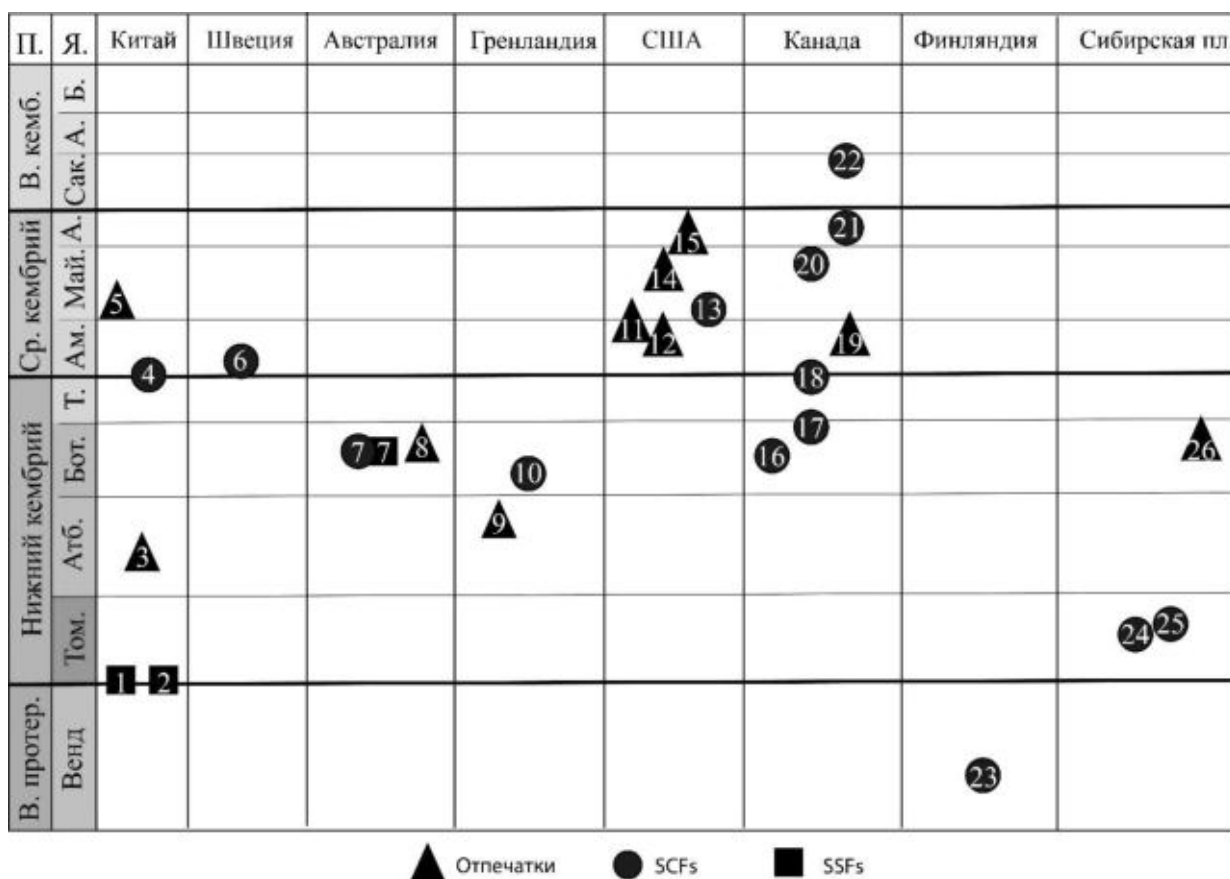


Рис. 3. Палеонтологическая летопись линияющих беспозвоночных в раннем и среднем кембрии. ● – все известные местонахождения с органостенными микрофоссилиями; ▲ – местонахождения с отпечатками; ■ – первые достоверные фосфатные остатки линияющих беспозвоночных. Обозначения: П. – период, я. – ярус, Том. – томмотский ярус, Атд. – атдабанский ярус, Бот. – ботомский ярус, Т. – тойонский ярус, Ам. – амгинский ярус, Май. – майский ярус, А. – аюсокканский ярус, Сак. – сакский ярус, А. – аксайский ярус, Б. – батырбайский ярус. Местонахождения: 1 – формация Куанчуанпу, секция Джандзягоу, провинция Шаньси, Китай (Shao et al., 2020); 2 – слои Синли, формация Денйин, секция Синли, провинция Сычуань, Китай (Zhang et al., 2015); 3 – Ченцян, провинция Юннань, Китай (Hou et al., 2017); 4 – формация Каили, провинция Гуиджоу, Китай (Harvey et al., 2012a); 5 – лагерьштетт Лили, формация Джангся, провинция Шаньдун, Китай (Sun et al., 2022); 6 – формация Филе-Хайдар, сланцевые пачки Виклау и Нер, Швеция (Slater et al., 2017); 7 – известняки Парара, п-ов Йорк, Австралия (Gravestock et al., 2001); 8 – сланцы Емубей, Австралия (Gaines et al., 2024); 9 – Сириус-Пассет, земля Пири, Гренландия (Harper et al., 2019); 10 – формация Буэн, Гренландия (Peel, Willman, 2018); 11 – горы Хаус, формация Уилер, США (Lerosey-Aubril, 2019); 12 – сланцы Спенс, формация Лангстон, США (Kimmig et al., 2019); 13 – формация Брайт-Энджел, Гранд Каньон, США (Mussini et al., 2025a); 14 – горы Хаус, формация Марджум, США (Lerosey-Aubril, 2019); 15 – горы Хаус, формация Уикс, США (Lerosey-Aubril, 2019); 16 – формация Махто, Канада (Butterfield, 2008); 17 – формация Маунт-Кларк, Канада (Harvey, Butterfield, 2022); 18 – формация Хесс-Ривер, Канада (Mussini, Butterfield, 2025a); 19 – сланцы Берджесс, формация Стефен, Канада (Conway Morris, Robison, 1988); 20 – формация Эрли, Канада (Butterfield, Harvey, 2012); 21 – формация Пика, Канада (Butterfield, Harvey, 2012); 22 – формация Дэдвуд, Канада (Harvey et al., 2012d); 23 – кратер Лаппаярви, скважина Вимпели-302, Финляндия (Slater, Willman, 2019); 24 – манькайская свита, Мунское поднятие, Сибирская платформа (Dantes et al., 2026); 25 – чускунская свита, Оленекское поднятие, Сибирская платформа (Dantes, Nagovitsin, 2026); 26 – синская свита, Сибирская платформа (Иванцов, 2005).

Идентификация и установление филогенетических отношений кембрийских линияющих беспозвоночных часто является затруднительным ввиду разных комбинаций

признаков (Wang et al., 2024; Vannier, 2024; Wang et al., 2025). Разделение циклонеуралий (Cycloneurallians: Scalidophora + Nematoida + Paleoscalicida) особенно проблематично, поскольку по единичным остаткам сложно устанавливать принадлежность к группе: представители палеоскалицид и скалидофор могут иметь схожие скалиды, но различную морфологию тела (Harvey et al., 2010). Ситуация усугубляется неясностью положения высоких таксономических единиц, например: являются ли циклонеуралии моно- или парафилетической группой по отношению к панартроподам; являются ли скалидофоры кладой или нет? Морфология интроверта может быть апоморфным признаком циклонеуралий или же плезиоморфным признаком экдисозой (Giribet, Edgecombe, 2020). Наличие ротового конуса с перекрывающимися пластинками и радиально расположенными скалидами описано для стволового представителя артропод *Pambdelurion* (Edgecombe, 2009; 2020). Такое строение ротового конуса интерпретируется как плезиоморфный признак для панартропод и циклонеуралий (Edgecombe, 2009). Наличие у лобоподы *Hallucigenia* радиально расположенных околоротовых пластинок и глоточных зубов, позволяет интерпретировать данный организм как стволового представителя онихофор (Smith, Ortega-Hernández, 2014) или как стволового представителя панартропод (Zhuravlev et al., 2011; Журавлев, 2014; Caron, Aria, 2017). Такое строение интерпретируется как аутопофорфный (специфичный) признак линияющих (Smith, Caron, 2015).

Конфликт между молекулярными и морфологическими данными представляет собой не столько проблему отношений групп между собой, сколько указание на предковую форму (Edgecombe, 2020). Исследование разных вариантов остатков линияющих беспозвоночных может помочь в решении данного вопроса. Например, исследование нервной системы в фосфотизированных остатках линияющих (Wang et al., 2025) можно использовать для реконструкции изменения нервной системы экдисозой. Для циклонеуралий характерно наличие нервного окологлоточного кольца, в то время как для панартропод характерно наличие дорсальных нервных ганглиев (Martín-Durán et al., 2016). Линияющие беспозвоночные, представленные в органостенной сохранности, часто сохраняются с наиболее мелкими деталями строения (Harvey, Butterfield, 2017; Mussini, Butterfield, 2025b; Mussini et al., 2025a), которые позволяют корректировать и уточнять молекулярные данные и реконструируемое время появления отдельных групп.

2. Стратиграфическое положение изученных комплексов микрофоссилий

Органостенный материал, представленный в данной работе, происходит из двух местонахождений: Оленекское поднятие кессюсинская серия чускунская свита и Мунское поднятие скважины Серкинской площади (S-VII-1, S-VIII-1) маныкайская свита (рис. 4).

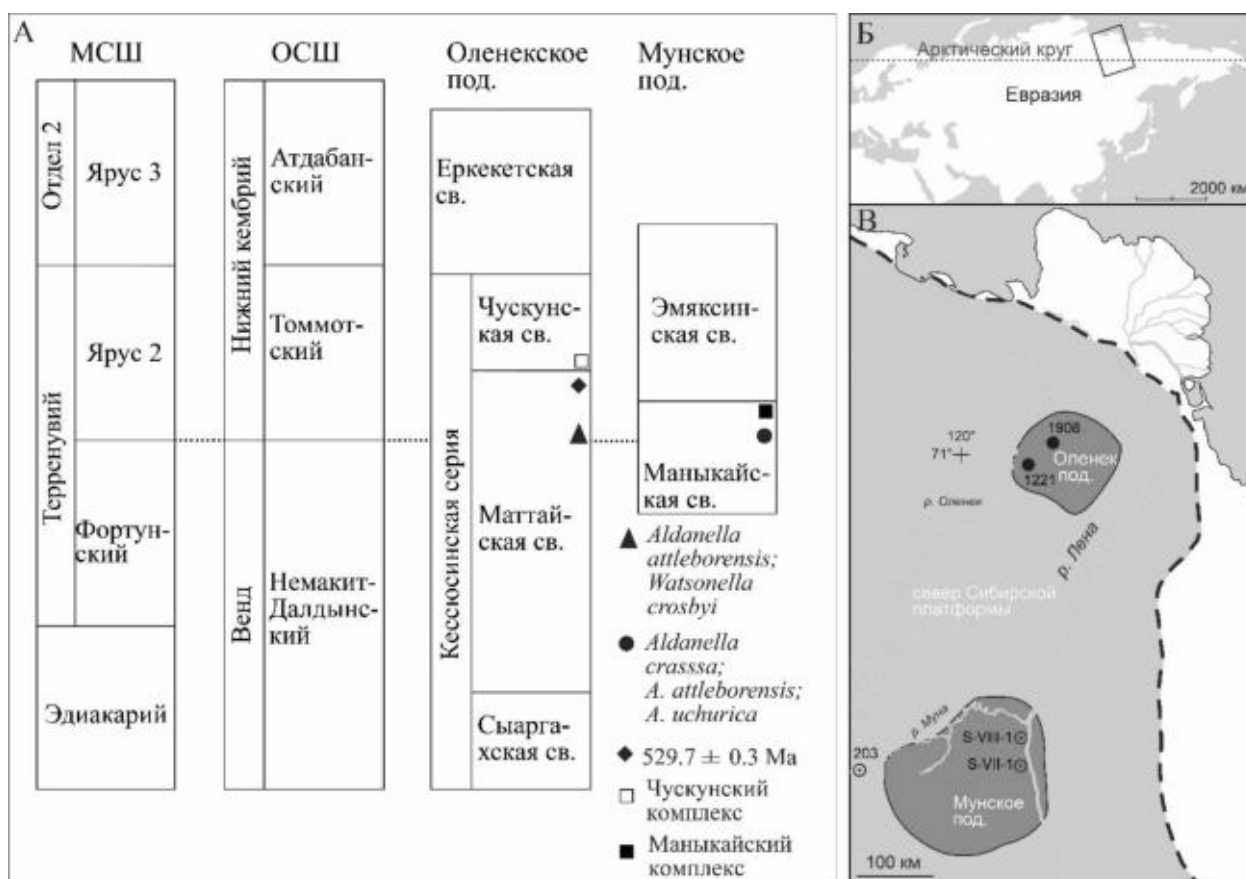


Рис. 4. Корреляция ярусных подразделений Международной стратиграфической шкалы (МСШ), Общей стратиграфической шкалы России (ОСШ) и местных лито-стратиграфических подразделений севера Сибирской платформы (Оленекское и Мунское поднятия) и расположение разрезов с изученными микрофоссилиями. Обозначения: ● – уровень первого появления *Aldanella crassa*, *A. attleborensis*, *A. uchurica* (Parkhaev, Karlova, 2011), ▲ – уровень первого появления *Aldanella attleborensis* и *Watsonella crosbyi* (Grazhdankin et al., 2020b), ◆ – датировка из вулканических туфов 529.7 ± 0.3 млн лет (Kaufman et al., 2012), □ – чускунский комплекс, ■ – маныкайский комплекс.

2.1. Оленекское поднятие

Оленекское поднятие находится на севере Сибирской платформы и располагается в пределах Юдомо-Оленекского структурно-фациального региона. Оленекское поднятие находится на северо-востоке Сибирской платформы и характеризуется распространением в раннем и среднем кембрии открыто-морских фаций (рис. 5) (Лучинина et al., 2013; Марусин, 2016; Grazhdankin et al., 2020a). В междуречье рр. Оленек и Хорбусуонка

вскрываются естественные обнажения, материалы из которых исследованы в данной работе. Образцы для исследования органостенного материала были отобраны с правого притока р. Оленек, р. Керсюке (Марусин, 2016).

Впервые кессюсинская свита была выделена на Оленекском поднятии в бассейнах рр. Хорбусуонка, Оленек, Солооли, Олдонгдо, Некю с предполагаемым нижнекембрийским возрастом, однако, также допускалось, что возраст мог быть докембрийским (Журавлев, Сороков, 1954). Позже, В.Я. Кабаньков (1956) предположил, что кессюсинская свита является основанием кембрия, что в дальнейшем было отражено в работах В.А. Комара (1966), Н.П. Мешковой и др. (1973), А.Х. Нолла с соавторами (1995). В 1975 г. (Гонина, 1975) для песчаников в основании кессюсинской свиты был установлен К-Аг возраст по глаукониту – 545 млн лет, который, как считалось, соответствует основанию кембрия (Красильщиков, Битерман, 1970). В 1983 году в Решениях Всесоюзного стратиграфического совещания по докембрию, палеозою и четвертичной системе Средней Сибири (1983) была опубликована стратиграфическая разбивка кессюсинской свиты на 5 пачек (I–V). Основание томмотского яруса при таком делении проводилось в основании 3 пачки свиты. Далее активно проходило изучение разрезов кессюсинской свиты вдоль р. Хорбусуонка (Карлова, Воданюк, 1985). В 1996 году в кессюсинской свите были выделены теригенные морские, карбонатные морские и вулканические фации (Pelechaty et al., 1996). В этом же году в работе В.В. Граусман и др. (1996) кессюсинская свита была разделена на 3 подсвиты, из которых две верхних подсвиты отнесли к нижнему кембрию. Б.Б. Шишкин и А.В. Исаев (1999) предположили, что кессюсинская свита имеет верхневендский возраст, а еркекетская свита является основанием кембрия. Значительно позже, в 2013 году кессюсинская свита была разделена на две подсвиты – «существенно терригенная» и «преимущественно карбонатная» (Сметанникова и др., 2013). В работах 2015 года ранг «кессюсинской свиты» был повышен до серии, в составе которой выделили следующие свиты – сыаргалахская, маттайская и чускунская (Nagovitsin et al., 2015; Марусин, 2016).

Обстановки осадконакопления впервые подробно были изучены В.В. Марусиным (рис. 5) (Марусин, 2016). Согласно данным исследованиям, кессюсинская серия включает несколько типов обстановок осадконакопления. Чускунский комплекс происходит из глубоководных обстановок.

Далее следует описание свит кессюсинской серии (снизу вверх).

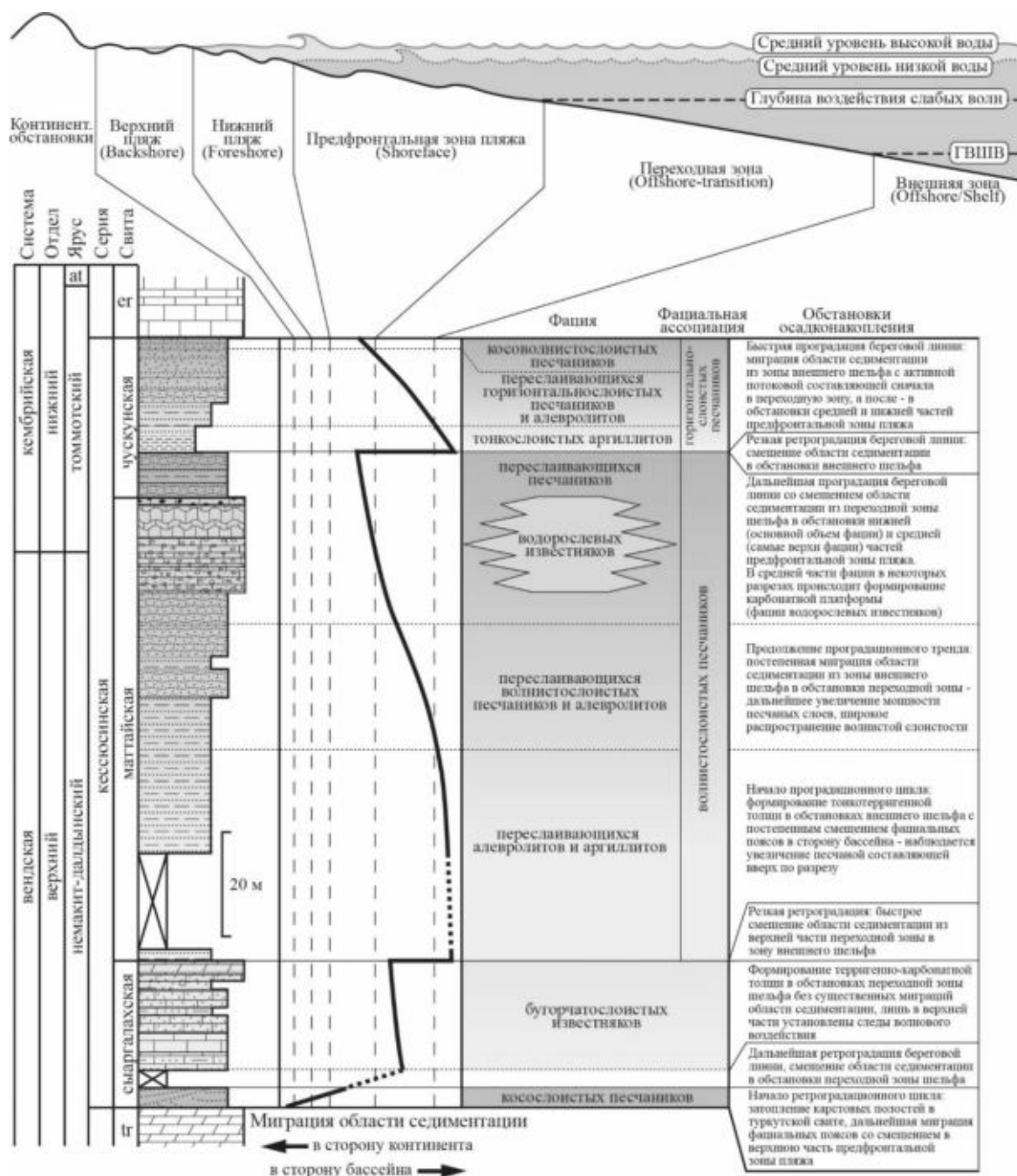


Рис. 5. Фашиальная структура и обстановки осадконакопления кессюсинской серии (Марусин, 2016).

Сыаргалахская свита

Этимология: названа по руч. Сыаргалах, правый приток р. Оленек.

Первописание: формализованное описание свиты приведено в работе Nagovitsin et al., 2015.

Стратотипическая местность: располагается в нижнем течении р. Оленек, между устьями рр. Чукуна и Сыаргалах. Стратотип включает разрезы 1005, 1006, 1007, которые расположены на левом берегу р. Оленек на расстоянии 0.6–1.0 км друг от друга ниже устья руч. Оччугуй-Керсюке.

Мощность свиты – 27 м.

Литология: Сыаргалахская свита представлена двумя хорошо различимыми циклитами. Нижняя часть представлена светло-серыми косослоистыми песчаниками, местами с включениями гравия и мелкой кальки (Марусин, 2016). Верхняя часть представлена переслаивающимися желтовато-серыми известковыми песчаниками и известняками с тонкой горизонтальной и бугорчатой слоистостью. Максимальная мощность свиты достигает 27 м (Nagovitsin, 2011; Nagovitsin et al., 2015; Марусин, 2016).

Взаимоотношение с нижележащими толщами: с резким несогласием залегает на туркутской свите хорбусуонской серии.

Маттайская свита

Этимология: названа по руч. Маттайя – левому притоку р. Хорбусуонка в ее среднем течении.

Первоописание: формализованное описание свиты приведено в работе Nagovitsin et al., 2015.

Стратотипическая местность: располагается на северо-западном склоне Оленекского поднятия от устья руч. Бороулах на юго-западе до устья руч. Маттайя на северо-востоке. Составной стратотипический разрез маттайской свиты состоит из обнажений 0934 и 0935, которые расположены на противоположных бортах долины р. Керсюке в верхнем течении (Nagovitsin et al., 2015; Марусин, 2016; Grazhdankin et al., 2020a).

Мощность свиты – 92 м.

Литология: подразделяется на три части. Нижняя часть свиты сложена зеленовато-серыми тонкослоистыми мелкозернистыми песчаниками, чередующимися с темно-красными и буровато-серыми алевролитами и аргиллитами. Средняя часть свиты сложена красновато-серыми, зеленовато-серыми и светлыми оливково-серыми разномзернистыми песчаниками с горизонтальной бугорчатой и волнистой слоистостью, а также красновато-серыми и зеленовато-серыми тонкослоистыми алевро-аргиллитами (Марусин, 2016; Grazhdankin et al., 2020a). Верхняя часть свиты представлена отложениями серыми горизонтально-, бугорчато-, косоволнисто- и косослоистыми среднезернистыми песчаниками с прослоями и пластами светло-серых известняков желтовато-серых вулканических туфов и крупнозернистых песчаников и гравелитов (Марусин, 2016; Grazhdankin et al., 2020a).

Взаимоотношение с нижележащими толщами: согласно трансгрессивно перекрывает сыаргалахскую свиту.

В кровле маттайской свиты были обнаружены вулканические туфы, U-Pb возраст цирконов из туфов составил 529.7 ± 0.3 млн лет (Kaufman et al., 2012; Nagovitsin et al., 2015). Ниже прослая туфов в маттайской свите были описаны моллюски *Aldanella attleborensis* и *Watsonella crosbyi*, что говорит о томмотском возрасте верхов маттайской свиты (Nagovitsin et al., 2015), а также определены SSF *Anabarites volutus*, *A. licis*, хиолиты *Conotheca mammilata*, *Kothuitheca curta* и моллюски *Igorella maidipingensis*, *I. emeiensis*, *Bemella simplex*, *B. parula*, *Asiapatella sinuata*, *A. undulata*, *Barskovia hemmisymmetrica* (Сарсембаев, Марусин, 2019). Маттайская свита также содержит следующие ихнофоссилии: *Arenicolites* isp., *Arthropycus* isp., *Bergaueria hemispherica*, *Bergaueria perata*, *Curvolithus* isp., *Didymaulichnus miettensis*, *Diplocraterion parallelum*, *Gyrolites polonicus*, *Heimdallia chatwini*, *H. circinatus*, *Heimdallia* isp., *Helminthoidichnites tenuis*, *Monocraterion tentaculatum*, *Monomorphichnus bilinearis*, *M. lineatus*, *Nereites* isp., *Palaeophycus imbricatus*, *P. tubularis*, *Plagiognus arcuatus*, *Planolites beverleyensis*, *Rhizocorallium commune*, *Rusophycus avalonensis*, *Skolithos linearis*, *Torrowangea rosei*, *Treptichnus arcus*, *T. bifurcus*, *T. lublinensis*, *T. pedum*, *Zoophycos brianteus* (Nagovitsin et al., 2015).

Чускунская свита

Этимология: названа по руч. Чускуна, правому притоку р. Оленек в ее нижнем течении.

Первоописание: формализованное описание свиты приведено в работе Nagovitsin et al., 2015.

Стратотипическая местность: располагается на северо-западном склоне Оленекского поднятия от устья руч. Бороулах (левый приток р. Оленек) на юго-западе до устья руч. Маттайя (левый приток р. Хорбусуонка) на северо-востоке. Составной стратотип чускунской свиты включает обнажения 1221 и 1222, которые вскрыты в канаве и представляют большую часть свиты (18,7 м).

Мощность свиты – 26,5 м.

Литология: подразделяется на три части. Нижняя часть сложена пластами зеленовато-серых среднезернистых горизонтально-, волнисто- и бугорчатослоистых песчаников с редкими прослоями гравелитов и мелкообломочных конгломератов. Средняя часть состоит из зеленовато- и голубовато-серых аргиллитов и алевролитов с редкими прослоями горизонтально-слоистых мелкозернистых песчаников. Верхняя часть представлена прослоями и пластами зеленовато-серых среднезернистых горизонтально- и бугорчатослоистых песчаников, косоволнистыми крупнозернистыми песчаниками и

средне-крупнообломочными конгломератами (Nagovitsin et al., 2015; Марусин, 2016; Grazhdankin et al., 2020a).

Образцы аргиллитов для изучения органостенной фауны отобраны из средней части чускунской свиты, начиная с 15 м вверх от подошвы свиты, каждые 30 см и чаще из подходящих по литологии пород.

Эркекетская свита

Этимология: названа по руч. Эркекет, приток р. Оленек.

Первоописание: описана А.И. Гусевым, 1950.

Стратотипическая местность: находится в устье руч. Эркекет, который впадает в р. Оленек.

Мощность свиты – 189 м.

Литология: подразделяется на шесть частей. Первая – красноцветные глинистые известняки; вторая – глинистые известняки; третья – известняки коричневато-серые, коричневые, комковатые; четвертая – известняки белые, светло-серые, зернистые, толсто- и среднеплитчатые, глинистые; пятая – известняки пестроцветные, красные, зеленоватосерые, сильноглинистые, рыхлые, тонкоплитчатые; шестая – известняки серые, кремовые, плотные, массивные (Коровников, 2002).

Палеонтологическая характеристика свиты дана по И.В. Коровникову (Коровников, 2002): «нижние 11 м еркекетской свиты отнесены к томмотскому ярусу (верхняя часть зоны *Dokidocyathus regularis* и зона *Dokidocyathus lenaicus*–*Tumuliolynthus primigenius*). К атдабанской части отнесена вышележащая часть еркекетской свиты, которая соответствует пачке II и большей части пачки III. В самом низу этого интервала выделяется зона *Profallotaspis jakutensis*, выше и до конца интервала – зона *Judomia-Uktaspis (Prouktaspis)*. Трилобитов, характерных для зон *Repinaella* и *Delgadella anabara*, расположенных между ними, не обнаружено».

Взаимоотношение с нижележащими толщами: несогласно залегает на чускунской свите.

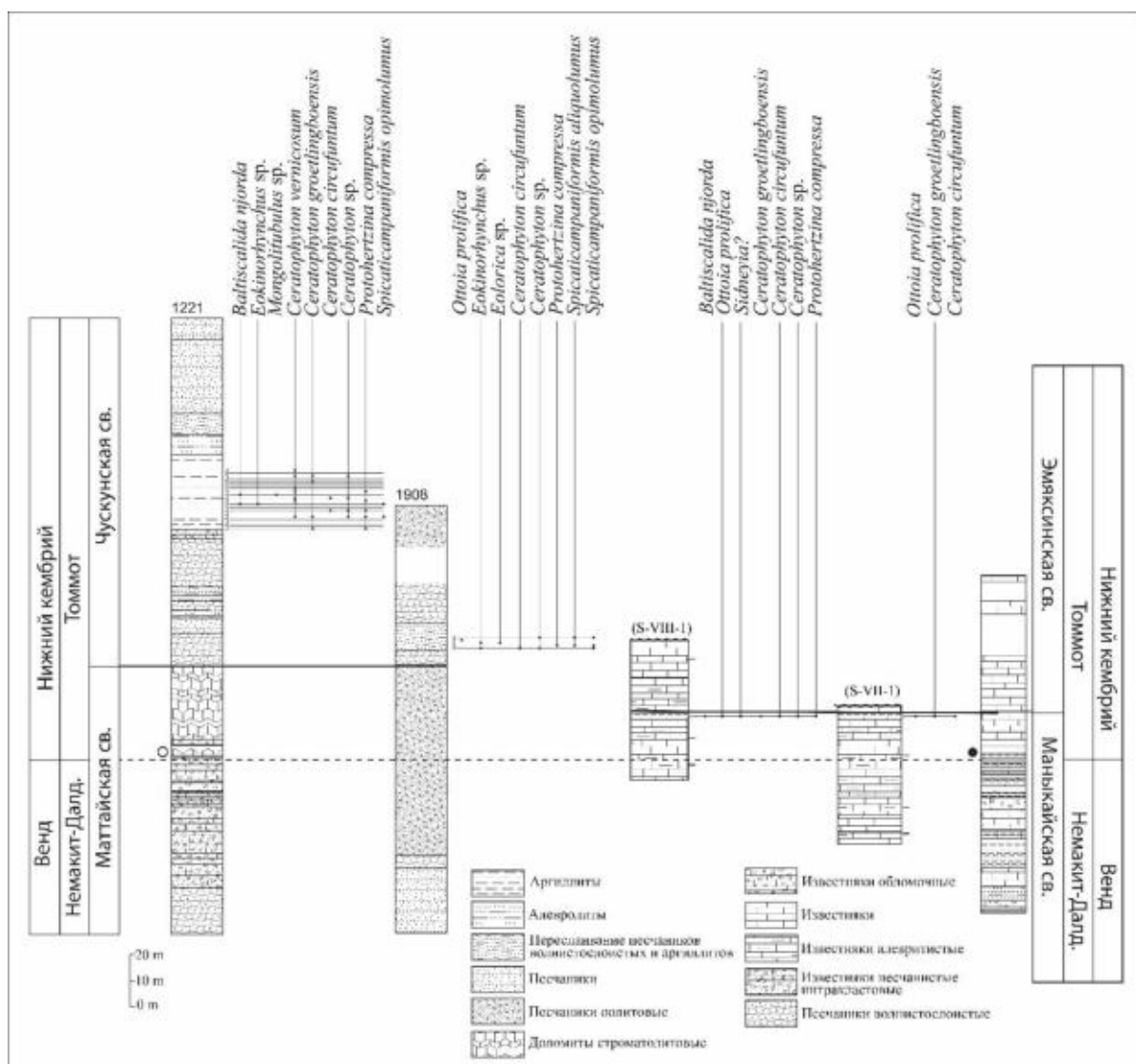


Рис. 6. Корреляция разрезов и стратиграфическое распространение обнаруженных видов органостенных ископаемых. Разрезы 1221 и 1908 расположены на Оленекском поднятии, скважины S-VII и S-VIII – на Мунском поднятии. Обозначения: ● – уровень первого появления *Aldanella crassa*, *A. attleborensis*, *A. uchurica* (Parkhaev, Karlova, 2011), ○ – уровень первого появления *Aldanella attleborensis* в разрезе Бороулах 1002 (Grazhdankin et al., 2020a).

В работе исследованы микрофоссилии чускунской свиты кессюсинской серии Оленекского поднятия из разрезов 1221 и 1908 (рис. 6). В кровле маттайской свиты были обнаружены цирконы с U-Pb возрастом 529.7 ± 0.3 млн лет (Kaufman et al., 2012; Nagovitsin et al., 2015). Ниже прослая туфов из маттайской свиты описаны *Aldanella attleborensis* и *Watsonella crosbyi*. Исходя из представленных данных, можно сделать вывод о томмотском возрасте верхов маттайской свиты (Nagovitsin et al., 2015). Возраст вышележащей чускунской свиты может быть определен не древнее томмотского века (рис. 4). Выше чускунская свита перекрывается эркекетской свитой с SSF томмотского возраста. Начиная с 9 м выше подошвы свиты отмечены остатки крупных хиолитов, характерных

для атдабанского яруса, а с 11 м выше подошвы – обнаружены нижеатдабанские трилобиты *Profallotaspis* sp. (Коровников, 2002; Nagovitsin et al., 2015). Данное обоснование возраста позволяет утверждать, что на Оленекском поднятии находится самый древний лагерьштит типа сланцев Берджесс с органостенным остатками метазой.

2.2. Мунское поднятие

Второе местонахождение – скважины Серкинской площади Мунского поднятия – расположено в 400 км южнее Оленекского поднятия. Скважинный материал был предоставлен Амгинской геологоразведочной экспедицией в 2007 г. ИНГГ СО РАН. Изучение скважин Серкинской площади проводилось с целью изучения алмазных месторождений и большая часть геологических отчетов закрыта. Было пробурено более 100 скважин в 10 профилях. Микрофоссилии были обнаружены только в двух профилях (7 и 8) в двух скважинах (S-VII-1, S-VIII-1) (рис. 6). Карбонатный и аргиллитовый материал был передан в ИНГГ СО РАН для определения возраста отложений. Согласно фондовому отчету, в керне скважин выделены эмяксинская и кессюсинская свиты, органостенный материал получен из аргиллитов верхов кессюсинской свиты. Вероятно, отнесение “подэмяксинских” отложений к кессюсинской свите ошибочно, так как в данном фациальном регионе “подэмяксинские” отложения традиционно относятся к манькайской свите. В серии разрезов юго-восточного Прианабарья (к которому относится и Мунское поднятие) в 3–15 метрах ниже кровли манькайской свиты описаны моллюски *Aldanella crassa*, *A. attleborensis*, *A. uchurica* (Parkhaev, Karlova, 2011), поэтому верхняя часть манькайской свиты и вышележащая эмяксинская свита относятся к томмотскому ярусу (Parkhaev, Karlova, 2011) (рис. 6). Таким образом, образцы аргиллитов с изученными микрофоссилиями из самых верхов манькайской свиты также могут быть датированы томмотским веком.

3. Материалы и методы

Материалом для написания данной работы послужила коллекция органостенных микрофоссилий из раннего кембрия, обнаруженных на Оленекском и Мунском поднятиях Сибирской платформы во время экспедиционных работ в 2007, 2012 и 2019 годах. Органостенные микрофоссилии были обнаружены в аргиллитах светло-серого и зеленого цвета, извлекались с помощью щадящей методики с использованием плавиковой кислоты (глава 3.1. Методика извлечения микрофоссилий), в том числе при непосредственном участии автора. Коллекция включает 20 образцов аргиллита, отобранных из средней части чускунской свиты (рис. 6) во время экспедиционных работ 2012 года и 5 образцов, отобранных из нижней части чускунской свиты (рис. 6) во время экспедиционных работ 2019 года. Скважинный материал с Серкинской площади Мунского поднятия был предоставлен Амакинской геологоразведочной экспедицией. Всего было предоставлено две пробы из двух скважин, материал извлекался также с помощью щадящей методики с использованием плавиковой кислоты (глава 3.1. Методика извлечения микрофоссилий). В целом общее количество подготовленных препаратов составило ~ 200 предметных стекол (150 чускунских препаратов и 50 манькайских препаратов). Коллекция № 2124 хранятся в ИНГГ СО РАН, ЦКП «Геохрон».

Макрофракция (размер микрофоссилий более 500 μm), извлеченная из аргиллитов, изучалась отдельно от микрофракции сначала в мацерате на бинокляре, а далее под покровным стеклом на оптическом микроскопе. Данное разделение на макро- и микрофракции было сделано с целью увеличения целостности крупных элементов и наименьшей потери мелких элементов. Удивительная сохранность органостенных микрофоссилий позволяет считать обнаруженное местонахождение самым древним местонахождением с сохранностью микробиоты типа сланцев Берджесс. Особенностью данного местонахождения является не количество сохранившейся органики, а качество, то есть сохранность мелких кутикулярных выростов. К сожалению, единичными являются макрофрагменты, которые относятся к *Kinorhyncha* и *Loricifera*. Непосредственно сами макрофрагменты представляют собой наложение нескольких особей, что свидетельствует о высокой концентрации организмов в месте их обитания на момент их жизни, но единичная встречаемость объясняется аллохтонным захоронением.

3.1. Методика извлечения микрофоссилий

Растворение аргиллитов проводилось с использованием плавиковой кислоты с применением щадящей методики извлечения микрофоссилий. Изначальная методика была разработана Т.Н. Герман (1974) и модифицирована сотрудниками лаборатории

палеонтологии и стратиграфии докембрия. Далее следует поэтапное описание методики растворения и извлечения микрофоссилий. Все действия проводились в специальной химической комнате с соблюдением правил безопасности и использованием средств индивидуальной защиты.

В специальные пластиковые стаканы объемом 1 л помещается примерно 200 г образца, промывается теплой проточной водой для поверхностного очищения аргиллита от грязи. Далее образец промывается холодной водой (500 мл), для очистки от пыли. После поверхностного очищения образцов с помощью воды, стаканы выставляются в вытяжном шкафу и заливается азотная кислота объемом 250-300 мл на 15 минут. Данный этап необходим для устранения засорения современной органикой.

После обработки азотной кислотой в стаканы добавляется плавиковая кислота и холодная вода в соотношении 1:1. В таком виде стаканы с аргиллитом остаются на три дня (без учета первого дня обработки кислотой). По прошествии времени стеклянной палочкой перемешивается осадок и жидкость кофейного цвета со взвешенными частицами переливается в стаканы большего размера. В стаканы объемом 1 л добавляется теплая вода и процедура повторяется. Если в мелких стаканах остался нерастворенный осадок, повторно заливается плавиковая кислота с холодной водой (в соотношении 1:2) и оставляется на 3 дня. Если осадок растворился полностью, повтор не требуется. Большие стаканы со взвешенным осадком остаются на 3 дня и по истечении срока кислота сливается в специальные емкости, в которые потом добавляется гашеная сода. Кислота сливается таким образом, чтобы не взмучивался осажденный на дне осадок с микрофоссилиями. В большие стаканы добавляется проточная вода и процедура повторяется через 3 дня. Данный цикл повторяется пока pH не поднимется до значения 6.

После того, как pH достиг 6, стаканы выставляются на столе, в них добавляется горячая вода и пирофосфорный натрий (примерно 15 г). pH должен достигнуть значений 9-10. Стеклянной палочкой перемешивается содержимое стаканов и через 3 часа сливается мутная вода так, чтобы осадок на дне не был затронут. Далее в стаканы добавляется теплая вода и образцы промываются пока значения pH не достигнут 6.

Далее следует работа с ситами, в результате которой макрофракция отделяется от микрофракции. Осадок промывается горячей водой и проходит через сито с диаметром ячеек 0,25 мкм. Отобранная макрофракция помещается в маленькие стаканы объемом 50 мл, после того как крупные фрагменты органики осядут на дно, вода сливается и добавляется дистиллированная вода. Данная процедура повторяется 3 раза. Тем временем, из больших стаканов с микрофракцией сливается верхний столб воды, осадок помещается в центрифужные пробирки, которые затем крутятся на центрифуге 10 минут со скоростью

4000 rpm (оборотов в минуту). После того как жидкость в пробирках прошла через центрифугирование, на дне пробирки остается осадок с микрофракцией, вода сливается, пробирки остаются сохнуть до следующего дня. На следующий день после центрифугирования в пробирки с высохшим осадком наливается тяжелая жидкость и осадок размешивается до однородной массы с помощью стеклянных палочек. Пробирки с тяжелой жидкостью помещаются в центрифугу и откручиваются в течение 15 минут со скоростью 4000 rpm. После микрофоссилии, взвешенные в тяжелой жидкости, помещаются в стеклянный стакан и добавляется дистиллированная вода. На следующий день аккуратно сливается тяжелая жидкость в специальную емкость, осадок в тяжелой жидкости помещается в пробирку объемом 15 мл и откручивается в центрифуге в течение 10 минут со скоростью 5000 rpm. После центрифугирования тяжелая жидкость сливается в специальную емкость, в пробирку добавляется дистиллированная вода и пробирка помещается в центрифугу, откручивается 10 минут со скоростью 5000 rpm. Процедура повторяется четыре раза. После последнего центрифугирования дистиллированная вода с тяжелой жидкостью сливается в специальную емкость, в пробирку добавляется 96% спирт так, чтобы он покрывал осадок полностью. Мацерат готов.

Далее следует подготовка препаратов. Мацерат размешивается стеклянной палочкой и помещается на препаратное стекло. После, на поверхность препарата помещается фиксирующая среда (EUKITT) и покровное стекло.

3.2. Современный сравнительный материал

Местонахождение органостенных микрофоссилий на Оленекском поднятии Сибирской платформы сформировалось в раннем кембрии в обстановках осадконакопления, свойственных для открытого моря (Савицкий и др., 1983). Для более полного понимания условий обитания, биологии и захоронения древних организмов было проведено изучение современных представителей некоторых морских беспозвоночных. Изучение современных представителей проводилось на Беломорской Биологической станции им. Н.А. Перцова (далее ББС МГУ). На ББС МГУ также были проведены тафономические эксперименты с целью определения скорости деградации мягких тканей и изучения деформации твердых частей организмов (шипов). Результаты экспериментов представлены в главе 5.

В ходе экспедиции на ББС МГУ был отобран сравнительный биологический материал, включающий следующие группы животных: Annelida, Priapulida, Chaetognatha, Acanthocephala (скребни). Непосредственно к линяющим беспозвоночным относятся только приапулиды, однако аннелиды, скребни и хетогнаты также имеют важную роль в

данной работе. В раннем кембрии имеется большое количество единичных шипов, которые описываются как *incertae sedis* и не имеют биологической интерпретации, либо относятся к группам, включающим большое количество морфотипов. В рамках данной работы была предпринята попытка разработки классификации единичных кембрийских шипов по аналогии с типами роста и функциями шипов у современных беспозвоночных, в частности аннелид. Среди кембрийских микрофоссилий также встречаются колоколообразные объекты, для них сравнительным материалом послужили скребни. Наконец, отпечатки хетогнат и их щетинки уже давно известны из раннего кембрия (Szaniawski, 2002; Shu et al., 2017), поэтому в рамках данной работы также были изучены современные представители.

Отбор хетогнат производился с помощью глубоководного планктонного трала на глубине 65 м у Лабанинской губы (в 2024 и 2025 гг.). Аннелиды были собраны на литорали (*Lepidonotus squamatus*) у Еремеевских островов (в 2024 и 2025 гг.), а также во время дайв-погружения на территории станции на глубине 4 м (*Terebellides stroemi*) (2024 г.). Представители приапулид были собраны на литорали у Еремеевских островов (2024 г.) и на Кислой губе (2025 г.). Паразитические организмы Acanthocephala (*Corynosoma semerme*) были собраны из желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) трески (*Gadus morhua marisalbi*). Данная группа организмов может представлять модельный организм для таксона *Spicaticampaniformis*, описанного из раннего кембрия. Промежуточным хозяином данной паразитической группы часто являются моллюски, находки которых уже описаны в начале кембрия (Slater, 2023). Механизм закрепления данных организмов предполагает морфологическую вариативность хоботка, что соотносится с микрофоссилиями чускунской свиты, и может являться вариантом динамической конвергенции, которая объясняет неповторимую морфологию каждого из образцов, относящихся к таксону *Spicaticampaniformis*.

3.3. Тафономические эксперименты

В ходе полевых работ на ББС МГУ были поставлены тафономические эксперименты с хетогнатами (*Sagitta elegans*), полихетами (*Lepidonotus squamatus*) и приапулидами (*Priapulid caudatus*). Постановка тафономических экспериментов происходила по модифицированной методике С.В. Рожнова (1998). На глинисто-песчаной литорали отбирался осадок, который просеивался через сито с ячейей 1 мм. Далее ~15 г осадка помещались в тубус (шприц 50 мл) поверх фильтровальной бумаги. На поверхность осадка помещались остатки беспозвоночных, сверху помещалось еще 5 г осадка. Поверх осадок придавливался поршнем. Хранение проб происходило при

атмосферном давлении, температуре 4°C. Каждый эксперимент был поставлен в четырех пробах: проба I вскрывалась через 3 мес., проба II – через 6 мес., проба III – через 9 мес., проба IV – через 12 мес. Каждая проба вскрывалась по истечении 3 месяцев в течение года. Эксперимент был завершён летом 2025 года. Хетогнаты помещались целиком. Полихеты были разделены на две пробы – 1) сегмент тела с параподией и щетинками (спинными и брюшными) и 2) элитры (10 штук). От приапулид помещалась половина интроверта. Препарирование и захоронение было произведено в лаборатории на ББС МГУ, вскрытие и анализ результатов проводился в лаборатории древнейших организмов в ПИН РАН (см. гл. 5.1).

3.4. Статистические методы анализа

Развитие статистических методов анализа происходило постепенно вместе с развитием науки. Первые описательные характеристики опирались на линейные размеры и внешнюю морфологию организмов (de Seba, 1734). Морфометрические параметры, которые сейчас принято считать традиционной или классической морфометрией опираются на размеры между двумя точками и соотношение различных параметров между собой. Однако в классической морфометрии невозможно точно восстановить форму объекта при наличии лишь относительных и абсолютных величин. Два объекта могут иметь одинаковые характеристики, но при этом их форма может быть различна (Loy, 2008) (рис. 7). К решению данной проблемы можно подойти с двух сторон 1) увеличение количества измеряемых параметров (Loy, 2008; Пузаченко и др., 2009) или 2) изучение формы и геометрии объекта (Rohlf, Marcus, 1993; Adams et al., 2004). Первый подход относится к традиционной морфометрии, он требует больше времени, а большое количество измерений может все также недостоверно восстанавливать форму. Второй подход относится к геометрическо-морфометрическому методу и с меньшими временными затратами позволяет более точно описать и восстановить объект по первоописанию.

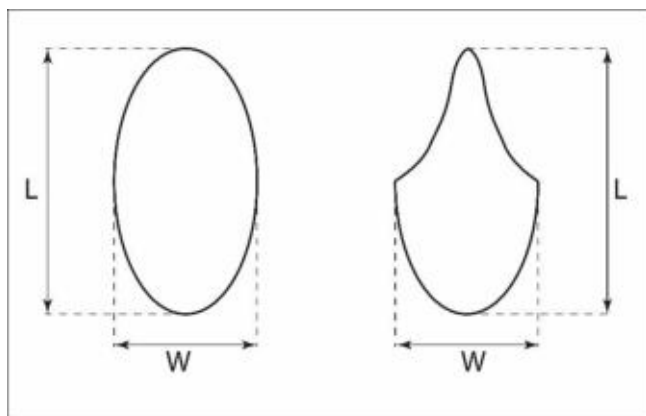


Рис. 7. Примеры использования морфометрических методов. А – сравнение линейных величин и относительных значений величин (L/W) в разных геометрических фигурах. $L1 = L2$ и $W1 = W2$, то есть $\frac{L1}{W1} = \frac{L2}{W2}$, но геометрия при этом различна (Rohlf, Marcus, 1993).

Одни из первых геометрическо-морфометрических методов опирались на метод аутлайнов (outline) – описание контура объекта с помощью введения тригонометрических функций (синусов и косинусов) для описания поведения кривой. Однако несмотря на то, что данный метод описывает форму и применяется до сих пор, решение уравнений кривых, описывающих форму, с помощью различных статистических анализов, приводило к различным конечным результатам (Rohlf, Marcus, 1993). Соответственно, имея одно и то же уравнение, решенное с помощью различных подходов, результат геометрическо-морфометрического метода получался различным. На смену метода аутлайнов пришло использование ландмарков (landmark) и семи-ландмарков (semi-landmark) или полуметок. Суть метода заключается в том, что на объекте выставляются точки (ландмарки) в определенных местах, которые отображают значимые анатомические (или другие) характеристики, каждой точке присваиваются свои координаты по осям ординат и абсцисс, и далее весь анализ построен на работе с координатами точек, а не с абсолютными/относительными размерами (Rohlf, Marcus, 1993). Использование семи-ландмарков имеет ту же основу, однако при обработке данных выставляются не точки, а прорисовывается кривая, на которой через равное расстояние устанавливаются точки, каждой точке также присваиваются свои координаты (Rohlf, Marcus, 1993; Adams et al., 2004). В геометрическо-морфометрическом анализе большое внимание уделяется морфологии объекта, поэтому часто применяется метод Прокруста для сведения объектов в одну систему. Метод Прокруста позволяет не учитывать размер, поворот и ориентацию объекта, а учитывать только морфологические различия (Loy, 2008). Все объекты ориентируются в пространстве по центроиду (гипотетическая точка, расстояние для которой одинаково для всех точек) так, чтобы каждая из точек располагалась относительно другой точки (с таким же порядковым номером) с наименьшей суммой

квадратов. В результате применения метода Прокруста все объекты становятся равновеликими и равнонаправленными, формируется общая гипотетическая фигура, относительно которой в дальнейшем будет построено распределение сравниваемых объектов. При использовании метода Прокруста размер, поворот и ориентация выходят из анализа за счет вычитания степеней свободы из уравнения, по формуле $(2m - 4)$ для объектов в 2D пространстве или $(3m - 7)$ для объектов в 3D пространстве, где $m \times m$ – симметричная матрица ковариаций (Polly et al., 2013). Благодаря вычитанию степеней свободы в геометрическо-морфометрическом методе можно единовременно учитывать семи-ландмарки и ландмарки, поставленные в 2D и 3D пространстве. Однако, необходимо учитывать «эффект Пиноккио», при котором из-за изменения расположения лишь одной точки на одном из двух одинаковых объектов, объекты перестают быть идентичными (Klingenberg, 2021). Так как центрирование происходит с помощью центроида, изменение одной точки влияет на расположение центроида и, как следствие, на размер объекта в целом и расположение других точек объекта.

В данной работе была использована методика «скользящих полуметок» (sliding semi-landmarks, SSL) для описания некоторых объектов (шипов, колоколообразных микрофоссилий), так как данная методика подходит для описания формы с непрерывным открытым контуром (Zelditch et al., 2004). При использовании метода SSL существует одна проблема – каждая отдельная полуметка на объекте будет занимать различное положение в зависимости от длины контура, таким образом, только первая и последняя полуметки будут иметь одинаковое положение, которые показывают начало и конец контура (Voyta et al., 2019). В таком случае возникает проблема при проведении стандартизации значений координат семи-ландмарок в последующем анализе Прокруста и различия между выборками могут быть увеличены искусственно. Для решения данной задачи создавались два дополнительных вспомогательных файла «Link file» (определяет количество анализируемых полуметок) и «Slider file» (определяет положение каждой полуметки относительно предыдущей и последующей), которые позволили закрепить полуметки на конкретных участках объекта (Voyta et al., 2019). Далее для анализа использовались два метода – анализ принципиальных компонент (или метод главных компонент) и канонический вариативный анализ (Adams et al., 2004). Анализ принципиальных компонент относится к многомерным методам анализа и заключается в работе с большим количеством зависимых переменных. Главной задачей данного метода является уменьшение числа переменных с минимальной потерей информации. Уменьшение переменных происходит за счет обнаружения скрытых закономерностей и потери степеней свободы в методе Прокруста. В результате анализа принципиальных

компонент переменные трансформируются в не коррелирующие друг с другом главные компоненты. В данном анализе используется матрица точек, которая получается из координат полуметок. Первая принципиальная компонента (PC1) всегда несет максимум вариативности (изменчивости) объектов, вторая компонента (PC2) несет максимум оставшейся вариативности и так далее по убываю компонент. Анализ по принципиальным компонентам не зависит от изначальной гипотезы и на графике показывает расположение всех групп объектов. При наложении цвета на группы можно вывести эллипсы, на длинной оси которых будет показана максимальная дисперсия в группе объектов по определенной компоненте. Близкая кластеризация объектов из разных групп позволяет делать выводы о близкой морфологической вариативности и возможном схожем функционировании.

Канонический вариативный анализ напрямую зависит от гипотезы и заданного распределения объектов в группе. Так как задачей данной работы было определение схожей морфологии и выявление закономерностей в распределении объектов в морфопространстве, независимо от гипотезы исследователя, то канонический вариативный анализ использовался в меньшей степени.

В данной работе для анализа были использованы микрофоссилии раннего кембрия, собранный автором современный сравнительный материал, имеющий морфологическое сходство с обнаруженными остатками, а также опубликованный материал по кембрийским остаткам и современным группам морских организмов.

Для изучения конусовидных остатков (шипов) были использованы микрофотографии следующих объектов: *Ankalodous sericus* Shu, 2017 (Shu et al., 2017), *Capinatator praetermissus* Briggs, Caron, 2017 (Briggs, Caron, 2017), *Fimbulispima laurentica* Peel, 2025 (Peel, 2025), *Ceratophyton* Kirjanov, 1979 (Butterfield, Harvey, 2012), *C. circufuntum* Zhang, 2001 and *C. dumufuntum* Zhang, 2001 (Gravestock et al., 2001), *C. vernicosum* Kirjanov, 1979 (Volkova et al., 1979), *Hallucigenia sparsa* (Walcott, 1911) (Smith, Ortega-Hernández, 2014), *H. hongmeia* Steiner et al., 2012 (Steiner et al., 2012), *Hertzina elongata* Müller, 1959 (Peel et al., 2016), *Mongolodus* Missarzhevsky, 1977 (Betts et al., 2016), *M. longispina* Yang, He, 1984 (Steiner et al., 2012; Yang et al., 2014), *Protohertzina anabarica* Missarzhevsky, 1973 (Devaere et al., 2021; Topper et al., 2022), *P. canadia* McIlroy, Szaniawski, 2000 (McIlroy, Szaniawski, 2000), *P. compressa* Slater, Harvey et Butterfield, 2018 (Slater et al., 2018a), *P. unguliformis* Missarzhevsky, 1973 (Devaere et al., 2021), *P. yudomica* Demidenko, 2006 (Demidenko, 2006), шипы без таксономического определения (Slater et al., 2018a), и органостенные протоконодонты (Slater, 2025). Все объекты на микрофотографиях находились в проекции сбоку. В качестве сравнительного материала были использованы

шипы следующих современных представителей: хватательные щетинки *Eukrohnia hamata* (Doguzhaeva et al., 2002), *Sagitta* (Szaniawski, 2002), *S. elegans* (Szaniawski, 2009b), *S. nagae* (Vannier et al., 2007), коготки онихофоры *Euperipatoides kanangrensis* (Smith, Ortega-Hernández, 2014), и коготки тихоходок *Cornechiniscus mystacinus*, *C. holmeni* (Gąsiorek, 2022), *Echiniscus evelinae*, *E. pellucidus* (Gąsiorek et al., 2021), и *Novechiniscus armadilloides* (Rebecchi et al., 2008). Описание контура объектов проводилось на основании 50 SSL отдельно для каждой выборки.

Для изучения колоколообразных микрофоссилий были использованы микрофотографии следующих объектов: скребни (n=30) (Nicholas, 1967; 1973; Cheng, 1986; Jones, 1986; Dimitrova, Georgiev, 1994; Taraschewski, 2000; García-Varela et al., 2011; García-Prieto et al., 2014; Li et al., 2017; Hernández-Orts et al., 2017; Kaimotoa et al., 2018; Gomes et al., 2019; Zhao et al., 2020; Ru et al., 2022b; Ru et al., 2022a; Hernández-Orts et al., 2022), хитинозои (*Euconochitina*; *Lagenochitina*; *Conochitina*; *Laufeldochitina*; *Bursachitina*; *Ancyrochitina*; *Angochitina*; *Sphaerochitina*; *Belonechitina*; *Hercochitina*; *Cyathochitina*) (n=43) (Vodičkaa, Mandab, 2019; Achab, Maletz, 2021; Ghavidel-Syooki, Piri-Kangarshahi, 2021; Li et al., 2021; Wang et al., 2021b; Amberg et al., 2023; Liang et al., 2023), *Corollasphaeridium lissum* (n=28) (Green et al., 2025), *C. wilcoxianum* (n=5) (Green et al., 2025) и *C. wilcoxianum* из формации Даянча (n=14) (Wang et al., 2019b), *Diffflugia corona* (n=8) (Patterson et al., 2002; Silva-Briano et al., 2007; Green et al., 2025), *Rhizodomus tagatzii* (n=5) (Saccà et al., 2012; Selifonova, 2024), *Spicaticampaniformis opimolumum* (n=12). Все объекты на микрофотографиях также находились в проекции сбоку. Хитинозы были выбраны только по морфологическому сходству с колоколообразными микрофоссилиями *Corollasphaeridium* и *Spicaticampaniformis*.

Протокол использования геометрическо-морфометрического метода:

Сначала была собрана база данных для каждой из групп (фотографии). Далее была использована программа tpsUtil ver. 1.82 для создания базы данных «*.tps» (Rohlf, 2015). Для описания формы шипов была использована методика SSL, каждый микроостаток обрисовывался (описывался) линией, которая в дальнейшем была заменена на определенное число полуметок (50 для конусовидных и колоколообразных остатков), расставленных на равном расстоянии друг относительно друга, в программе tpsDig2 ver. 2.32 (Rohlf, 2015). Выбор первых и последних точек чаще всего был обусловлен сохранностью. Обрисовка объектов проводилась по часовой стрелке слева направо. После создания общей базы данных с контуром объектов, создания вспомогательных файлов «Link file» и «Slider file», все данные загружались в программу tpsRelw ver. 1.53 для проведения метода Прокруста (Rohlf, 2003). Анализ главных компонент (PCA) и

канонический вариативный анализ (CVA) с использованием метода перекрестной оценки «складной нож» (cross-validation Jackknife, джекнайф) проводились в программе PAST ver. 3.15 (Hammer et al., 2001). Морфопространство для микрообъектов было построено в программе PAST ver. 3.15, изображения морфотипов для конкретных микрофоссилий были построены в программе tpsRelw ver. 1.53.

3.5. Спектроскопия комбинационного рассеяния света (КР-спектроскопия)

В рамках данной работы также применялся новый метод – спектроскопия комбинационного рассеяния света (КР-спектроскопия). С помощью данного метода возможно неинвазивное изучение состава объектов, в данном случае состав кембрийских микрофоссилий. В современной медицине КР-спектроскопия применяется для изучения конформации белков в лекарственных препаратах (Altangerel et al., 2023), в кристаллографии – для изучения вкраплений (Toporski et al., 2018). Метод КР-спектроскопии уже известен в палеонтологии, ранее данный метод был в основном использован на кремневых образцах для определения состава образца и исследования керогена (под керогеном подразумевается любая древняя органика вне зависимости от растительного или животного происхождения) (Schopf, Kudryantsev, 2005).

Ранее КР-спектроскопия применялась для изучения органостенных кембрийских хватательных щетинок хетогнат *Ankalodous sericus* (Shu et al., 2017). В результате этого исследования был сделан вывод об углеродном (“carbonaceous composition”) составе хет, возможно, – хитиновом, учитывая строение ротового аппарата хетогнат. Несмотря на то, что предположение о хитиновом строении щетинок древних хетогнат кажется обоснованным [современные представители имеют хватательные щетинки из хитина (Bone et al., 1983)], результаты КР-спектроскопии для *Ankalodous sericus* непосредственно это не подтверждают (Shu et al., 2017, appendix 4). Пики керогена для древней органики находятся в интервалах значений 1350 см^{-1} для D-пика и 1600 см^{-1} для G-пика с возможным вторичным пиком на 3000 см^{-1} (Schopf, Kudryavtsev, 2005). Современный хитин представлен тремя вариациями – α , β , γ , которые отличаются более или менее выраженным перегибом на пике в части спектра от 1618 см^{-1} до 1658 см^{-1} (Kaya et al., 2017), то есть пики керогена и пики хитина находятся в одной части спектра и определение керогена, произошедшего из хитина (а не других органических веществ) крайне затруднительно.

В работе Pang et al. (2020) КР-спектроскопия также применялась для протерозойских органостенных микрофоссилий. В работе использовались единичные спектры для анализа возможных связей между таксонами, в результате чего авторы

предлагают объединить два таксона (*Dictyosphaeria delicata* и *Shuiyousphaeridium macroreticulatum*) со схожим химическим составом клеточной стенки. Однако объединение таксонов с различной морфологией и схожими пиками КР-спектроскопии кажется преждевременным. Взаимодействие сахаров и белков (находящихся как в клеточной стенке, так и в других частях организма) в ходе реакций Милларда (Hodge, 1953) вместе со стоковым пигментом сцитомецином (Lepot et al., 2014; Javaux, Knoll, 2016) придает органике коричневый цвет. При захоронении и диагенезе (фоссилизации), древняя органика также проходит реакции, схожие с реакциями Милларда, в результате чего первичная структура вещества претерпевает сильные изменения и первичный состав определить практически невозможно (Wiemann et al., 2018). Помимо реакций между сахарами и белками, органика также подвергается нагреванию и действию давлений, что дополнительно разрушает первичную структуру. Однако построение карт с фазовым распределением является альтернативным вариантом. Построение карт с помощью КР-спектроскопии не решает проблему диагностики первичных органических соединений, входящих в состав древней органики, однако позволяет показать существенную разницу в составе первичных органических веществ в структуре объекта и их распределение. На основе полученных данных и современного сравнительного материала можно делать выводы о схожем функционировании или типе роста объектов при жизни.

В рамках данного исследования для микрофоссилий были сняты как единичные спектры, так и построены карты с фазовым распределением. Часть микрофоссилий были исследованы в воздушной среде, часть представителей находились в пластиковой среде ЕОКИТТ, пластиковая среда учитывалась в дальнейшем анализе. Единичные КР-спектры и КР-изображения образцов были получены на автоматическом рамановском микроскопе Аругон в Аналитическом центре многоэлементных и изотопных исследований ИГМ СО РАН (Новосибирск) с подключенным к прибору лазерным волокном 488 нм. Для возбуждения и детекции использовался объектив 100× (NA 0,9 air), Рэлеевское излучение отсеивалось с помощью фильтра RayShield. Во всех измерениях использовался лазер мощностью 5 мВт. Размер исследуемой точки можно приблизительно определить по FWHM воздушного диска как $0,51 \times 488 / 0,9 = 277$ нм. Можно ожидать, что из-за искажения фокуса точка будет немного больше внутри образца. Многомодовое волокно с диаметром сердцевины 50 мкм служило точечной диафрагмой для конфокальности и входной щелью спектрометра. В качестве спектрометра использовался UHTS600 [более подробную информацию см. в (Dieing, Hollricher, 2008)], оснащенный CCD-камерой с обратной засветкой и пиковой квантовой эффективностью ~90% в диапазоне обнаружения. Для рассеивания света использовались две решетки (300 г/мм и 1800 г/мм). Сканирование

образцов по оси X-Y осуществлялось с помощью высокоточного пьезоэлектрического сканера, а движение в направлении Z – с помощью шагового двигателя (шаг 10 нм). Подробности экспериментальных условий для 2D-сканирования приведены в таблице 1. Наборы данных были обработаны с помощью программного обеспечения WITec Project Plus.

Табл. 1. Параметры эксперимента.

Образец	Фрагмент гнатобазы (№2124/84)	Шип с зональной структурой (№2124/76)	Шип с фибриллярной структурой (№2124/86)
Область карты (μm)	500x500	100x50	200x600
Разрешение (пиксели)	500x500	300x150	200x600
Время накопления сигнала (пиксели)	1	1.5	1
Grating (grooves/mm)	300	300	300
	Blazed at 500 nm		
Объектив	100 $\times$ air (NA 0.9)		
Длина волны лазера	488 nm		
Спектрометр	UHTS600		
CCD-камера	Back-illuminated CCD camera (optimized for VIS detection)		

4. Систематическое описание

Для раннего кембрия Сибирской платформы (Оленекское и Мунское поднятия), характерно значительное биоразнообразие животных форм. В данной работе представлено систематическое описание нескольких таксонов, которые удалось идентифицировать среди множества органостенных микрофоссилий. Большая часть микрофоссилий представляет собой обрывки кутикулярных покровов, по которым сложно установить принадлежность к той или иной группе. Такие остатки описаны как *incertae sedis*. Однако, наличие у макро- и микрофоссилий характерных черт, указывающих на особенности строения и морфологии, позволяет выделять среди остатков с фрагментарной сохранностью определенные группы животных. Изученный материал включает: группа Scalidophora (Priapulida, Kinorhyncha, Loricifera); щетинки хетогнат; микрофоссилии с неясным систематическим положением, которые интерпретированы как остатки Metazoa – *Spicaticampaniformis*; частично сохранившиеся склериты *Hallucigenia*. Описания родов представлены только в тех случаях, когда был изменен видовой состав.

4.1. Priapulida

Суперклада Ecdysozoa Aguinardo et al., 1997

Клада Cycloneuralia Ahlrichs, 1995

Тип Scalidophora Lemburg, 1995

Подтип Priapulida Delage et Hérouard, 1897

Класс, отряд, семейство не известны

Род *Baltiscalida* Slater et al., 2017

Типовой вид. *Balticalida njorda* Slater et al., 2017, нижний кембрий, формация Филе-Хайдар, сланцевые пачки Виклау и Нер (из скважин Гротлингбо-1 и Филе-Хайдар-1), Готланд, Швеция.

Диагноз. Приапулиды или приапулидо-подобные скалидофоры с глоточными скалидами, на которых имеется центральный шип на апикальном конце и простые треугольные боковые выросты. Скалиды могут отличаться по морфологии от менее до более широких и продолговатых, принцип строения сохраняется: имеется центральная пластинка, по контуру с обеих сторон пластинка окаймлена более мелкими треугольными выростами. Боковые мелкие выросты имеют широкое основание и удлиняющийся кончик, направлены в сторону апикального конца или перпендикулярны к центральной пластинке, полые или уплощенные.

Видовой состав. *Balticalida njorda* Slater et al., 2017, нижний кембрий, формация Филе-Хайдар, сланцевые пачки Виклау и Нер (из скважин Гротлингбо-1 и Филе-Хайдар-1), Готланд, Швеция; *Baltiscalida spinocunum* (Zhang in Gravestock et al., 2001), Нижний кембрий, атдабанский – ботомский ярусы, акритарховая зона 3, 5, 6, Южная Австралия, шельф Стюарта (базальная часть известняков Андамука), бассейн Эрроуи (формация Парачилна, нижняя часть известняков Вилкавиллина, и формация Мернмерна.

Сравнение. От рода *Ceratophyton* отличается наличием боковых шипов, расположенных, как правило, на равном расстоянии друг от друга. Схожие по строению шипы имеются у древних приапулид *Ottoia*, однако у *Ottoia* боковые выросты имеют большую длину, чем боковые выросты на склеритах *Baltiscalida* (Smith et al., 2015). От *Ganiomorpha* отличается наличием частых мелких выростов, а не крупных и более редких, также отсутствуют мелкие шипы и зернистость на центральной пластинке (Shan et al., 2023). От *Selkirkia* отличается отсутствием плотных латеральных ребер (Smith et al., 2015). От *Kraytdraco* отличается отсутствием длинных разветвленных боковых выростов (Mussini et al., 2025a).

Замечания. Наиболее достоверная интерпретация характерна для скалидов, которые описаны из отпечатков. Поскольку в отпечатках скалиды расположены зонально и явно относятся к одному животному, то их описание в качестве одного вида обосновано. В пределах одной особи на интроверте могут быть представлены скалиды различной морфологии (Han et al., 2004; Huang et al., 2004; Ma et al., 2014; Smith et al., 2015; Mussini et al., 2025a). Существуют две наиболее популярные классификации склеритов: типы А, В, С, D по классификации Smith et al. (2015), разработанной для *Ottoia prolifica*, и типы 1, 2, 3 по классификации Slater et al. (Slater et al., 2017), разработанной для единичных склеритов *Baltiscalida*.

Baltiscalida njorda Slater et al., 2017

Табл. I, фиг. 1–3, 5–11

Baltiscalida njorda: Slater et al., 2017, с. 123, фиг. 5A–Q.

Голотип. Образец NRM PZ X 6152, Fig. 5B; стекло 6152, координаты на England-finder N.50-3, нижний кембрий, формация Филе-Хайдар, сланцевые пачки Виклау и Нер (из скважин Гротлингбо-1 и Филе-Хайдар-1), Готланд, Швеция (Slater et al., 2017).

Описание. Глоточные скалиды, на которых имеется центральный шип на апикальном конце и простые треугольные боковые выросты. Скалиды могут отличаться по морфологии от менее до более широких и продолговатых, имеется центральная пластинка, по контуру с обеих сторон пластинка окаймлена более мелкими треугольными выростами. Боковые мелкие выросты имеют широкое основание и удлиняющийся кончик, направлены в сторону апикального конца или перпендикулярны к центральной пластинке, полые или уплощенные, не ветвящиеся.

Скалиды относятся к типам 1 и 2 по классификации Slater et al. (2017) и к типам А и С по классификации Smith et al. (2015). Тип 1 (3 образца) представлен треугольными вытянутыми скалидами, боковые выросты мелкие, треугольные, неветвящиеся, расположены нечасто, пилообразно, на равном расстоянии друг от друга, выросты одинаковые по длине на всем протяжении скалиды (табл. I, фиг. 1-3). У одного образца (табл. I, фиг. 1) имеется боковое продолжение ткани за боковыми выростами, которая называется шпорой. Скалиды типа 2 (2 образца) представлены конусовидными выростами, два ряда боковых выростов расположены близко друг к другу, ближе к правой стороне. Основание скалид овальное, удлиненное, с четкими краями. На более длинной стороне скалиды боковые выросты отсутствуют, два ряда выростов расположены на более короткой стороне скалиды (табл. I, фиг. 4).

Baltiscalida njorda Slater et al., 2017 тип А (3 образца) представлен треугольными скалидами с несохранившейся центральной пластинкой, боковые выросты частые, тонкие, вытянутые, неветвящиеся. Длина выростов и расстояние между выростами уменьшаются в направлении центрального шипа (табл. I, фиг. 7-9). Центральный выrost является продолжением центральной пластинки, латеральные ребра укрепляют выrost и делают его более темным по сравнению с остальной частью скалиды. *Baltiscalida njorda* Slater et al., 2017 тип С (2 образца) представлен вытянутыми скалидами с хорошо идентифицируемой базальной частью. Скалиды вытянутые, примерно половина скалиды представлена базальной пластинкой без выростов, имеется явный переход ширины от центральной части пластинки к базальной. По бокам центральной пластинки расположены мелкие выросты, треугольной формы, неветвящиеся, не удлиненные, расположены примерно на равном расстоянии друг от друга, длина выростов немного уменьшаются в направлении центрального выроста. Имеется шпора за боковыми выростами.

Размеры.

Образец	Мак ширина, μm	Мак высота, μm	Мак высота боковых выростов, μm	Средне расстояние между выростами, μm
<i>B. njorda</i> , тип 1, фиг. 1	110	235	15	15
<i>B. njorda</i> , тип 1, фиг. 2	80	220	15	15
<i>B. njorda</i> , тип 1, фиг. 3	130	150	14	10
<i>B. njorda</i> , тип 2, фиг. 4	275	55	15	20
<i>B. njorda</i> , тип 2, фиг. 5	105	35	5	10
<i>B. njorda</i> , тип А, фиг. 7	75	90	10	2
<i>B. njorda</i> , тип А, фиг. 8	50	100	10	2
<i>B. njorda</i> , тип А, фиг. 9	60	135	10	3
<i>B. njorda</i> , тип С, фиг. 10	40	140	9	5
<i>B. njorda</i> , тип С, фиг. 11	35	150	8	6

Сравнение. От *B. spinocunum* (Zhang in Gravestock et al., 2001) отличается большей шириной центральной пластинки, центральный вырост менее острый, боковые выросты укорочены, их основание шире, чем основание боковых выростов *B. spinocunum* (Gravestock et al., 2001).

Замечания. Использованы две классификации для описания морфологии скалидов. Первая классификация изначально была разработана на примере скалида *Ottoia* Walcott, 1911 (Smith et al., 2015) и представлена типами А и С на материале с Оленекского и Мунского поднятий. Для типа А характерно наличие частых мелких боковых выростов, за боковыми выростами имеется выступающая часть пластинки. Для типа С характерно наличие крупной базальной части, боковые выросты начинаются с середины скалиды и продолжаются до центрального шипа. Вторая классификация скалидов была разработана для представителей *Baltiscalida* (Slater et al., 2017). Из данной классификации имеются два типа: 1 тип представлен скалидами с частыми мелкими вытянутыми боковыми выростами, которые расположены по всей латеральной стороне; 2 тип представлен скалидами, у которых боковые расположены по возрастанию в направлении центрального шипа.

Скалиды из чулукунской и манькайской свит имеют меньшую плотность по сравнению с ранее описанными *Baltiscalida*, которые представлены плотными органостенными остатками с насыщенным коричневым цветом. Сибирские представители имеют менее плотную и более светлую структуру. Данные изменения могут быть связаны как с изначально разной химией организма, с разными обстановками захоронения, так и с разной температурой нагрева в последующее время. Данные цветовые характеристики не относятся к видовым признакам.

Распространение. Нижний кембрий, формация Филе-Хайдар, сланцевые пачки Виклау и Нер (из скважин Гротлингбо-1 и Филе-Хфйдар-1), Готланд, Швеция (Slater et al., 2017); нижний кембрий, Сибирская платформа, Оленекское поднятие, кессюсинская серия, чускунская свита (529.7 ± 0.3 млн лет), Мунское поднятие, Серкинская площадь, скважинный материал VII-1, VIII-1 (Dantes, Nagovitsin, 2026).

Материал. Всего 10 скалид: 5 скалид из манькайской свиты Серкинской площади Мунского поднятия, 5 скалид из чускунской свиты кессюсинской серии Оленекского поднятия.

Baltiscalida spinuconum (Zhang in Gravestock et al., 2001)

Ceratophyton spinocunum Zhang: Gravestock et al., 2001, с. 78, табл. IV, фиг. 7, 8.

Голотип. Образец 6337RS285-1, координаты England-finder 041/1 (Gravestock et al., 2001, с. 225, табл., фиг. 7).

Описание. Конические скалиды с боковыми неветвящимися выростами, отходящими от центральной треугольной пластинки. Центральная пластинка может быть гладкая или мелкозернистая, основание широко открытое, сужающееся в направлении к центральному шипу; шип замкнут на вершине. Боковые выросты конусовидные, длинные, тонкие, полые, расположены равномерно на одинаковом расстоянии относительно друг друга. Боковые выросты свободно соединяются с центральной конической полостью.

Сравнение. От *Baltiscalida njorda* Slater et al., 2017 отличается меньшей плотностью, более удлиненной узкой апикальной частью с частым, пилообразным распределением боковых выростов. Боковые выросты имеют более узкое основание по сравнению с боковыми выростами *Baltiscalida njorda*.

Замечания. Изначально данные скалиды были описаны в составе рода *Ceratophyton* (Gravestock et al., 2001), однако все представители рода имеют простую коническую морфологию без дополнительных выростов. Состав рода *Ceratophyton* был изменен, и образец с боковыми выростами был исключен (Dantes, Nagovitsin, 2026). Согласно ранее

предложенной гипотезе (Butterfield, Harvey, 2012; Wernström et al., 2023), скалиды с конической формой и боковыми выростами относятся к приапулидам.

Распространение. Нижний кембрий, атдабанский – ботомский ярусы, акритарховая зона 3, 5, 6, Южная Австралия, шельф Стюарта (базальная часть известняков Андамука), бассейн Эрроуи (формация Парачилна, нижняя часть известняков Вилкавиллина, и формация Мернмерна) (Gravestock et al., 2001).

Материал. Описание составлено на основании изучения австралийских экземпляров по литературным данным (Gravestock et al., 2001).

Род *Ottoia* Walcott, 1911

Ottoia prolifica Smith et al., 2015

Табл. I, фиг. 4

Ottoia prolifica: Walcott, 1911, с. 137, табл. 19, фиг. 1–5; Smith et al., 2015, с. 714, табл. 9, фиг. A–U.

Голотип. USNM 57619, Walcott, 1911, с. 137, табл. 19, фиг. 1–5 (Walcott, 1911a).

Описание. Скалида с широкой центральной пластинкой, которая заканчивается центральным шипом с широким основанием, дополнительные структуры, ограничивающие центральный шип отсутствуют. Боковые выросты удлиненные, частые, вытянутые, расположены примерно на равном расстоянии. В направлении центрального шипа боковые выросты уменьшаются, расстояние между ними сокращается. На некоторых боковых выростах имеются округлые апикальные расширения. Округлые расширения расположены закономерно и последовательно на боковых выростах. Поверхность центральной пластинки неровная, имеются папиллоподобные образования в центральной части.

Размеры.

Образец	Мах ширина, μm	Мах высота, μm	Мах высота боковых выростов, μm	Средне расстояние между выростами, μm
<i>O. prolifica</i> , табл. I, тип D, фиг. 6	150	220	40	10

Сравнение. От *Baltiscalida njorda* Slater *et al.*, 2017 и *B. spinocunum* (Zhang in Gravestock *et al.*, 2001) отличается наличием более длинных боковых выростов, центральная пластинка более широкая, по сравнению с представителями *Baltiscalida* (Slater *et al.*, 2017). От *Ganiomorpha* отличается наличием частых мелких выростов, а не крупных и более редких (Shan *et al.*, 2023). От *Selkirkia* отличается отсутствием плотных латеральных ребер (Smith *et al.*, 2015). От *Kraytdraco* отличается отсутствием длинных разветвленных боковых выростов (Mussini *et al.*, 2025a).

Замечания. Данный тип скалид морфологически схож со скалидами *Ottoia prolifica* Smith *et al.*, 2015, тип D. Для *Ottoia prolifica* Smith *et al.*, 2015 описано большое количество отпечатков интроверта, на котором прослеживаются различные типы скалид. Различные типы скалидов расположены зонально на интроверте приапулид (Vannier, 2012; Smith *et al.*, 2015). Для *Ottoia prolifica* Smith *et al.*, 2015 также были описаны единичные скалиды в органостенной сохранности, которые отнесены к типу D (Smith *et al.*, 2015). Описанный скалид из чускунской свиты мы относим именно к скалидам *Ottoia prolifica* Smith *et al.*, 2015, тип D на основании длинных боковых выростов, которые сильно больше, чем на скалидах других типов.

Распространение. Средний кембрий (гужангский и паибский яруса), формации Дэдвуд, Пика, Ирли и Хесс-Ривер, Саскатчеван, Канада (Smith *et al.*, 2015); нижний кембрий, Сибирская платформа, Оленекское поднятие, кессюсинская серия, чускунская свита.

Материал. 1 скалиды из чускунской свиты, Оленекское поднятие.

4.2. Kinorhyncha

Подтип Kinorhyncha Reinhard, 1881

Класс, отряд, семейство не известны

Род *Eokinorhynchus* Zhang et al., 2015

Типовой вид. *Eokinorhynchus rarus*, Zhang, 2015, ранний кембрий, фортунский ярус (535 млн лет), зона *Anabarites trisulcatus*–*Protohertzina anabarica*, нижняя часть пачки Синли, свита Дэнъин, серия Синли, уезд Наньцзян, северная часть провинции Сычуань, Южный Китай.

Диагноз. Червеобразное животное, состоящее из головы, шейного отдела и туловища. Голова состоит из интроверта с пентарадиально расположенными полыми скалидами и глотки с октарадиально расположенными зубами. Область шеи покрыта пятью кругами шейных скалид. Туловище имеет не менее 20 метамерных колец, каждое из которых покрыто плотно расположенными мелкими пластинками и бронировано заостренными склеритами. Пять пар крупных заостренных склеритов расположены билатерально, и один крупный заостренный склерит расположен в середине вентральной стороны. Две пары хвостовых шипов расположены вентральнее терминального ануса (Zhang et al., 2015, с. 2).

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От рода *Zhongpingscolex* Zhang et Liu, 2020 отличается меньшим количеством колец на теле (у *Zhongpingscolex* 15 колец (annuli), у *Eokinorhynchus* – 20 и более). Для *Eokinorhynchus* описано наличие глотки с октарадиально расположенными зубами, и две пары каудальных шипов, для *Zhongpingscolex* данные структуры не описаны (Zhang et al., 2015; Shao et al., 2020).

Замечания. Киноринхи являются сестринской группой приапрулид (Giribet, Edgecombe, 2017) и, вероятно, отделились в самом начале становления группы скалидофор (Zhang et al., 2015; Howard et al., 2022). Кембрийские киноринхи описаны по двум родам *Eokinorhynchus* Zhang et al., 2015 и *Zhongpingscolex* Zhang et Liu, 2020. Также были описаны киноринхи из отпечатков (Fu et al., 2019), однако позже было показано, что данные отпечатки являются остатками полихет (Giribet, Edgecombe, 2020; Li et al., 2025). На данный момент интерпретация *Zhongpingscolex* Zhang et Liu, 2020 подвергается

сомнению и интерпретируется как остатки приапулиды или полихеты, однако публикации по этому вопросу пока не было (личное сообщение Louliang Li).

Eokinorhynchus sp.

Табл. II, фиг. 1–7

Baltichaeta jormungandr: Slater, 2017, с. 126, рис. 8B-M (non Slater et al., 2017, с. 126, рис. 8A, N-V)

Описание. Один крупный фрагмент из нескольких наложенных друг на друга чехлов (минимум шесть) с метамерными сегментами (табл. II, фиг. 1). Латеральные края чехлов утолщены и формируют продольную структуру, которая заканчивается латеральными шипами так, что у каждого чехла имеется два латеральных шипа на одном конце тела. Каждый метамерный сегмент образован кутикулярными пластинками (зинотами), зониты перекрывают друг друга и образуют многослойную структуру (табл. II, фиг. 2). Метамерные пластинки имеют расческообразный край на одном конце. Рядом с кутикулярными пластинками и латеральными шипами, также видны меньшие по размеру дополнительные шипы. В зависимости от местонахождения кутикулярной пластинки на чехле животного, она имеет различную геометрию: пластинки с острым апикальным углом и пластинки с прямым апикальным углом (табл. II, фиг. 3–7). Кутикулярная пластинка на табл. II, фиг. 4 имеет прямой апикальный угол и утолщенный латеральный шип, окончание которого обломано. Над основной пластинкой видно начало предыдущей кутикулярной пластинки. На табл. II, фиг. 3, 5 также виден прямой апикальный угол, латеральные шипы отсутствуют. На табл. II, фиг. 6 явно выраженный острый апикальный угол, боковые края пластинки утолщены.

Размеры.

Образец	Мак длина, µm	Мак ширина, µm	Длина одного чехла, µm	Ширина одного чехла, µm	Длина латеральных шипов, µm
Фрагмент наложенных чехлов, табл. II, фиг. 1	600	550	400–550	200	60
Единичные пластинки	Длина, µm	Ширина, µm		Высота треугольных выростов, µm	
Табл. II, фиг. 3	45	484		-	
Табл. II, фиг. 4	90	30		-	
Табл. II, фиг. 5	70	75		-	
Табл. II, фиг. 6	80	60		-	
Табл. II, фиг. 7	60	65		12	

Замечания. В ходе работы были предложены несколько вариантов интерпретаций микрофоссилий: хеты полихет и чехлы киноринх. Хеты полихет в органостенной сохранности ранее были описаны как *Baltichaeta* Slater, 2017 из кембрия и из раннего ордовика (без систематического описания) (Mussini, Butterfield, 2025c). От ордовикских органостенных хет чуस्कунский материал отличается отсутствием длинных волосообразных выростов и наличием перекрывающихся зон роста (Mussini, Butterfield, 2025c). Главным отличием *Baltichaeta* является наличие сильно уплотненных латеральных ребер, наличие последовательных ростовых зон на тонкой поперечной части и расческообразные выросты, венчающие хеты (Slater et al., 2017). Плотные латеральные ребра и расческообразные выросты схожи с сибирским материалом, что позволяет сравнивать данные остатки. Однако принцип роста представляется разным: у *Baltichaeta* последовательно расположенные зоны роста, которые не перекрываются в пределах одной хеты (Slater et al., 2017). Зональность хет у современных полихет обусловлена нарастающими микротрубочками (uncini), которые и образуют видимые в световой микроскоп зоны роста (Knight-Jones, 1981). У предковых форм полихет хеты реконструируются как простые удлинённые цилиндрические выросты (Nanglu, Caron, 2017). У сибирских органостенных микрофоссилий ростовая зональность на пластинках не наблюдается, но имеются отдельные пластинки, которые перекрывают друг друга (табл. II). Такие пластинки характерны для киноринх (и в такой интерпретации будут именоваться зонитами) (Herranz et al., 2014; Herranz et al., 2022). Наличие различных апикальных углов на зонитах у современных киноринх свидетельствует о положении выбранной пластинки на разных участках тела (острый апикальный угол характерен для зонитов на головном и хвостовом отделе, прямой апикальный угол – туловищный отдел тела) (Yamasaki, Fujimoto, 2014). Для киноринх *Eokinorhynchus* на поверхности тела также описано большое количество выростов, которые расположены попарно и с определенными закономерностями. У сибирских образцов рядом с латеральными выростами имеются небольшие треугольные придатки. Из-за наложения большого количества чехлов сложно выделить отдельные структуры в центральной части, однако на табл. II фиг. 2 придатки рядом с латеральными выростами прослеживаются.

Перекрывание пластинок, отсутствие зон роста в пределах одной пластинки и различный апикальный угол, дополнительные придатки рядом с латеральными выростами позволяют предположить, что сибирский материал мог относиться именно к киноринхам. Наиболее близкие по времени существования являются представители *Eokinorhynchus*, на основании чего сибирский материал был отнесен именно к этому роду. Однако на данный

момент остается под вопросом как соотносится пластинчатое сегментированное строение китайских представителей *Eokinorhynchus* и зонито-подобное строение сибирских представителей.

Распространение. Ранний кембрий, фортунский ярус (535 млн лет), зона *Anabarites trisulcatus*–*Protohertzina anabarica*, нижняя часть пачки Синли, свита Дэнъин, серия Синли, уезд Наньцзян, северная часть провинции Сычуань, Южный Китай (Zhang et al., 2015); нижний кембрий, формация Филе-Хайдар, сланцевые пачки Виклау и Нер (из скважин Гротлингбо-1 и Филе-Хфйдар-1), Готланд, Швеция (Slater et al., 2017); нижний кембрий, Сибирская платформа, Оленекское поднятие, кессюсинская серия, чускунская свита.

Материал. Кластер из нескольких наложенных друг на друга чехлов (более 6), а также 5 отдельных пластинок.

4.3. Loricifera

Подтип Loricifera Kristensen, 1983**Класс, отряд, семейство не известны****Род *Eolorica* Harvey et Butterfield, 2017**

Типовой вид. *Eolorica deadwoodensis* Harvey et Butterfield, 2017, Верхний кембрий, фурунгий, керн из скважин формации Дэдвуд, Саскатчеван, Канада.

Диагноз. (Harvey, Butterfield, 2017, p. 1) Организм с лорикой (концевая часть имеет корсетоподобную форму) и интровертом (выворачивающаяся «голова» с шипами); длина лорики 120–215 μm ; общая длина, включая интроверт, примерно 180–300 μm . Ширина интроверта сопоставима с шириной лорики на переднем конце тела, а длина вывернутого интроверта равняется примерно половине лорики. Интроверт имеет более 200 удлиненных скалид, включая широкие, сжатые и расслабленные передние спиноскалиды, более тонкие спиноскалиды и/или задние трихоскалиды, некоторые из них имеют окаймление схожее с бахромой на концах. Ротовая часть отделена примерно шестью короткими клавоскалидами или элементами ротовой трубки. Лорика состоит из 20 продольно-вытянутых складок (пластинок), каждая 5–10 μm в ширину с квадратными или слегка закругленными передними краями, орнаментированными тонкими, направленными во вне бахромками с фибриллами 1.5 μm ; складки (пластинки) неразделенные и недифференцированные, плохо различимы к заднему концу. Лорика с кольцевой щелью и легкой изогнутостью, предположительно, на вентральной стороне.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Sirilorica carlsbergi* (Peel, 2010) разительно отличается размерами (в 10 раз) и насыщенностью анатомических элементов на единицу площади тела.

Замечания. Современные представители лорицифер имеют микроскопические размеры (до 500 μm) и являются мейобентосом (Neves et al., 2016; Giribet, Edgecombe, 2020), в связи с чем их обнаружение в палеонтологической летописи крайне затруднительно. Современные лорициферы имеют сложную анатомию и большое количество анатомических черт, которые расположены на маленькой площади организма (Peel, 2010; Harvey, Butterfield, 2017). Ранее была выдвинута гипотеза, согласно которой такое насыщение анатомических структур на единицу площади тела является результатом

миниатюризации организма при переходе к мейобентосному образу жизни (Peel et al., 2013). Данная теория объясняла крупные размеры *Sirilorica carlsbergi*, однако при обнаружении *Eolorica deadwoodensis* данная гипотеза была поставлена под вопрос.

Eolorica sp.
Табл. III. Фиг. 1–4

Описание. Один фрагмент, состоящий из двух, возможно трех, наложенных друг на друга элементов (табл. III). С двух сторон (табл. III, фиг. 2, 3) видны крупные элементы треугольной формы, интерпретируемые как возможные интроверты. От интроверта отходят скалиды (клато- и спиноскалиды). Большая часть образца закрыта минеральной составляющей, не позволяющей определить морфологические структуры. Большое количество выростов и удлинённых структур отходят в разные стороны от всего образца. На табл. III, фиг. 4 утолщённые выросты – клатоскалиды, которые окружают более толстую структуру – ротовую трубку. Количество клатоскалид – 6. Клатоскалиды не имеют орнаментации, сужаются кверху. Ротовая трубка загнута, на конце имеет плохо заметную треугольную микротекстуру, нижележащая часть гладкая. Противоположно фрагменту слева находится второй интроверт: основание цилиндрическое, после складки происходит сужение и формирование треугольной структуры (табл. III, фиг. 3). На втором интроверте видны 8 тонких выростов (спиноскалиды) и 4 утолщённых выроста (клатоскалиды). Клатоскалиды формируют плотную треугольную форму, из которой выглядывают тонкие спиноскалиды. Третий организм, возможно, находится перпендикулярно к двум другим, однако он практически полностью закрыт минеральной составляющей.

Размеры.

Образец, размеры	Интроверт слева табл. III, фиг. 2	Интроверт справа табл. III, фиг. 3	Весь фрагмент табл. III, фиг. 1
Мах ширина, μm	145	151	750
Мах длина, μm	-	-	350
Толщина клатоскалиды	11	8	-
Длина клатоскалиды, μm	42	-	-
Толщина ротовой трубки, μm	12	-	-
Длина ротовой трубки, μm	35	-	-
Толщина спиноскалиды, μm	5	5	-
Длина спиноскалиды, μm	63	-	-

Замечания. Несмотря на ограниченность чускусского материала, общая морфология, наличие конуса интроверта, клави- и спиноскалид, возможная ротовая трубка и микротекстура на ее поверхности позволяют отнести обнаруженный фрагмент к лорициферам. Однако, из-за наличия минерального загрязнения, перекрывающего большую часть объекта, вопрос родовой и видовой принадлежности остается открытым. Обнаруженный фрагмент с большой вероятностью относится к скалидофорам, согласно общей морфологии и особенностям организации скалид. Принадлежность к лорициферам может быть пересмотрена.

Распространение. Верхний кембрий, фурунгий, керн из скважин формации Дэвуд, Саскатчеван, Канада (Harvey, Butterfield, 2017); чускунская свита, кессюсинская серия, Оленекское поднятие, Сибирская платформа.

Материал. Один кластер из трех наложенных друг на друга лорик.

4.4. Lobopodia (фрагмент шипа *Hallucigenia*)**Клада Panarthropoda Nielsen, 1995****Тип Lobopodia Snodgrass, 1938****Класс, отряд не известны****Семейство Hallucigeniidae Conway Morris, 1977****Род *Hallucigenia* Conway Morris, 1977*****Hallucigenia* sp.**

Табл. VI, фиг. 1, 2

Описание. Кутикулярная агрегация, состоящая из нескольких (как минимум 6) индивидуальных фрагментов с заметной двухслойной микротекстурой. Один слой орнаментирован однонаправленными, слегка перекрывающимися треугольными чешуйками, апикальный угол которых составляет 30°. Треугольные чешуйки формируют диагональные ряды. Второй слой представлен плотно расположенными однонаправленными параллельными фибриллами. Однонаправленное расположение фибрилл соотносится с однонаправленным расположением треугольных чешуек из первого слоя. Индивидуальные фрагменты в агрегации частично наложены друг на друга. Как минимум два фрагмента имеют наложенные треугольные чешуйки, которые направлены в противоположных направлениях. Также имеется сравнительно небольшой фрагмент со свободно упакованными фибриллами, которые расположены под углом относительно расположения чешуек и фибрилл на других фрагментах.

Размеры. Длина кутикулярной агрегации – 130 µm, ширина – 150 µm. Длина треугольных чешуек – 7 µm, ширина – примерно 5 µm, апикальный угол 30°. Фибриллы располагаются с плотностью от 4 до 8 фибрилл на 10 µm.

Сравнение. Ранее были описаны схожие шипы в органостенной сохранности, которые идентифицированы как шипы галлюцигениид (Caron et al., 2013). Шипы со схожей морфологией описаны как в отпечатках, в органостенной сохранности, так и в фосфатизированном виде (Caron et al., 2013; Kovář, Fatka, 2025). Фосфатизированные орнаментированные шипы, *Mongolitubulus* в работе Harvey et al. (2012b), и *Rushtonites*-подобные шипы в работе (Butterfield, 1996), имеют треугольную чешуйчатость, схожую с шипами *Hallucigenia*.

Замечания. Принадлежность описанного фрагмента к таксону *Hallucigenia* определяется наличием треугольной чешуйчатой структуры, характерной для шипов данного рода (Caron et al., 2013). Два вида, *H. sparsa* и *H. fortis* имеют идентичную структуру, поэтому видовое определение затруднено (McCall, 2019). Ранее было высказано предположение, что фосфатизированные шипы *Mongolitubulus* и органостенные шипы *Hallucigenia* являются вариантами сохранности шипов галлюцигениид (Caron et al., 2013; Kovář, Fatka, 2025). Однако, в работах Л.М. Мельниковой было показано, что конусы *Mongolitubulus* являются выростами на раковинах брадориид и не являются шипами лобопод (Мельникова, 2000; Topper et al., 2016).

Распространение. Нижний кембрий, сланцы Маотяншань, Ченцзян, провинция Юннань, Китай (Dornbos, Chen, 2008); нижний кембрий, формация Баланг, биота Хуаюань, провинция Хунань, Китай (Zeng et al., 2026); нижний кембрий, чускунская свита, кессюсинская серия, Оленекское поднятие, Сибирская платформа; средний кембрий, сланцы Берджесс, Канада (Butterfield, 1996; Caron et al., 2013); средний кембрий, формация Каили, провинция Гуиджоу, Китай (Harvey, Butterfield, 2011).

Материал. Один кластер из наложенных фрагментов.

4.5. Arthropoda (фрагмент гнатобазы)

Тип Arthropoda von Siebold, 1848**?Подтип Chelicerata Heymons, 1901****Класс Artiopoda Hou, Bergström, 1997****Отряд Vicissicaudata Lerosey-Aubril et al., 2017****Семейство Sidneyiidae Walcott, 1911****?Род *Sidneyia* Walcott, 1911*****Sidneyia?* sp.**

Табл. VI, фиг. 3–5

Описание. Фрагмент гнатобазы представлен в профиль с зубоподобными выростами, которые покрывают все верхнюю поверхность. Зубоподобные выросты и их основание имеют более плотную структуру, основание фрагмента представлено более прозрачной пленкой. Различимы два слоя в основании фрагмента гнатобазы, наложенные один на другой. Можно предположить, что эти слои отвечают объемной форме фрагмента при жизни. Зубоподобные выросты уменьшаются в направлении от первого выроста. Вместе с большим фрагментом гнатобазы был обнаружен дополнительный более мелкий фрагмент (табл. VI, фиг. 3). Одна сторона более мелкого фрагмента схожа по строению с более крупной гнатобазой, однако большая часть перекрыта «мусором», что осложняет работу с данным остатком (табл. VI, фиг. 3). Более мелкий фрагмент гнатобазы имеет цельный контур в виде арки, где вогнутая часть сплошь покрыта мелкими зубоподобными выростами. С одной стороны фрагмента зубоподобные выросты формируют ложковидную структуру.

Размеры. Максимальная длина 1.25 мм, максимальная ширина (первый шип и основание) 770 μm , минимальная ширина (последний вырост и основание) 120 μm . Высота самого крупного первого шипа 200 μm , высота последнего шипа 50 μm .

Сравнение. Ранее были описаны два фрагмента гнатобазы из кембрия в органостенной сохранности из Hess River Biota (Mussini, Butterfield, 2025b). Общая морфология выростов сопоставима (Mussini, Butterfield, 2025b, Fig. 3, AG), однако плоскости, в которой сохранились фрагменты, отличаются: гнатобаза из манькайской свиты представлена в боковой проекции, в то время как материал из биоты Хесс-Ривер представлен в проекции сверху.

Замечания. В ходе работы были предложены несколько вариантов интерпретаций челюстно-подобного фрагмента. Принадлежность к радуле была исключена, поскольку отсутствует структура из микроворсинок, основание плотное и продолжительное, а зубоподобные выросты неупорядоченные и изменяются по величине. В манькайском комплексе также встречаются приапулиды, поэтому одно из предположений было, что данный фрагмент относится к скалидофорам. Недавно описанные материалы из формации Пика (Mussini et al. 2025b, Fig. 6A–D; Fig. 9H) имеют высокую оптическую плотность и достаточно сильно склеротизированы, имеют схожие зазубренные поля и морфологически сходны с манькайскими образцами. Некоторые образцы (которые также являются полыми) скалид интроверта также могут иметь субтерминальную выемку под центральным выростом (Mussini et al. 2025b, fig. 5U), что схоже с манькайскими образцами. Другой вариант интерпретации заключается в сравнении манькайского фрагмента с кембрийским представителем *Amiskwia* (относится к Spiralia). Челюстной аппарат *Amiskwia* схож с челюстным аппаратом гнатифер и состоит из симметричных пластинок, на которых расположены серии изогнутых стержнеобразных элементов (Caron, Cheung, 2019; Bekkouche, Gąsiorowski, 2022; Mussini, Butterfield, 2025b). Широкое основание, непостоянный размер зубоподобных выростов (особенно заметный в конце зубного ряда, где мелкие выросты расположены между крупными) и угол 90°С между первым выростом и основанием, в большей степени характерны для гнато баз, чем для скалид скалидофор или челюстного аппарата спиралий (Mussini, Butterfield, 2025b, Fig. 3AG; Luo et al., 2025, fig. 2; Caron and Cheung, 2019). Схожая морфология гнато баз также обнаруживается в отпечатках кембрийских хелицеро вых *Habelia optata*, *Sidneyia inexpectans* (Zacai et al., 2016; Aria, Caron, 2017), радиодонтов *Amplectobelua symbrachiata* (Cong et al., 2017a), и недавно описанного трилобитоморфа *Acanthomeridion serratum* (Wu et al., 2025). Схожая структура также была описана у силурийского ракоскорпиона *Eurypterus tetragonophthalmus* (Bicknell et al., 2018). Размеры гнато баз других кембрийских представителей соотносятся с размерами манькайской гнато базы (Aria, Caron, 2017; Mussini, Butterfield, 2025b).

Распространение. Нижний кембрий, формация Баланг, биота Хуаюань, провинция Хунань, Китай (Zeng et al., 2026); нижний кембрий, чускунская свита, кессюсинская серия, Оленекское поднятие, Сибирская платформа; средний кембрий, сланцы Берджесс, Канада (Walcott, 1911b); средний кембрий, формация Маньтоу, провинция Шаньдун (Sun et al., 2020)

Материал. Два фрагмента.

4.6. Ceratophyton

Клада, тип и класс не известны

Род *Ceratophyton* Kirjanov in Volkova, 1979

Ceratophyton Kirjanov: Волкова, 1979, с. 35.; Gravestock et al., 2001, с. 76;
Moczydłowska, 2008, с. 85.

Disnella: Paskevicienė, 1980, с. 58.

Veryhachium Deunff: Gravestock et al., 2001, с. 84.

Типовой вид. *Ceratophyton vernicosum* Kirjanov in Volkova, 1979, нижний кембрий, ровенский горизонт, окрестности Ленинграда, Литва (скв. Твярячюс), Белоруссия (скв. Страдечь-17, в с. Ляховцы, в с. Выдряница, в с. Сереховичи).

Диагноз. Конусовидные шипы, полые внутри, на поверхности иногда имеется фибриллярная структура. Длина варьирует от 50 μm до 2.2 мм, ширина варьирует от 50 μm до 500 μm , форма представлена от узко- до ширококонической. На поверхности микрофоссилий отсутствуют дополнительные отверстия и разветвленные выросты. Шипы могут быть прямые (апикальная часть перпендикулярна основанию) или изогнутые (апикальная часть под углом 90° к основанию). Основание «юбочка» (flare base) может быть представлено геометрически-правильной формой с ровным краем, неровной линией отрыва с плотно соединяющимися продолжением или отсутствовать (при недостаточно хорошей сохранности).

Видовой состав. *C. vernicosum* Kirjanov в Volkova, 1979, нижний кембрий, ровенский горизонт, окрестности Ленинграда, Литва (скв. Твярячюс), Белоруссия (скв. Страдечь-17, в с. Ляховцы, в с. Выдряница, в с. Сереховичи); *C. duplicum?* Paskevicienė, 1980, нижний кембрий, ровенский и лонтовасский горизонты Прибалтики и Белоруссии; *C. groetlingboensis* Hagenfeldt, 1989, нижний кембрий, формация Филе Хайдар, скв. Гротлингбо-1, Швеция; *Ceratophyton circufuntum* Zhang in Gravestock et al., 2001, нижний кембрий, ботомский ярус, акритарховая зона 6, известняки Парара, п-ов Йорк.

Сравнение. От рода *Protohertzina* отличается наличием ширококонических форм, фибриллярной структурой и широким основанием. Для конусовидных шипов

Ceratophyton характерно минимальное отношение длины к ширине 3:1 (достаточно длинный, не очень широкий), максимальное отношение длины к ширине 0.65:1 (маленький и очень широкий). Все представители рода *Protohertzina* являются длинными узкими структурами, а то время как представители рода *Ceratophyton* являются более короткими и широкими структурами

Замечания. Изначально род *Ceratophyton* был описан в составе группы Acritarcha, которая интерпретируется как микрофитопланктон. Однако, название таксона *Ceratophyton* уже было использовано для описания растений ранее (Stieglitz, 1772; Agardh, 1817), поэтому микрофоссилии рода *Ceratophyton* с растительной интерпретацией являлись младшим омонимом. Позже род *Ceratophyton* был описан в качестве остатков животных (Fatka, Konzalova, 1995; Butterfield, Harvey, 2012; Slater, Bohlin, 2022), и родовое наименование более не подходило под кодекс ботанической номенклатуры (54.1. b. 2). Кодекс зоологической номенклатуры допускает идентичные родовые названия для растений и животных, поэтому данное название более не является омонимичным (52.7).

Первыми животными, которые, возможно, обладали *Ceratophyton*-подобными структурами, были предложены ракообразные (Fatka, Konzalova, 1995). Авторы работы предложили поместить род *Ceratophyton* внутри класса веслоногих ракообразных (Copepods), основываясь на его морфологической схожести с экзоподидами копепод. Согласно другой интерпретации *Ceratophyton* является кутикулярной структурой линяющих беспозвоночных (Ecdysozoa) (Butterfield, Harvey, 2012; Slater, Bohlin, 2022). В данной работе мы придерживаемся интерпретации рода *Ceratophyton* в рамках группы линяющих беспозвоночных, однако формально описываем как Problematica в связи с ограниченным количеством доказательств, свидетельствующих о его природе. Прямое отнесение к известной животной группе на данный момент кажется преждевременным, однако интерпретация типа роста может быть использована без прямых аналогий и с меньшим количеством противоречий. Виды рода *Ceratophyton* представляют разные типы крепления шипов к телу животного: с помощью мембранного кольца, которое, возможно, обеспечивало подвижность выростов (*C. circufuntum*); непосредственное крепление к остальным покровам и неподвижное крепление выростов (*C. groetlingboensis*); с несохранившимся основанием и фибриллярной структурой (*C. vernicosum*); конусовидные микрообъекты с тремя гранями, возможно обеспечивающие жесткую структуру (*Ceratophyton* sp.). В пределах одного животного могут быть представлены несколько типов роста кутикулярных покровов, классификация выростов по их основанию отражает

их принцип роста и функционирования, что наиболее близко подходит к биологической интерпретации шипов в отсутствии самого животного.

Ранее уже высказывалось предложение интерпретировать вид *Ceratophyton spinocunum* (Zhang in Gravestock, *et al.* 2001) как глоточные зубы приапулид (Butterfield, Harvey, 2012; Wernström *et al.*, 2023). В данной работе мы придерживаемся этого взгляда и выносим вид *C. spinocunum* из состава рода *Ceratophyton*. Также предлагается вынести из состава рода вид *C. dunufuntum* (Zhang in Gravestock, *et al.* 2001), для которого характерны полые выросты в основании шипа (Gravestock *et al.*, 2001), что может свидетельствовать о его принадлежности к глоточным зубам приапулид. Вид *C. duplicum* включен в состав рода, однако его положение остается неясным, так как данный вид может быть наложение двух шипов вида *Ceratophyton vernicosum*.

Ceratophyton vernicosum Kirjanov in Volkova, 1979

Табл. IV, фиг. 27–34

Ceratophyton vernicosum Kirjanov: Волкова, 1979, с. 146, табл. XXXVIII, фиг. 1–3, 5–7, 10; Пашкявичене, 1980, с. 74, табл. XIV, фиг. 10; Соколов, 1985, с. 212, табл. 52, фиг. 6; Knoll, Sweet, 1987, с. 914, фиг. 8, 2; Янкаускас и др., 1989, табл. 54, фиг. 7; Moczyłowska, 1991, с. 127, табл. 15, фиг. E; Fatka, Konzalova, 1995, с. 65, табл. III, фиг. 8; Moczyłowska, 2008, с. 85, фиг. 8E; Mikuláš, 2008, с. 345, фиг. 5B; Palacios *et al.*, 2011, с. 51, фиг. 4B; Jachowicz-Zdanowska, 2013, с. 113, табл. XVI, фиг. 19, 20; Kushim, 2016, с. 21, табл. 1, фиг. 4.

Ceratophyton sp.: Пашкявичене, 1980, с. 47, табл. VII, фиг. 4; Соколов, 1985, с. 212, табл. 52, фиг. 7; Arvestål, Willman, 2020, с. 25, фиг. 12J; Golubkova *et al.*, 2022b, с. 698, табл. 16, фиг. 13, 15, 16.

Шипы без определения: Slater *et al.*, 2017, с. 124, фиг. 6A–C, с. 128, фиг. 9A, E, F; Slater *et al.*, 2018a, с. 7, фиг. 4B, E, L; Slater *et al.*, 2018b, с. 2, фиг. 3A–C, H, K, M, T, U.

Protohertzina compressa Slater, Harvey et Butterfield: Slater *et al.*, 2018a, с. 6, фиг. 3S–W, AC–AF, AI–AP, AR–AX, BG, BK–BP, BR–BV; Slater, Willaman, 2019, с. 6, фиг. 3A–E, G–I, K–Q.

Голотип. Образец №1877/51-4; Украина, Волынский регион, скважина Большой Обзыр №5, гл. 154.0; стоходская свита, нижний кембрий, лонтовасский регионярус (Волкова, 1979, с. 35, табл. XXXVIII, фиг. 1–3).

Описание. Конусовидные шипы, сильно уплощенные, часто имеется фибриллярная или продольная микротекстура. Длина варьирует от 200 μm до 1.5 mm, ширина варьирует от 100 μm до 570 μm , форма ширококоническая. Шипы часто прямые (апикальная часть перпендикулярна основанию), иногда выражен изгиб не более 20°. Выраженное основание отсутствует, шип расширяется равномерно от апикального конца. На поверхности отсутствуют дополнительные отверстия и выросты, латеральные ребра несколько утолщены.

Размеры.

Образец	Max ширина, μm	Max длина, μm	Апикальный угол
<i>C. vernicosum</i> , табл. IV, фиг. 27	243	725	38°
<i>C. vernicosum</i> , табл. IV, фиг. 28	292	715	23°
<i>C. vernicosum</i> , табл. IV, фиг. 29	428	1100	Наклон отсутствует
<i>C. vernicosum</i> , табл. IV, фиг. 30	326	1190	11°
<i>C. vernicosum</i> , табл. IV, фиг. 31	534	1516	Наклон отсутствует
<i>C. vernicosum</i> , табл. IV, фиг. 32	100	354	Наклон отсутствует
<i>C. vernicosum</i> , табл. IV, фиг. 33	86	217	Наклон отсутствует
<i>C. vernicosum</i> , табл. IV, фиг. 34	106	193	-

Сравнение. От видов *C. circufuntum* и *C. groetlingboensis* отличается наличием фибриллярной структуры, ширококонической почти прямой формой; от вида *Ceratophyton* с тремя гранями отличается отсутствием граней. Общая морфология и поверхностная микроструктура схожа с видом *C. duplicum*, отличие состоит только в отсутствии наложенных шипов. Два шипа могут быть наложены один на другой или могут представлять замену одного шипа другим во время линьки животного. Второй пример, смена шипов в процессе линьки, представлен в отпечатках (Smith, Ortega-Hernández, 2014). Отсутствие перекрывающихся шипов в материале с Сибирской платформы не позволяет нам исследовать данную теорию в полной мере.

Замечания. Конусовидные микрофоссилии, скорее всего, являлись выростами кутикулярных покровов с подстилающим недифференцированным эпителием, так как на поверхности отсутствуют дополнительные отверстия или следы чувствительных волосков. Микрообъекты сильно уплощены, что не позволяет сделать вывод о наличии внутренней полости. Однако, это также может быть результатом тафономических изменений. Имеются плотные микрообъекты (табл. IV, фиг. 31), для которых можно предположить, что внутреннее пространство было заполнено плотным кутикулярным веществом. Данное предположение основано только на плотности микрофоссилии по сравнению со всеми остальными конусовидными объектами. Отсутствие основания не позволяет предполагать

принцип крепления шипа к организму, однако схожая морфология и наличие микротекстуры позволяют объединять их в рамках одного вида.

Распространение. Литва, Нижний кембрий, ровенский горизонт, скв. Твярячюс, гл. 441,6 м, скв. Бутканай, гл. 781,7 – 823,1 м, Литва (Волкова и др., 1979; Пашкявичене, 1980; Соколов, Ивановский, 1985; Янкаускас и др., 1989); лонтовасская свита, ровенская пачка, скв. Твярячюс, гл. 417 м (Korkutis, 1981); Латвия, нижний кембрий, лонтовасский и ровенский горизонты, скв. Лудза, гл. 780 – 786,4 м (Волкова и др., 1979; Пашкявичене, 1980; Соколов, Ивановский, 1985; Янкаускас и др., 1989); Беларусь, нижний кембрий, терренувский ярус, кестлаские слои лонтовасской свиты; карьер Кунда, казариские слои воозиской свиты, скв. F332-Вихтерпалу ; свита воронка, скв. F-169, гл. 202 – 111,5 м, скв. TR25A, гл. 275 – 234 м ; ровно-лонтовасский и лонтовасский региоярусы, скв. Северо Полоцкая, гл. 431,8 – 355,5 м, рудаминская и лонтовасская свиты, Латвийская седловина (Golubkova et al., 2022b); Эстония, нижний кембрий, скв. Страдечь-17, гл. 790,4 – 796 м, в с. Ляховцы (Пашкявичене, 1980); Украина, нижний кембрий, скв. в селах Большой Обуз, Бережница, Бережцы, Выдраница, Сереховичи (Волкова и др., 1979; Соколов, Ивановский, 1985; Янкаускас и др., 1989); Чехия, нижний кембрий, гора Кочка в горах Брды, пасекские сланцы (Fatka, Konzalova, 1995); Польша, нижний кембрий, скв. Лопенник IG-1, гл. 5210,0 м, 5376,7 м, 5382,2 м, 5385,6 м, мазовецкая формация, люблинский склон , скв. Немчички-3, гл. 5396 – 5401 м, прелкарпатский прогиб ; нижний кембрий, терренувский ярус, скв.: Андрыхув-3, Боженга IG 1, Хшонстовице Rch 6, Глогучув IG 1, Гочалковице IG 1, Кенты-8, Кенты-9, Ключе-1, Козы Mt 3, Пётровице-1, Райброт-1, Райброт-2, Сулошова, Трояновице, WB 137, WB 141, Виснёва-3, Виснёва-6, Виснёва IG 1, Трояновице-2, Сяновице-2, формация Боженга, Верхнесилезский блок (Jachowicz-Zdanowska, 2013; 2014); Россия, нижний кембрий, василеостровские, ломоносовские, старорусские слои, скв. Коровье-8, гл. 221,3 – 124,3 м, Восточно-Европейская платформа (Kushim et al., 2016); томмотский ярус, Оленекское поднятие, Сибирская платформа (Grazhdankin et al., 2020a); Серкинская площадь, скв. SVII-1, SVIII-1, Мунское поднятие, Сибирская платформа (Dantes et al., 2026); Норвегия, нижний кембрий, подсвита Топиггане формации Токкамане, Шпицберген, архипелаг Свальбард (Knoll, Swett, 1987); Канада, нижний кембрий, нижняя часть разреза Хэндфорд-Брук (пачка Квако-Роуд) формации Рэтклифф-Брук, от верхней пачки 1 до нижней пачки 2 формации Чапел-Айленд, п-ов Бьюрин, Южный Нью-Брансуик ; о. Ньюфаундлэнд, нижний кембрий, формация Форто (Butterfield, Harvey, 2012); Финляндия, средний кембрий, скв. Вимпели-302, импактный кратер Лаппаярarvi

(Slater, Willman, 2019); Швеция, нижний кембрий, сланцы Виклау и Нэр, формация Филе Хайдар (Slater et al., 2017).

Материал. 8 образцов.

Ceratophyton groetlingboensis Hagenfeldt, 1989

Табл. IV, фиг. 20–26

Ceratophyton groetlingboensis Hagenfeldt: Hagenfeldt, 1989, с. 28–29, табл. 1, фиг. 9, 10.

Шипы без определения: Slater et al., 2017, с. 124, фиг. 6Н, М–Q, Т, с. 125, фиг. 7А–Н, N–R, Т, U; Slater et al., 2018b, с. 2, фиг. 3, L; Shan et al., 2023, с. 37, табл. 2, фиг. 9, 11, 13.

Protohertzina compressa Slater, Harvey et Butterfield: Slater et al., 2018a, с. 6, фиг. 3L, O, AG, AH, AQ, AV, AY–BF, BH, BQ, BX–CC; фиг. 4Н, К, М, N.

Ceratophyton vernicosum Kirjanov: Grazhdankin et al., 2020a, с. 7, фиг. 4m.

Голотип. Образец LO 602, slide GB-05: L 29/3 (табл. 1, фиг. 9, Hagenfeldt, 1989). Нижний кембрий формация Филе Хайдар, скважина Гролингбо-1, Готланд, Швеция. Зона *Holmia inusitata*.

Описание. Конусовидные органостенные шипы, полые внутри, как правило, без поверхностной микротекстуры, иногда могут быть небольшие выросты в основании. Форма узко-коническая, длина варьирует от 200 μm до 1.2 мм, ширина варьирует от 70 μm до 400 μm . Шипы часто прямые (апикальная часть перпендикулярна основанию), иногда наблюдается изгиб (апикальная часть под углом к основанию, угол до 90°). Основание имеет форму воронки, имеется небольшое уплотнение, за которым продолжается ткань шипа и заканчивается неровной линией отрыва. Имеются складки из прилегающих тканей, основание веерообразно расходится книзу. На поверхности шипов отсутствуют дополнительные отверстия.

Размеры.

Образец	Мах ширина шипа, μm	Мах ширина основания шипа, μm	Мах длина, μm	Апикальный угол
Табл. IV, фиг. 20	240	425	1220	-
Табл. IV, фиг. 21	208	318	256	25

Табл. IV, фиг. 22	160	325	840	26
Табл. IV, фиг. 23	84	112	260	-
Табл. IV, фиг. 24	116	160	381	16
Табл. IV, фиг. 25	32	70	182	8
Табл. IV, фиг. 26	112	261	696	-

Сравнение. От вида *C. circufuntum* отличается наличием воронкообразного основания с неровной линией отрыва, шип может быть направлен под углом к основанию; от вида *C. vernicosum* и *Ceratophyton* с тремя гранями отличается наличием основания, отсутствием фибриллярной структуры и граней.

Замечания. Конусовидные микрофоссилии, скорее всего, являлись выростами кутикулярных покровов с подстилающим недифференцированным эпителием при жизни, на поверхности отсутствуют отверстия или следы дополнительных структур, на основании которых можно было бы предположить дополнительные функции. Микрообъекты представлены более-менее светлым веществом, что свидетельствует о наличии эпителия внутри микрофоссилии при жизни (не являются подобием Brunner's organ). Неровное основание и линия отрыва позволяют предположить, что при жизни конусовидные элементы крепились к окружающим их кутикулярным покровам неподвижно и плотно. Скорее всего, конусовидные микрообъекты выполняли защитную функцию или, находясь на подвижной части тела, использовались для передвижения [по аналогии с коготками современных тихоходок (Nelson et al., 2020)]. Конусовидные микрофоссилии с неровным основанием объединяются в рамках одного вида по принципу роста и не принадлежат одному организму.

Распространение. Швеция, нижний кембрий, формация Филе Хайдар, скв. Гролингбо-1 (Hagenfeldt, 1989), сланцы Виклау и Нэр, формация Филе Хайдар (Slater et al., 2017); Эстония, нижний кембрий, кестлаский горизонт лонтоваской свиты, Кундаский карьер, касариский горизонт воозиской свиты, скв. F332-Вихтерпалу (Slater et al., 2018a); Гринландия, нижний кембрий, разрезы Сэтердаль и Бриллежё, формация Буэн, Земля Пири (Slater et al., 2018b); Россия, томмотский ярус, Оленекское поднятие, Сибирская платформа (Grazhdankin et al., 2020a); Серкинская площадь, скв. SVII-1, SVIII-1, Мунское поднятие, Сибирская платформа (Dantes et al., 2026); Китай, граница кембрия-ордовика, Секция Сяоянцяо, северо-восточная часть Северо-Китайского кратона, деревня Даянча, район Цзяньюань, городской округ Байшань, провинция Цзилинь (Shan et al., 2023).

Материал. 7 образцов.

Ceratophyton circufuntum Zhang в Gravestock et al. 2001

Табл. IV, фиг

Ceratophyton vernicosum Kirjanov: Волкова, 1979, с. 146, табл. XXXVIII, фиг. 12; Пашкявичене, 1980, с. 68, табл. VIII, фиг. 1–3; табл. XI, фиг. 5; Zang et al., 2007, с. 155, фиг. 10A, B, H, I; Jachowicz-Zdanowska, 2013, с. 113, табл. XVI, фиг. 22.

Disnella forcipata Pashkevicienè: Пашкявичене, 1980, с. 58, табл. VII, фиг. 2; с. 59, табл. XI, фиг. 11; Янкаускас и др., 1989, табл. LIV, фиг. 8.

Ceratophyton circufuntum Zhang: Gravestock et al., 2001, с. 225, табл. IV, фиг. 9.

Veryhachium (Veryhachium) trisentium Zhang: Zang et al., 2007, с. 156, фиг. 11J.

Шипы без определения: Butterfield, Harvey, 2012, с. 71, фиг. 2, C; Slater et al., 2017, с. 124, фиг. 6J, U; с. 125, фиг. 7, S; Slater et al., 2018a, с. 6, фиг. 3BW, с. 6, фиг. 4I, J; Shan et al., 2023, с. 37, табл. 2, фиг. 14.

Ceratophyton sp.: Jachowicz-Zdanowska, 2014, с. 78, фиг. 6, 15; Golubkova et al., 2022a, с. 698, табл. 16, фиг. 14; Golubkova et al., 2022b, с. 470, табл. IV, фиг. 3.

Голотип. PIRSA 6428RS 118-1, pl. IV, fig. 9, Gravestock et al., 2001; Австралия, полуостров Йорк, координаты England Finder: G62/1, SYC-101, гл. 232.2 m; нижний кембрий, известняк Парара, акритарховая зона 6.

Описание. Конусовидные шипы, полые внутри, иногда наблюдается продольная или фибриллярная микротекстура. Форма изменяется от широко- до узкоконической, длина варьирует от 50 µm до 1.7 мм, ширина варьирует от 50 µm до 500 µm. Шипы прямые (апикальная часть перпендикулярна основанию), редко изогнутые. Основание округлое или первоначально, до смятия, округлое с ровным геометрически-правильной формы краем. Шипы могут иметь более широкое основание, которое резко отходит от самого шипа (фиг. 12, 13, 19), более плавный переход между шипом и основанием (фиг. 15, 16, 17) или расклешенное основание может отсутствовать (фиг. 10, 11, 14). На поверхности шипа отсутствуют дополнительные отверстия и выросты, основание шипа иногда имеет концентрические складки, расположенные на равном расстоянии.

Размеры.

Образец	Мах ширина шипа, μm	Мах ширина основания шипа, μm	Мах длина, μm	Апикальный угол
Табл. IV, фиг. 10	540	540	12288	11
Табл. IV, фиг. 11	107	121	658	11
Табл. IV, фиг. 12	52	144	238	12
Табл. IV, фиг. 13	42	148	204	10
Табл. IV, фиг. 14	40	76	420	-
Табл. IV, фиг. 15	75	140	245	-
Табл. IV, фиг. 16	76	132	155	-
Табл. IV, фиг. 17	45	107	113	81
Табл. IV, фиг. 18	31	51	109	-
Табл. IV, фиг. 19	9	31	69	-

Сравнение. От вида *C. groetlingboensis* отличается наличием геометрически-правильного края основания, по отношению к основанию кончик шипа направлен почти или полностью перпендикулярно; от видов *C. vernicosum* и *Ceratophyton* с тремя ребрами отличается наличием объемного основания, отсутствием фибриллярной структуры, более равномерным изменением ширины объекта, отсутствием трех граней.

Замечания. Конусовидные микрофоссилии, скорее всего, являлись выростами кутикулярных покровов с подстилающим недифференцированным эпителием, так как на поверхности микрообъектов отсутствуют дополнительные отверстия или следы чувствительных волосков. Конусовидные микрообъекты представлены относительно светлым веществом, что свидетельствует о наличии эпителия внутри конусовидного объекта при жизни, а не о заполнении его кутикулярным веществом (если вырост очень плотный и неполый, заполнен кутикулярным веществом, то он образует плотную структуру на подобие органа Бруннера) (Richards, Richards, 1979). Геометрически-правильное основание предполагает наличие несклеротизированного мембранного кольца в основании микрообъекта, с помощью которого происходило крепление к остальному организму (Gorb, 2001). Данное строение характерно для подвижных структур или неподвижных структур, но находящихся на подвижной части тела. Микрофоссилии с геометрически-правильным основанием, скорее всего, принадлежали разным животным или выполняли различные функции в пределах одного организма. Объединение микрообъектов по типу основания показывает не принадлежность к конкретному организму, а принцип роста и функционирования микрофоссилий при жизни в отсутствии самого животного.

Распространение. Литва, Нижний кембрий, ровенский горизонт, скв. Твярячюс, гл. 441,6 м, скв. Бутканай, гл. 781,7 – 823,1 м, Литва (Волкова и др., 1979; Пашкявичене, 1980; Соколов, Ивановский, 1985; Янкаускас и др., 1989); Латвия, нижний кембрий, лонтовасский и ровенский горизонты, скв. Лудза, гл. 780 – 786,4 м (Волкова и др., 1979; Янкаускас и др., 1989); Эстония, нижний кембрий, кестлаский горизонт лонтовасской свиты, Кундаский карьер, касариский горизонт воозиской свиты, скв. F332-Вихтерпалу (Slater et al., 2018a); нижний кембрий, скв. Страдечь-17, гл. 790,4 – 796 м, в с. Ляховцы (Пашкявичене, 1980); ровно-лонтовасский и лонтовасский региоярусы, скв. Северо Полоцкая, гл. 478,9 – 339,8 м и 431,8 – 355,5 м, рудаминская и лонтовасская свиты, Латвийская седловина (Golubkova et al., 2022a; 2022b); Украина, нижний кембрий, скв. в селах Большой Обуз, Бережница, Бережцы, Выдраница, Сереховичи (Волкова и др., 1979; Янкаускас и др., 1989); Польша, нижний кембрий, терренувский ярус, скв.: Андрыхув-3, Божента IG 1, Хшонстовице Rch 6, Глогучув IG 1, Гочалковице IG 1, Кенты-8, Кенты-9, Ключе-1, Козы Mt 3, Пётровице-1, Райброт-1, Райброт-2, Сулошова, Трояновице, WB 137, WB 141, Виснёва-3, Виснёва-6, Виснёва IG 1, Трояновице-2, Сяновице-2, формация Божента, Верхнесилезский блок (Jachowicz-Zdanowska, 2013; 2014); Россия, нижний кембрий, томмотский ярус, Оленекское поднятие, Сибирская платформа (Grazhdankin et al., 2020a); Серкинская площадь, скв. SVII-1, SVIII-1, Мунское поднятие, Сибирская платформа (Dantes et al., 2026); Австралия, нижний кембрий, ботомский ярус, акритарховая зона 5-6, известняки Парара (п-ов Йорк) и бассейн Офицер (нижняя часть формации Олдберра) (Gravestock et al., 2001; Zang et al., 2007); Канада, нижний кембрий, о. Ньюфаундлэнд, нижний кембрий, формация Форто (Butterfield, Harvey, 2012); Швеция, нижний кембрий, сланцы Виклау и Нэр, формация Филе Хайдар (Slater et al., 2017); Китай, граница кембрия-ордовика, Секция Сяоянцяо, северо-восточная часть Северо-Китайского кратона, деревня Даянча, район Цзяньюань, городской округ Байшань, провинция Цзилинь (Shan et al., 2023).

Материал. 10 образцов.

Ceratophyton sp.

Табл. IV, фиг. 35–41

Ceratophyton vernicosum: Moczydłowska, 2008, с. 85, фиг. 8D.

Описание. Уплощенные конусовидные микрофоссилии, на которых четко прослеживаются три утолщения: два латеральных и одно медиальное. Основание у шипов не сохранилось, представлено частично разрушенной структурой. Медиальное ребро расположено по середине (табл. IV, фиг. 36, 38, 39, 40, 41) или смещено к одной из сторон (табл. IV, фиг. 35, 37). Микротекстура на поверхности шипов отсутствует, дополнительных продольных складок не наблюдается. Апикальный конец микрофоссилий более плотный и темный по сравнению со срединной и базальной частью. Шипы не загнуты, апикальный конец направлен вдоль прямой линии.

Размеры.

Образец	Мах ширина шипа, μm	Мах ширина основания шипа, μm	Мах длина, μm
Табл. IV, фиг. 35	97	-	521
Табл. IV, фиг. 36	27	43	181
Табл. IV, фиг. 37	89	-	572
Табл. IV, фиг. 38	85	-	439
Табл. IV, фиг. 39	23	92	267
Табл. IV, фиг. 40	36	-	87
Табл. IV, фиг. 41	60	-	470

Сравнение. От видов *C. circufuntum*, *C. groetlingboensis* и *C. vernicosum* отличается наличие трех ребер, отсутствием широкого основания, отсутствием фибриллярной структуры.

Замечания. Медиальное ребро может представлять собой складку, которая образовалась при захоронении объемного шипа, или же быть анатомической структурой, которая присутствовала при жизни животного. Группа из конусовидных микрофоссилий с тремя ребрами (табл. IV, фиг. 35–41) могла быть использована для формирования жесткой структуры объекта. Уплощенная природа микроостатков и отсутствие линии прикрепления в основании не позволяет реконструировать их положение и крепление к организму. Можно сделать вывод о животной природе данных микрофоссилий, однако более детальное описание затруднительно. Общая морфология данных объектов схожа с Anabaritidae, однако до появления дополнительных морфологических или других данных мы описываем конусовидные шипы с тремя ребрами в составе формального рода со схожим типом сохранности. Уплощенная природа остатков также не позволяет реконструировать тип симметрии (радиальная или билатеральная).

Распространение. Польша, нижний кембрий, формация Мазовше, скв. Лопенник IG-1, глубина 5376,7 м, 5382,2 м и 5385,6 м, люблинский склон, Восточно-Европейская платформа (Moczyłowska, 2008b); Россия, томмотский ярус, Оленекское поднятие, Сибирская платформа (Grazhdankin et al., 2020a); Серкинская площадь, скв. SVII-1, SVIII-1, Мунское поднятие, Сибирская платформа (Dantes, Nagovitsin, 2026).

Материал. 7 образцов.

4.7. Chaetognatha

Клада Chaetognathifera Bekkouche et Gąsiorowski, 2022

Тип Chaetognatha Leuckart, 1854

Класс и отряд не известны

Род *Protohertzina* Missarzhevsky, 1973

Табл. IV, фиг. 1–9

Protohertzina Missarzhevsky: Миссаржевский, 1973, с. 54; 1989, р. 212; Bengtson, 1983, с. 8; Мамбетов, 1988, с. 152; Qian, 1989, с. 211; Qian, Bengtson, 1989, с. 64; Bengtson et al., 1990, с. 330; Есакова, Жегалло, 1996, с. 98; Slater et al., 2018, с. 6.

Emeidus Chen: Chen, 1982, с. 258.

Hastina Yang et He: Yang, He, 1984, с. 38.

Шипы без определения: Slater et al., 2025, с. 5; Mussini, Butterfield, 2025, с. 4.

Типовой вид. *Protohertzina anabarica* Missarzhevsky, 1973, верхи юдомского комплекса, немакит-далдынский горизонт северо-западного склона Анабарского массива, низы нижнего кембрия, Малого Каратау, Казахстан.

Диагноз. Двусторонне симметричные, конические, сильно вытянутые элементы, похожие на когти, прямые или постепенно изгибающиеся, с расширенной базальной частью. Базальная впадина глубокая, достигает апикальной части элемента. Передняя сторона выпуклая, реже прямая, круглая в поперечном сечении, с небольшим углублением (бороздкой) в прикорневой части элемента. Задняя сторона вогнутая, реже прямая, со срединным килем. Срединный киль редко присутствует на передней стороне. Передняя и задняя стороны отделены друг от друга боковыми ребрами. Химический состав – фосфат кальция (Parkhaev, Demidenko, 2010).

Видовой состав. *Protohertzina anabarica* Missarzhevsky, 1973, верхи юдомского комплекса, немакит-далдынский горизонт северо-западного склона Анабарского массива, низы нижнего кембрия, Малого Каратау, Казахстан; *P. siciformis* Missarzhevsky, 1973, томмотский ярус нижнего кембрия, фосфоритоносная толща, Малый Каратау, Казахстан, р. Кокус; *P. unguliformis* Missarzhevsky, 1973, верхи юдомского (?) комплекса – основание томмотского руса нижнего кембрия, Кылахская гряда, р. Алдан; *P. cultrata* Missarzhevsky, 1977, нижний кембрий, атдабанский ярус, Алтае-Саянская область, Монголия; *P. robusta* Qian, 1977, слой 4, разрез Цзицзяпо, формация Яньцзяхэ, район Ичан, провинция Хубэй, Китай; *P. dabashanensis* Yang, He, 1984, горизонт мэйшунь, формация Дэннин, Китае.; *P. compressa* Slater, Harvey, Butterfield, 2018, касариский горизонт воозиской свиты, скв. F332-Вихтерпалу, кестлаский горизонт лонтоваской свиты, Кундаский карьер, нижний кембрий, Эстония.

Сравнение. От рода *Hertzina* Müller, 1959 отличается килем на задней стороне конодонта и бороздкой на передней, а также общей формой. От *Mongolodus* Missarzhevsky, 1977 отличается сильно удлиненной округлой формой, не сжаты с латеральных сторон. От *Fimbulispina* Peel, 2025 отличается отсутствием медиального канала.

Замечания. Изначально таксон *Protohertzina* был описан в фосфатной сохранности как представитель мелкораковинной фауны (Миссаржевский, 1973). В 2018 году (Slater et al., 2018a) были описаны конусовидные органостенные микрофоссилии, морфологически очень схожие с таксоном *Protohertzina*, однако уплощенные и сохранившиеся как органостенные пленки. Разная сохранность могла возникнуть из-за различных тафономических условий, однако морфология остатков свидетельствует об общем происхождении.

Protohertzina compressa Slater, Harvey et Butterfield, 2018

Табл. IV, фиг. 1–9

Шипы без определения: Slater et al., 2017, с. 128, фиг. 9B–D; Slater et al., 2018b, с. 2, фиг. 3AC, AF–AI; Mussini, Butterfield, 2025, с. 4, фиг. 2X, Y.

Protohertzina compressa Slater, Harvey et Butterfield: Slater et al., 2018a, с. 6, фиг. 3A–K, M, N, P–R, V, X–AB, BU–BV, BI, с. 7, фиг. 4C, D, F, G; Slater, Willman, 2019, с. 6, фиг. 3F, J; Grazhdankin et al., 2020a, с. 7, фиг. 4I

Голотип. NRM-PZ X 7032, Эстония, касарский горизонт воозиской свиты, скв. F332-Вихтерпалу, кестлаский горизонт лонтоваской свиты, Кундаский карьер, нижний кембрий (Slater, *et al.* 2018a, с. 6, фиг. 3N).

Описание. Простые, конические органостенные шипы до 1.2 мм в длину. Шипы постепенно расширяются от кончика к основанию с минимальным соотношением длина/основание 6:1 и максимальным соотношением – 13:1. Шипы имеют небольшую изогнутость, изгиб не более 20° от основания к кончику. Стенка шипов имеет продольную исчерченность с иногда переплетающимися волокнами. Вогнутые и выгнутые ребра шипов обычно утолщены и оптически более плотные. Выросты и отверстия на шипах отсутствуют. Апикальный конец более плотный у некоторых шипов (табл. IV фиг. 3, 4, 6), базальная часть менее плотная у всех шипов. Базальное отверстие обычно плоское или не сохранилось.

Размеры.

Образец	Мах ширина шипа, μm	Мах длина, μm	Апикальный угол
Табл. IV, фиг. 1	90	1203	24
Табл. IV, фиг. 2	80	615	30
Табл. IV, фиг. 3	64	446	16
Табл. IV, фиг. 4	125	727	21
Табл. IV, фиг. 5	128	694	10
Табл. IV, фиг. 6	95	533	Нет наклона
Табл. IV, фиг. 7	134	786	Нет кончика
Табл. IV, фиг. 8	35	263	Нет наклона
Табл. IV, фиг. 9	35	129	33

Замечания. *Protohertzina compressa* схожа с другими видами рода по общей морфологии и строению, однако если учитывать интерпретацию данного таксона в качестве щетинок хетогнат (Szaniawski, 2002), то конусовидные микрофоссилии с крупным основанием и сильно выраженной кривизной не могут быть включены в данный вид. Однако сохранность может отличаться и, если микроостатки будут сохранены под косым углом, степень неопределенности будет сильно выше. Все известные отпечатки щетинок хетогнат (Chen, Huang, 2002; Doguzhaeva et al., 2002; Shu et al., 2017; Briggs, Caron, 2017) не имеют крупных форм с явно выраженным основанием, а кончик щетинки отклоняется от основания не более чем на 20°. Но у ранних хетогнат щетинки могли быть намного шире. Следует вопрос, какой морфотип щетинок хетогнат был предковым? Этот вопрос выходит за рамки данной работы, однако требует особого внимания в дальнейшем.

Щетинки, представленные в данной работе, были обнаружены в отложениях раннего кембрия и на этом основании мы предполагаем, что хетогнаты уже имели тонкие хватательные щетинки, это также подтверждается ранее описанными органостенными микрофоссилиями (Slater et al., 2017). У щетинок хетогнат длина в несколько раз больше ширины основания, что выражается в максимальном отношении длины к ширине 1:13.3. Изначально выделенное соотношение 3.4:1 характеризует конусовидные микрообъекты с широким основанием и небольшой длиной, что не является характерной морфологией щетинок хетогнат. Широкие конусовидные хватательные щетинки отсутствуют как у современных представителей, так и на отпечатках древних хетогнат, которые сохранились в прижизненном положении, однако схожая микроструктура между представителями видов *Ceratophyton* и *Protohertzina compressa* остается вопросом. Дополнительным аргументом является строение щетинок современных хетогнат, которые являются сложным органом (Bone et al., 1983). Часть микрообъектов, первоначально описанных в составе вида *Protohertzina compressa*, имеют явные признаки роста кутикулярных покровов (наличие явно-выраженного округлого основания с геометрически-правильной или неровной формой линии отрыва), которые не соответствуют строению роста щетинок хетогнат.

Распространение. Швеция, нижний кембрий, сланцы Виклау и Нэр, формация Филе Хайдар (Slater et al., 2017); Эстония, нижний кембрий, кестлаский горизонт лонтоваской свиты, Кундаский карьер, касариский горизонт воозиской свиты, скв. F332-Вихтерпалу (Slater et al., 2018a); Гренландия, нижний кембрий, разрезы Сэтердаль и Бриллежё, формация Буэн, Земля Пири (Slater et al., 2018b); Финляндия, средний кембрий, скв. Вимпели-302, импактный кратер Лаппаярви (Slater, Willman, 2019); Канада, ранний-средний кембрий, формация Хесс Ривер (Mussini, Butterfield, 2025b); Россия, нижний кембрий, томмотский ярус, чускунская свиты, Оленекское поднятие, Сибирская платформа (Grazhdankin et al., 2020a).

Материал. 9 образцов.

4.8. *Spicaticampaniformis*

Клада, тип и класс не известны

Род *Spicaticampaniformis* Dantes, Nagovitsin et Raevskaya, 2024

Corollasphaeridium Martin: Gravestock et al., 2001, с. 78.

Spicaticampaniformis Dantes, Nagovitsin et Raevskaya: Dantes et al., 2024, с. 392.

Типовой вид. *Corollasphaeridium opimolum* Zhang in Gravestock et al., 2001, нижний кембрий, ботомский ярус, акритарховая зона 5-6, известняки Парара, п-ов Йорк, Австралия.

Диагноз. Представители рода – уплощенные органостенные объекты, папиллы, первоначально колоколообразной формы, предположительно, отчлененные от более крупного тела (табл. I). Форма папилл изменяется от колоколообразной и цилиндрической с расширением в базальной части и округлым окончанием в апикальной, до удлиненной булавовидной с расширением в апикальной части. В базальной части имеется округлое или почти округлое отверстие, иногда подчеркнутое концентрическими складками. На внешней стороне папилл находятся конические простые полые шипы, свободно соединяющиеся с центральной камерой. Конические шипы сконцентрированы на апикальной стороне, но могут покрывать всю поверхность микрофоссилий. Плотность расположения шипов обратно пропорциональна размерам сферической части, т.е., чем больше выражено сферическое расширение, тем больше расстояние между отдельными шипами. От округлого отверстия иногда отходит базальная часть без конических шипов, которая открывается в увеличенную в диаметре центральную камеру. Микротекстура на поверхности микрофоссилий отсутствует.

Видовой состав. *Spicaticampaniformis aliquolumus* Zhang in Gravestock et al., 2001, нижний кембрий, ботомский ярус, акритарховая зона 6, известняки Парара (п-ов Йорк); *S. opimolum* Zhang in Gravestock et al., 2001, нижний кембрий, ботомский ярус, акритарховая зона 5-6, известняки Парара (п-ов Йорк).

Сравнение. От рода *Corollasphaeridium* отличается отсутствием продольной микротекстуры и хорошо выраженного центрального выроста на апикальном конце, более мелкими (менее 10 μm в длину) равновеликими выростами, а также наличием расширения на апикальном конце.

Замечания. Для органостенных булавовидных микрофоссилий предлагается использовать термин папиллы. Микрофоссилии были обнаружены в нижнекембрийских отложениях Австралии (Gravestock et al., 2001; Zang et al., 2007a) и отнесены к роду *Corollasphaeridium* без изменения его диагноза. Однако диагноз этого рода не учитывал отсутствие микротекстуры и центрального выроста, и хаотичного расположения равновеликих шипов. Папилло-подобные представители рода *Spicaticampaniformis* характеризуются вариативностью формы с различной комбинацией признаков (варьирует количество конических шипов, наличие/отсутствие округлого отверстия в базальной части, выраженная или слабо выраженная базальная часть без выростов), постоянными остаются отсутствие микротекстуры на поверхности и отсутствие центрального шипа. При этом, для рода *Corollasphaeridium* наличие микроскульптуры и центрального выроста являются ключевыми характеристиками.

Spicaticampaniformis aliquolumus Zhang in Gravestock et al., 2001

Табл. V, фиг. 14-15

Corollasphaeridium aliquolumum Zhang: Gravestock et al., 2001, с. 78, табл. IV, фиг. 1–3.

Голотип. PIRSA 6428RS118-1, координаты England Finder: T53; Южная Австралия, п-ов Йорк, скв. SYC-101, гл. 232.2 м; нижний кембрий, известняк Парара, акритарховая зона 6 (Gravestock et al., 2001, с. 78, табл. IV, фиг. 1–3).

Описание. Форма папилл цилиндрическая, удлинённая, на одном конце замкнутая, с отходящими от апикальной части узко-коническими шипами. Базальная часть не замкнута, частично разрушена. Шипы узко-конические полые, не ветвящиеся, количество варьирует от четырех до шести штук. Все выросты сконцентрированы на апикальной стороне и расположены на равном расстоянии друг относительно друга. Микротекстура на поверхности отсутствует.

Размеры.

Образец	Длина без шипов, μm	Наибольшая ширина, μm	Длина боковых выростов, μm	Длина апикальных выростов, μm
Табл. V, фиг. 14	46	21	7	36
Табл. V, фиг. 15	34	29	-	33

Сравнение. От *S. opimolustus* отличается небольшим числом длинных узко-конических шипов (4–6), расположенных только на апикальной стороне. Отсутствует сферическое расширение и округлое отверстие в базальной части.

Замечания. Изученные материалы из томмота Сибирской платформы отличаются от *S. opimolustus* меньшими размерами и строением шипов. Непостоянна длина шипов, расположенных на апикальной стороне у различных представителей вида. Шипы могут быть расположены вдоль апикального края, как у сибирских представителей, или на равном расстоянии друг от друга, как у австралийских представителей. Несмотря на фрагментарную сохранность сибирского материала, идентичная морфология сибирских и австралийских образцов позволяет относить их к одному виду. Поскольку морфология этого вида достаточно гетерогенна, возможно, данные микрофоссилии были частью большего организма. Небольшая центральная камера и небольшое количество шипов, скорее, соотносятся со статичной структурой, возможно склеритами, однако фрагментарная сохранность как сибирского, так и австралийского материала не позволяет делать более уверенные предположения.

Распространение. Нижний кембрий: ботомский ярус, акритарховая зона 5–7, п-ов Йорк известняки Парара и бассейн Эрроуи, нижняя часть известняков Уилкауиллина, Южная Австралия (Gravestock et al., 2001); нижний кембрий, томмотский ярус, чускунская свита, Оленекское поднятие, Сибирская платформа (Dantes et al., 2024).

Материал. 2 образца.

Spicaticampaniformis opimolustus Zhang in Gravestock et al., 2001

Табл. V, фиг. 1-13

Corollasphaeridium opimolum Zhang: Gravestock et al., 2001, с. 79, табл. IV, фиг. 4, 5.

Голотип. PIRSA 6428RS160 (England Finder coordinates: P50/3); Южная Австралия, п-ов Йорк, скв. SYC-101, гл. 232.3 м; нижний кембрий, известняк Парара, акритарховая зона 6 (Gravestock et al., 2001, с. 79, табл. IV, фиг. 4).

Описание. Папиллы от цилиндрической колоколообразной до удлинённой булавовидной формы. В базальной части имеется округлое или почти округлое отверстие, иногда подчеркнутое концентрическими складками и складками смятия. Апикальная сторона замкнутая. На внешней стороне микрофоссилий находятся конические простые полые неветвящиеся выросты, свободно соединяющиеся с центральной полостью. Выросты имеют округлое основание и острый кончик. Выросты сконцентрированы на апикальной стороне, могут покрывать всю поверхность микрофоссилий. Иногда на апикальной части выросты имеют большую длину по сравнению с выростами, расположенными в центральной и нижней частях микрофоссилий. Плотность расположения выростов обратно пропорциональна размерам сферической части, т.е., чем больше выражено сферическое расширение, тем больше расстояние между отдельными выростами и тем меньше длина самих выростов. От округлого отверстия иногда отходит базальная цилиндрическая часть без конических выростов, которая открывается в увеличенную в диаметре центральную полость. Как правило, выраженное сферическое расширение имеет менее плотные стенки. Микротекстура на поверхности микрофоссилий отсутствует.

Размеры.

Образец	Длина, μm	Длина шипа, μm	Максимальная ширина, μm	Минимальная ширина, μm	Диаметр базального отверстия, μm
Табл. V, фиг. 1	139	5–7	73	29	35
Табл. V, фиг. 2	102	3–7	46	19	36
Табл. V, фиг. 3	102	7–17	46	-	-
Табл. V, фиг. 4	25	2–5	22	16	-
Табл. V, фиг. 5	33	6–11	25	16	-
Табл. V, фиг. 6	26	6–14	32	-	-
Табл. V, фиг. 7	63	6–8	87	-	-
Табл. V, фиг. 8	20	2–5	23	-	-
Табл. V, фиг. 9	63	3–7	18	-	23
Табл. V, фиг. 10	66	6–9	30	-	39
Табл. V, фиг. 11	43	3–5	31	18	-
Табл. V, фиг. 12	41	5–8	33	19	-
Табл. V, фиг. 13	18	2–4	9	6	-

Сравнение. От *S. aliquolumus* отличается существенно большим количеством простых конических шипов, относительно равномерно распределённых на внешней стороне, и явно выраженной вариативностью общей формы, а также наличием округлого отверстия в базальной части.

Замечания. Колоколообразные папилло-подобные микрофоссилии, скорее всего, являются частью большего организма. Микрофоссилии имеют явно выраженную морфологическую вариативность, которая свидетельствует о динамической функции при жизни, по аналогии с современными организмами. Наиболее близким аналогом могут выступать паразитические организмы – скребни, которые имеют крайне вариативную форму хоботка в зависимости от стадии прикрепления к тканям хозяина (Van Cleave, 1952). В недавней работе Green et al. (2025) было высказано предположение об объединении родов *Corollasphaeridium* и *Spicaticampaniformis*, и предложена новая интерпретация данных микрофоссилий в качестве лорик протистов. Однако объединение родов не представляется возможным, поскольку два рода имеют разное временное и географическое распространение, а также разные морфологические характеристики (Dantes, Nagovitsin, in progress). Интерпретация микрофоссилий в качестве лорик согласуется со строением *Corollasphaeridium*, однако не согласуется со строением рода *Spicaticampaniformis* из-за крайней вариативности, закономерностей распределения выростов на поверхности и строения цилиндрической трубки с округлым отверстием.

Распространение. Нижний кембрий: ботомский ярус, акритарховая зона 5–7, бассейны Стэнсбери, п-ов Йорк, известняки Парара и бассейн Эрроуи, нижняя часть известняков Уилкауиллина, Южная Австралия (Gravestock et al., 2001); нижний кембрий, томмотский ярус, чускунская свита, Оленекское поднятие, Сибирская платформа (Dantes et al., 2024).

Материал. 13 образцов.

5. Результаты тафономических экспериментов

Тафономические эксперименты позволяют проследить изменения в составе и морфологии остатков, а также понять, как происходит деформация тканей при захоронении объектов. Изначально тафономические эксперименты были поставлены с целью изучения состава микрофоссилий по аналогии с составом современных представителей после захоронения. Дополнительной целью было изучение скорости деградации верхнего слоя кутикулы, который дает сильную люминесценцию и не позволяет выделить значимые спектры на остатках современных представителей.

Тафономические эксперименты с захоронением хетогнат (*Sagitta elegans*), полихет (*Lepidonotus squamatus*) и приапулид (*Priapulid caudatus*) проводились на Беломорской Биологической станции МГУ им. Н.А. Перцова (ББС МГУ) по модифицированной методике Рожнова С.В. (1998). Каждый модельный организм был захоронен в четырех пробах, которые были вскрыты в течение года с интервалом в 3 месяца (проба I выдержка 3 мес., проба II – 6 мес., проба III – 9 мес., проба IV – 12 мес.). Пробоподготовка проводилась следующим образом: единовременно отбирался песчано-глинистый осадок на литорали и просеивался через сито с ячейей 1 мм. Далее в тубус (шприцы 50 мл) помещалось ~15 г осадка поверх фильтровальной бумаги (до отметки 2 мл). На поверхность осадка помещался модельный организм. Все организмы были предварительно помещены в спирт на короткий промежуток времени и отпрепарированы для получения необходимых частей. Поверх организмов в шприц помещалось еще 15 г осадка (до отметки 5 мл). Поверх осадок придавливался поршнем. Пробы хранились при атмосферном давлении и температуре 4°C. Далее следует описание результатов вскрытия для каждой пробы.

В пробах I (выдержка 3 мес.) (рис. 8 Б) от полихет сохранились нотохеты (спинные щетинки), неврохеты (брюшные щетинки) и ацикулы в практически не измененном виде, однако ткань самой параподии не сохранилась; также были обнаружены челюсти в неизмененном виде. От приапулид сохранился интроверт вместе с тканью, что предполагает более толстый кутикулярный слой и/или большее количество хитина, участвующего в защите внешних тканей по сравнению с полихетами. Все скалиды были организованы также, как при жизни, заметных изменений не наблюдалось. Остатков хетогнат, как и в последующих пробах, обнаружено не было, но были найдены нематоды в живом состоянии. Текущие результаты эксперимента позволяют понять, почему в палеонтологической летописи скалиды приапулид часто обнаруживаются вместе (более медленная деградация ткани), в то время как шипы, схожие по морфологии с щетинками полихет, обнаруживаются разрозненно (быстрая деградация ткани параподий).

В пробах II (выдержка 6 мес.) (рис. 8 В) элитр полихет обнаружено не было, при этом имелись нематоды. Также осадок, в котором были захоронены элитры и хетогнаты, был покрыт сетью гифов. В пробе с интровертом приапулиды остатки ткани интроверта и скалиды найдены не были. В пробе с челюстями, невро- и нотохетами и ацикулами полихет все остатки были найдены, челюсти были слегка уплощены. В эксперименте за 3 месяца и за 6 месяцев в пробах с пароподиями и глоткой полихет нематоды обнаружены не были.

В пробах III (выдержка 9 мес.) (рис. 8 Г) интроверт приапулиды был сильно инкрустирован минеральными частицами, ткань полупрозрачная. Скалиды разрознены, немного уплощены. Челюсти, невро- и нотохеты и ацикулы полихет были найдены в пробах III и IV, при этом в пробе IV челюсти уплощены в большей степени, чем в пробе III (рис. 8 Д).

Итог: наличие нематод в осадке с литорали сильно влияет на ход эксперимента, нематоды способны выживать год в условиях захоронения без доступа морской воды при температуре 4°C. Ткань интроверта приапулид способна сохраняться в течение 3 месяцев, скалиды способны сохраняться в практически неизменном виде 9 месяцев. Глоточные зубы, невро- и нотохеты полихет сохранились в практически неизменном виде в течение года, глоточные зубы стали более уплощены после 9 и 12 месяцев захоронения. К сожалению, наличие нематод и отсутствие остатков хетогнат и элитр полихет не позволяет сделать выводы о сохранности данных остатков.

После проведения тафономических экспериментов был проведен спектроскопический анализ для выяснения скорости разложения верхнего люминесцирующего слоя кутикулы. Изначально были сняты единичные спектры с глоточных зубов полихет, ното- и неврохет, а также спектры со скалид приапулид. В неизменных незахороненных образцах была сильная люминесценция, не позволяющая исследовать состав объектов. После 3 месяцев захоронения люминесценция полностью исчезла, стали выделяться спектры, описывающие состав объектов. Согласно первичным данным разница в спектрах в образцах за 3, 6 и 9 месяцев не наблюдалась.

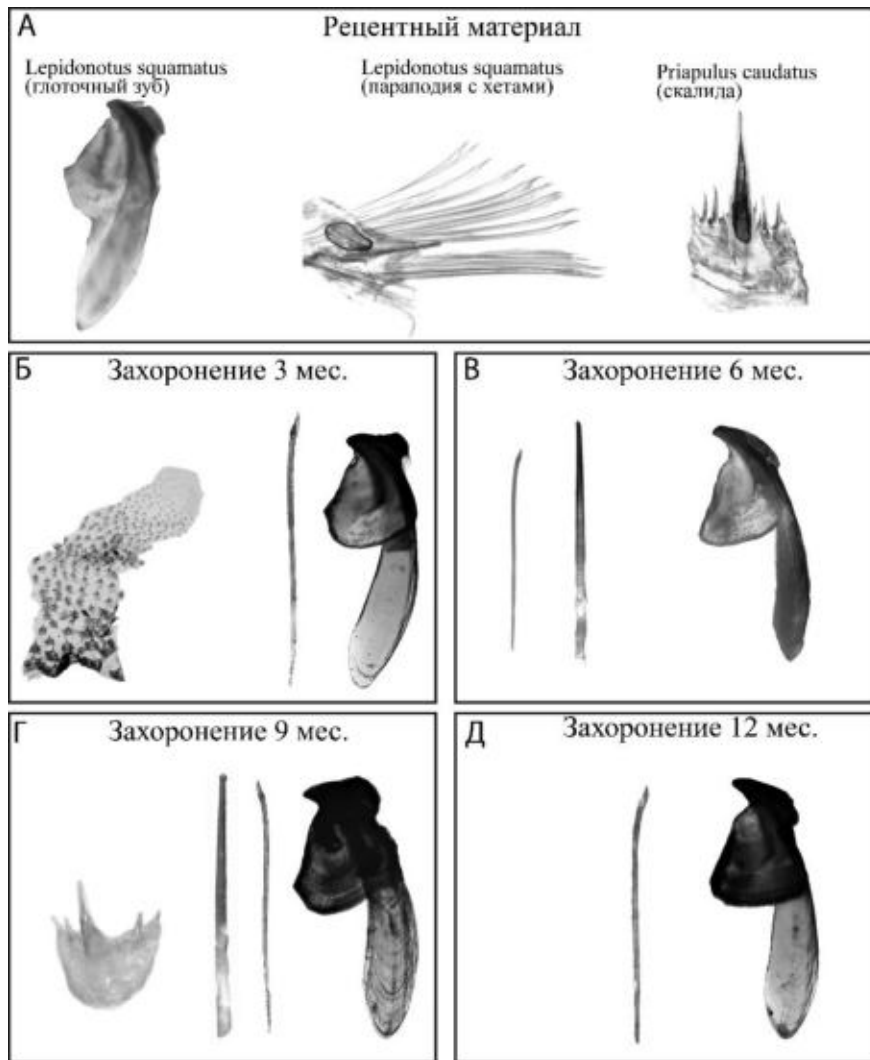


Рис. 8. Результаты тафономических экспериментов. Рецентный материал представлен остатками челюстей полихет (*Lepidonotus squamatus*), сегментом тела с невро- и нотохетами, и ацикулами (*Lepidonotus squamatus*), а также скалидой с интроверта приапулиды (*Priapulus caudatus*). После 3 месяцев захоронения ткань интроверта приапулиды полностью сохранилась, челюсть, ното- и неврохеты, и ацикулы полихет остались в неизменном виде. После 6 месяцев захоронения остатки приапулиды обнаружены не были; в пробах за 6, 9 и 12 месяцев челюсти, невро- и нотохеты, ацикулы полихет сохранились в немного улошенном виде. После 9 месяцев захоронения скалиды приапулиды сохранились в несколько уплощенном виде.

6. Анализ комплексов органостенных остатков линияющих раннего кембрия

Согласно молекулярным данным линияющие беспозвоночные сформировались в венде (Howard et al., 2022) и в раннем кембрии уже достигли большого распространения и разнообразия (Slater et al., 2017; Slater et al., 2018b; Mussini et al., 2025a; Mussini, Butterfield, 2025b). Одним из ключевых признаков линияющих беспозвоночных является процесс линьки. Первые остатки, достоверно определенные как линька линияющих беспозвоночных, происходят из Китая, формация Куанчуанпу (Kuanchuanpu Fm.) (535 млн) (Wang et al., 2019a). В данном контексте определение ихнофоссилий *Treptichnus pedum* как аналог приапулидо-подобных организмов (Kesidis et al., 2019) хорошо встраивается в историю развития линияющих беспозвоночных. Принцип, по которому происходила линька у червей из Куанчуанпу, соотносится с механизмом линьки приапулид (Wang et al., 2019a) и подтверждает постепенное появление линияющих в венде. Дополнительным палеонтологическим подтверждением формирования линияющих в это время может служить интерпретация фауны Доушаньто (Doushantuo) как возможных эмбрионов спиралей (Chen et al., 2006). Фосфатизированные эмбрионы из формации Доушаньто имеют морфологию, схожую с полярными долями эмбрионов спиралей (Chen et al., 2006; Giribet, Edgescombe, 2020). Если учитывать данную интерпретацию фауны Доушаньто, то можно предположить, что группа линияющих беспозвоночных – сестринская группа для спиралей – уже отделилась и начала формироваться в это время. Однако, согласно последней точке зрения остатки из Доушаньто интерпретируются как голозойные колониальные одноклеточные и не могут быть эмбрионами линияющих (Yin et al., 2020; Yin et al., 2022).

Первые скалиды линияющих беспозвоночных описаны из верхов эдиакария (рис. 9) (Moczyłowska et al., 2015; Willman, Slater, 2021). Несмотря на то, что детальное определение группы затруднительно, данные скалиды интерпретируются как возможные скалиды приапулид (Slater, Bohlin, 2022). Крупных фрагментов не описано и скалиды являются скорее единичными, нежели массовыми. С началом кембрия количество органостенных микрофоссилий линияющих беспозвоночных увеличивается, на границе докембрия-кембрия приапулиды представлены ихнофоссилиями (Kesidis et al., 2019) и в фосфатизированном виде, эмбрионами *Markuelia* (Dong et al., 2005). Ранними представителями приапулид могут также являться *Eokinorhynchus rarus* (Zhang et al., 2015) и *Zhongpingscolex qinensis* (Shao et al., 2020), однако оба эти представителя изначально были описаны как киноринхи. Их принадлежность к приапулидам или киноринхам

остается под вопросом, однако большая часть исследователей интерпретирует данные остатки как представителей приапулид или базальную группу скалидофор в целом (Giribet, Edgecombe, 2020; Slater, Bohlin, 2022). Органостенные остатки приапулид (глоточные и туловищные скалиды) были обнаружены в отложениях, датированных томмотским – атдабанским временем, в составе комплекса фауны из манькайской свиты, Мунское поднятие (Dantes et al., 2026). Скалиды также описаны из формации Рандом (Random Fm.) (Stage 2), п-ов Бьюрин, Ньюфаундленд (Palacios et al., 2018); формаций Лонтова и Вуси (Lontova и Voosi formations) на территории Эстонии, Литвы, Латвии и России (Slater et al., 2018a), формация Оксюм, Сибирь (Stage 2-3) (Kontorovich et al., 2012). Начиная с Stage 3 остатки приапулид встречаются достаточно часто (Gravestock et al., 2001; Butterfield, Harvey, 2012; Harvey et al., 2012c; Harvey et al., 2012a; Smith et al., 2015; Slater et al., 2017; Slater et al., 2018b), а в некоторых случаях составляют более 60% всей представленной биоты (Mussini et al., 2025a).

Киноринхи в раннем кембрии формально представлены двумя видами *Eokinorhynchus rarus* Zhang, 2015 и *Zhongpingscolex qinensis* Shao, 2020, однако оба вида интерпретируются как остатки приапулид или базальная группа скалидофор (Slater, Bohlin, 2022). Кластер наложенных чехлов и единичные кутикулярные пластинки, описанные из чускунской свиты (табл. II), могут быть интерпретированы как первые представители киноринх. Однако схожие микрофоссилии, описанные ранее из формации Филе-Хайдар (File Haidar Fm.), Готланд, Швеция, были интерпретированы как хеты полихет и описаны в составе рода *Baltichaeta* (Slater et al., 2017). Морфологически Сибирские представители и представители *Baltichaeta* схожи, однако отличаются линиями роста. Для *Baltichaeta* характерны последовательные линии роста, разделенные более светлыми горизонтальными линиями, заканчиваются хеты расческообразной структурой, на которой могут иметься 2-3 более выпирающих выроста (Slater et al., 2017). Сибирские представители не имеют горизонтальных светлых линий, пластинки с расческообразной структурой на одном конце перекрывают друг друга наложением (табл. II). Данная разница в строении, скорее всего, является анатомической, а не тафономической, на основании чего сибирские представители были описаны в составе рода киноринх.

Лорициферы являются мейбентосом и в палеонтологической летописи представлены крайне редко. Один из наиболее достоверных представителей *Eolorica deadwoodensis* был описан из позднего кембрия (фурунгий), Саскачеван, Канада (Harvey, Butterfield, 2017). Более ранний представитель *Sirilorica carlsbergi* описан из низов нижнего кембрия, Сириус Пассет (Sirius Passet), Север Гренландии (Peel, 2010; Peel et al., 2013). Наличие корсетоподобной структуры и скалид различной морфологии позволяет

интерпретировать данные остатки как представителей лорицифер. Однако большие размеры *Sirilorica carlsbergi* (в 100 раз больше, чем позднекембрийский представитель и современные лорициферы) не соотносятся со строением мейобентосных лорицифер. Сибирский представитель имеет размер, схожий с позднекембрийским представителем, однако качество образца не позволяет дать достоверной оценки.

Сестринская группа к скалидофорам – нематоидеи (нематоды + нематоморфы), также недавно были описаны. Нематоидеи представлены синусоидными вытянутыми отпечатками в эдиакарских отложениях Австралии (Hughes et al., 2024). Ранее из эдиакарских отложений Бразилии (544-542 Ма) также был описан комплекс мелких трубок, которые были сформированы волнообразными движениями. Возможный производитель данных трубок реконструируется как нематодо-подобный организм (Parry et al., 2017). Согласно молекулярным данным, нематоды уже были сформированы в эдиакарии (Howard et al., 2022), однако их морфология не позволяет определять их с уверенностью. Австралийский представитель может быть действительно представителем группы нематод, а может быть отпечатком водорослей. Бразильский комплекс мелких трубок в большей степени соотносится с зарывающимися движениями нематод и согласуется с молекулярными данными и возможным временем формирования группы (Parry et al., 2017).

Клада панартропод достоверно появляется с начала кембрия, в фортунское время она представлена ихнофоссилиями, которые являются следами ползания и зарывания (Giribet, Edgecombe, 2020). Из позднего эдиакария также описаны следы ползания *Yilingia spiciformis*, морфологически схожие с лобоподиями и их следами, однако их относят либо к стволовой группе панартропод, либо к аннелидам (Chen et al., 2019). Панартроподы включают тихоходок, онихофор и эуартропод. Тихоходки имеют наименее представительную палеонтологическую летопись, первые представители стволовой группы описаны из среднего кембрия (куонамская свита) (Muller et al., 1995; Maas, Waloszek, 2001) и скорее всего представляют паразитические организмы (Kihm et al., 2023). Также есть гипотеза, согласно которой кембрийский представитель *Aysheaia* является стволовым представителем тихоходок (Mapalo, Ortega-Hernández, 2026). Три представителя кроновой группы тихоходок описаны из янтаря мела и миоцена (Mapalo et al., 2021). Среди микрофоссилий из манькайской свиты имеются шипы с крючками на конце (табл.VII), однако их морфология не соотносится с коготками тихоходок. Другие микрофоссилии, схожие в той или иной степени с представителями тихоходок на данный момент отсутствуют.

Вторая группа панартропод представленная в раннем кембрии – онихофоры. Наиболее древние представители группы, скорее всего, относятся к галлюцигенидам (*Hallucigeniidae*). Для данной группы характерно наличие структуры конус в конусе – на дорсальных шипах как при линьке, один шип вложен в другой, а на коготках структура спаренная (Caron et al., 2013). Шипы, наложенные один на другой, в органостенной сохранности были интерпретированы как остатки галлюцигениид (Пашкявичене, 1980; Slater, Bohlin, 2022). Изначально описанные как *Ceratophyton duplicum* Paskeviciene, 1980, наложенные шипы были известны из ровенского горизонта Ленинградской области (Пашкявичене, 1980; Соколов, Ивановский, 1985). Эти наложенные шипы были описаны как первые немакит-далдынские (фортунские) представители галлюцигениид, однако также было высказано сомнение относительно правильности выделения данного таксона. Ранее данный таксон предлагалось рассматривать как тафоформу двух наложенных представителей *Ceratophyton vernicosum* (Moczyłowska, 2008b). Данная интерпретация также обсуждалась в статье по пересмотру систематики конусовидных микрофоссилий (Dantes, Nagovitsin, 2026). Другой органостенный ископаемый шип, описанный из пограничных кембрийских отложений Польши (Jachowicz-Zdanowska, 2014), с большей вероятностью можно определить как склериты линяющих беспозвоночных. Несмотря на неоднозначность определения шипов галлюцигениид, на Оленекском поднятии был описан кутикулярный кластер с треугольной микротекстурой, характерной для внешней стороны шипов галлюцигений (табл. VI, 1) (Caron et al., 2013). Таким образом, наиболее древние представители группы описаны из томмотских отложений. Мелкие скелетные остатки *Microdictyon* и *Mongolitubulus* также свидетельствуют о развитии онихофор в раннекембрийское время (Миссаржевский, 1977; Kovář, Fatka, 2025).

Первые достоверные свидетельства о членистоногих в палеонтологической летописи появляются в немакит-далдынское (фортунское) время, ранний кембрий, и принадлежат ихнофоссилиям – *Rusophycus*, *Diplichnites*, *Monomorphichnus*, а позже и *Cruziana* (Mángano, Buatois, 2014; Gibb et al., 2017; Edgecombe, 2020). На Сибирской платформе одни из самых ранних следов ползания членистоногих описаны как *Monomorphichnus* из сыаргалахской свиты, и *Rusophycus* из маттайской свиты (Nagovitsin et al., 2015). Поскольку линяющие беспозвоночные уже представлены в раннем кембрии, а их разделение происходило еще в эдиакарии (Howard et al., 2022), можно предположить, что членистоногие в фортунском времени уже были достаточно развиты. Среди комплекса из манькайской свиты имеется два фрагмента гнатобазы (табл. VI, 3-5), одна из которых скорее всего была гнатобазой на ходильной конечности. Похожие гнатобазы ранее были описаны у хелицеровых *Habelia optata*, *Sidneyia inexpectans* (Zacai et al., 2016; Aria, Caron,

2017), радиодонта *Amplectobelua symbrachiata* (Cong et al., 2017a), и трилобитоморфа *Acanthomeridion serratum* (Wu et al., 2025). Гнатобаза с Сибирской платформы свидетельствует о формировании кроновой группы членистоногих уже в томмотском веке.

Аннелиды имеют хорошо описанную палеонтологическую историю с момента, как у них появляются сколекодонты (Eriksson et al., 2016; Slater, Bohlin, 2022), однако в кембрии идентификация аннелид затруднена и в основном связана с местонахождениями типа сланец Берджесс. Одни из первых аннелид известны из отпечатков в раннем кембрии, местонахождения Сириус Пассет, биота Гуаньшань и сланцев Берджесс (Parry et al., 2015), а также возможно в составе комплекса Циньцзян биоты (Fu et al., 2019). Органостенные остатки, которые относятся к хетам аннелид, описаны также из Балтики *Baltichaeta* (Slater et al., 2017), Финляндии (Slater, Willman, 2019) и раннего ордовика (Mussini, Butterfield, 2025c). Описанные хеты имеют гребенчатую структуру с зонами роста, которая действительно соотносится со строением хет современных полихет (Knight-Jones, 1981), однако отличается от предполагаемых кембрийских хет. Хеты кембрийских полихет реконструируются как простые конические трубки капиллярного типа (Nanglu, Caron, 2017). Представителей рода *Baltichaeta* также можно сравнивать со строением чехлов киноринх, однако в такой интерпретации возникает вопрос относительно ростовых зон на микрофоссилиях, и отсутствия кутикулярных пластинок. На данный момент переописания *Baltichaeta* не было, и данные микрофоссилии могут считаться одними из первых остатков полихет. Из отложений чускунской и манькайской свит на Сибирской платформе представлено большое количество конических простых шипов (табл. IV), если считать, что хеты первых полихет были простыми цилиндрическими выростами (Nanglu, Caron, 2017), то можно предположить, что некоторые из шипов, представленных на Сибирской платформе, могли принадлежать полихетам.

Хетогнаты имеют широкое распространение в кембрии и могут встречаться как в органостенной сохранности, так и в виде мелкой скелетной фауны (Slater, Bohlin, 2022). Ранее конусовидные микрофоссилии *Ceratophyton* описывали как возможных представителей хетогнат (Slater, Bohlin, 2022), однако при этом часть микрофоссилий со схожей морфологией были описаны в составе рода *Protohertzina* (Slater et al., 2018a). С учетом ревизии двух таксонов (Dantes, Nagovitsin, 2026), органостенные остатки хетогнат, описанные как род *Protohertzina*, появляются с основания томмотского яруса на Сибирской платформе, а также на территории Балтики (Slater et al., 2018a). Кластеры хет хетогнат также описаны с территории Канады из нижнего-среднего кембрия (Mussini, Butterfield, 2025b). Щетинки хетогнат из мелкораковинной фауны (*Protohertzina anabarica*, *P. unguliformis*) описаны как протоконодонты (Szaniawski, 2002) и встречаются с верхов

докембрия-низов кембрия на территории Сибири, Казахстана (Missarzhevski, 1973; Kouchinsky et al., 2017) и Китая (Steiner et al., 2004). Наиболее полные отпечатки хетогнат с сохранившимися хетами известны только из местонахождений типа Burgess Shale (Briggs, Caron, 2017; Shu et al., 2017). Также недавно были описаны отпечатки стволовой группы хетогнат из раннего кембрия из местонахождения Сириус Пассет, Гренландия (Park et al., 2024a), однако определение данных остатков как хетогнат кажется ошибочным. На отпечатках отсутствуют хватательные щетинки и капюшон, характерные для хетогнат, при этом имеются антенноподобные выросты, не свойственные хетогнатам.

Палеонтологическая летопись скребней крайне фрагментарная и на данный момент известно всего две находки данных организмов. Первое местонахождение с отпечатками пресноводных свободноживущих скребней описано из юрских отложений (Luo et al., 2025), и вторая находка скребней известна из копролитов крокодилиформ, верхний мел (Cardia et al., 2019). Кембрийский род *Spicaticampaniformis* был интерпретирован как возможные остатки скребней, поскольку механизм изменения морфологии хоботка у современных представителей (Van Cleave, 1952) и у кембрийских микрофоссилий выглядит крайне схожим (Dantes et al., 2024). Более подробная дискуссия представлена в работах Green et al. (2025) и (Dantes, Nagovitsin, in progress). Если считать *Spicaticampaniformis* представителями стволовой группы скребней, то их описание из кембрия Сибирской платформы и Австралии (Gravestock et al., 2001) будет самым ранним.

Ранее остатки, которые на данный момент выделены в род *Spicaticampaniformis* описывались в роде *Corollasphaeridium*. На данный момент *Corollasphaeridium* интерпретируется как возможные лорики протистов (Green et al., 2025). До разделения рода *Corollasphaeridium*, эти микрофоссилии описывались как акритархи и использовались для палеоэкологических реконструкций (Dean, Martin, 1982). Род *Corollasphaeridium* маркировал тепловодные провинции, которые начали формироваться в позднем кембрии – ордовике (Волкова, 1997; Раевская и др., 2023). Вместе с *Corollasphaeridium wilcoxianum* тепловодные провинции были охарактеризованы таксоном *Ganiomorpha rara* Yin, 1986 (Servais, Mette, 2000). Однако, в 2023 году было показано, что таксон *Ganiomorpha rara* Yin, 1986 является скалидами приапулидо-подобных организмов и не может представлять тепловодную провинцию (Shan et al., 2023). Позже, было предложено переописания рода *Corollasphaeridium* в рамках группы метазой и разделение его на два рода: *Corollasphaeridium*, который встречается на границе кембрия-ордовика (Канада, Китай), и *Spicaticampaniformis*, который встречается в раннем кембрии (Россия, Австралия) (Dantes et al., 2024). Переописание обоих родов, которые маркировали тепловодные провинции, поставило под вопрос идентификацию данных бассейнов

(Раевская и др., 2023). Недавно описанные остатки *Corollasphaeridium* из Канады происходят из разных фациальных обстановок, на основании чего делается вывод о широкой экологической толерантности данного таксона (Green et al., 2025).

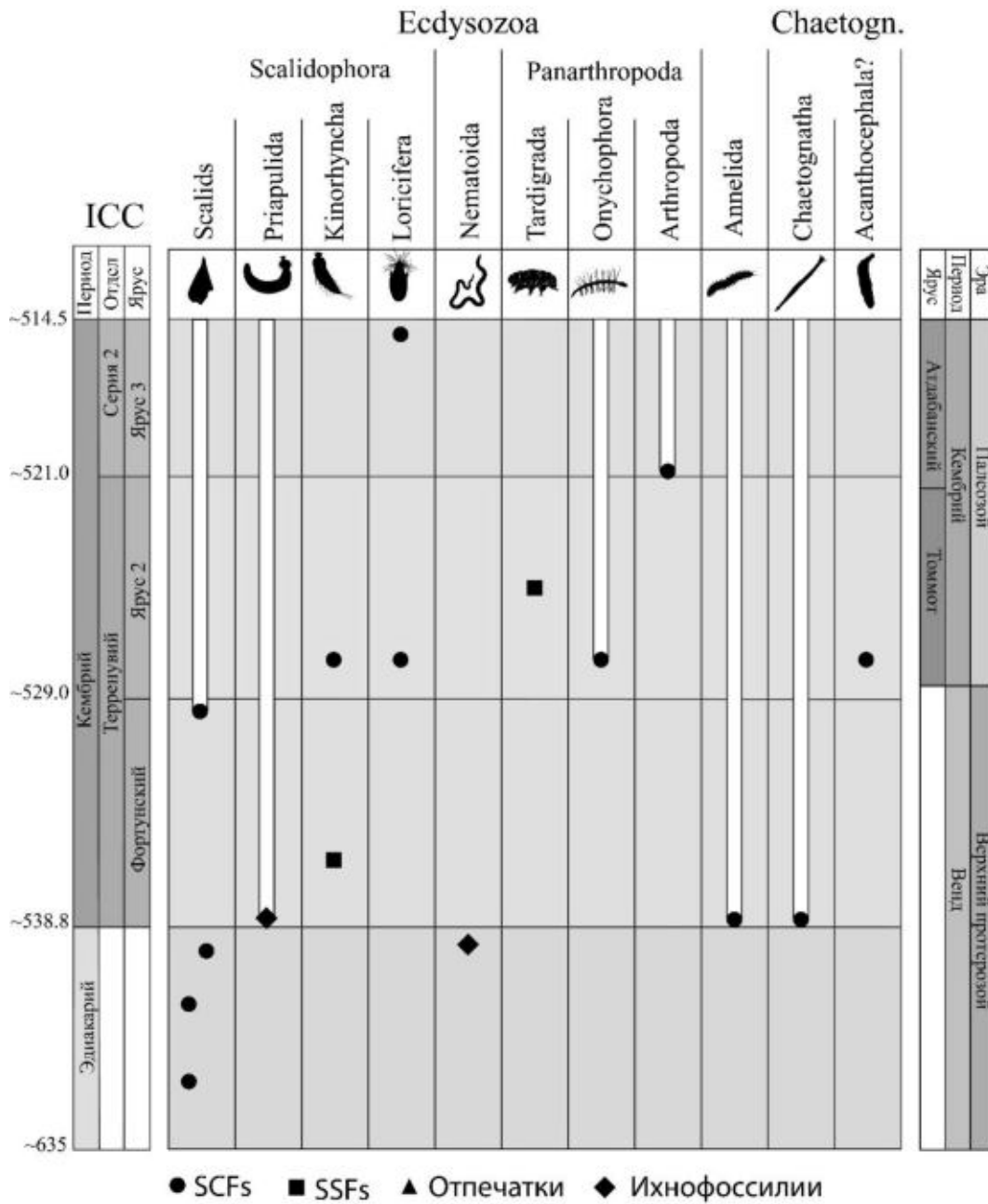


Рис. 9. Первое появление органостенных остатков из комплексов чусковской свиты и скважин Серкинской площади. Белые линии – массовое появление остатков.

7. Эволюционное значение описанных SCFs

В данной главе рассмотрены как представители линияющих беспозвоночных – Ecdysozoa, так и некоторые группы, не относящиеся к ним (хетогнаты, отдельные скалиды, остатки неопределенного таксономического положения). В частности, хетогнаты представляют особый интерес, поскольку остатки хетогнат часто встречаются вместе с остатками линияющих беспозвоночных (Slater et al., 2017; Mussini, Butterfield, 2025b). Филогенетические построения, основанные на молекулярных данных, позволяют понять взаимоотношения внутри групп и время появления отдельных групп (Howard et al., 2022), однако палеонтологические данные могут подтверждать, уточнять или опровергать данные построения (Dunn et al., 2014; Edgecombe, 2020; McMenamin, 2023). Поскольку остатки, описанные из чускунской и манькайской свит, являются одними из самых ранних органостенных остатков, их интерпретация и определение позволяют уточнять предыдущие филогенетические построения. Далее подглавы делятся в соответствии с разделением линияющих беспозвоночных, однако не все деления достоверно подтверждены. Так, например, объединение группы скалидофор (приапулиды + киноринхи + лорициферы) является в большей степени морфологическим, чем обоснованным молекулярными данными (Giribet, Edgecombe, 2017). Такое объединение крайне удобно для обозначения организмов и часто используется в других работах (Nielsen, 2012; Dunn et al., 2014; Bekkouche, Gąsiorowski, 2022).

В связи с фрагментарностью изученного материала не все органостенные микрофоссилии могут быть достоверно определены в рамках биологических групп. В частности, таксон *Corollasphaeridium* не представлен в данном анализе, однако на примере данного таксона была предпринята попытка определения морфо-функционального значения проблематик, которая описана ниже (см. 9.2).

7.1. Scalidophora (*Priapulida*, *Kinorhyncha*, *Loricifera*)

Группа скалидофор относится к линияющим беспозвоночным. В качестве сестринских групп для скалидофор могут выделять нематоид (nematoda + nematomorpha) (Giribet, 2016), отдельно нематод (Bekkouche, Gąsiorowski, 2022; Wang et al., 2025), группу cryptovermes (nematoida + panarthropoda) (Howard et al., 2022). Филогенетическое положение и состав группы скалидофор в настоящий момент не до конца определены, однако объединение приапулид, киноринх и лорицифер крайне удобно по морфологическим признакам (Nielsen, 2012; Giribet, Edgecombe, 2017). Возможным апоморфным признаком для группы скалидофор является наличие скалид на интроверте и

их радиальное расположение (Giribet, Edgecombe, 2020). Скалиды часто сохраняются в палеонтологической летописи и хорошо идентифицируются среди других остатков (Slater et al., 2018a; Slater, Bohlin, 2022; Mussini et al., 2025a). Первое предположение об объединении приапулид, киноринх и лорицифер было высказано в 1995 г. (Lemburg, 1995), однако также было предположение о выделении группы головохоботных червей, в которой были приапулиды, киноринхи и нематоморфы (Малахов, Адрианов, 1995). Молекулярные данные не поддерживают монофилию группы скалидофор (Giribet, 2016; Giribet, Edgecombe, 2017), лорициферы могут выделиться вместе с нематоидами и панартроподами, что противоречит гипотезе скалидофор (Yamasaki et al., 2015). Разные молекулярные работы давали вариативные взаимоотношения в группе. Включение дополнительных групп зачастую приводило к трансформации филогенетической картины (рис. 10), и отношения внутри группы остаются не до конца разрешенными (Giribet, Edgecombe, 2017). Тем не менее, объединение приапулид, киноринх и лорицифер часто используется и поддерживается в некоторых исследованиях (Howard et al., 2022; Bekkouche, Gąsiorowski, 2022; González-Casarrubios, Sánchez, 2024) и используется в данной работе.

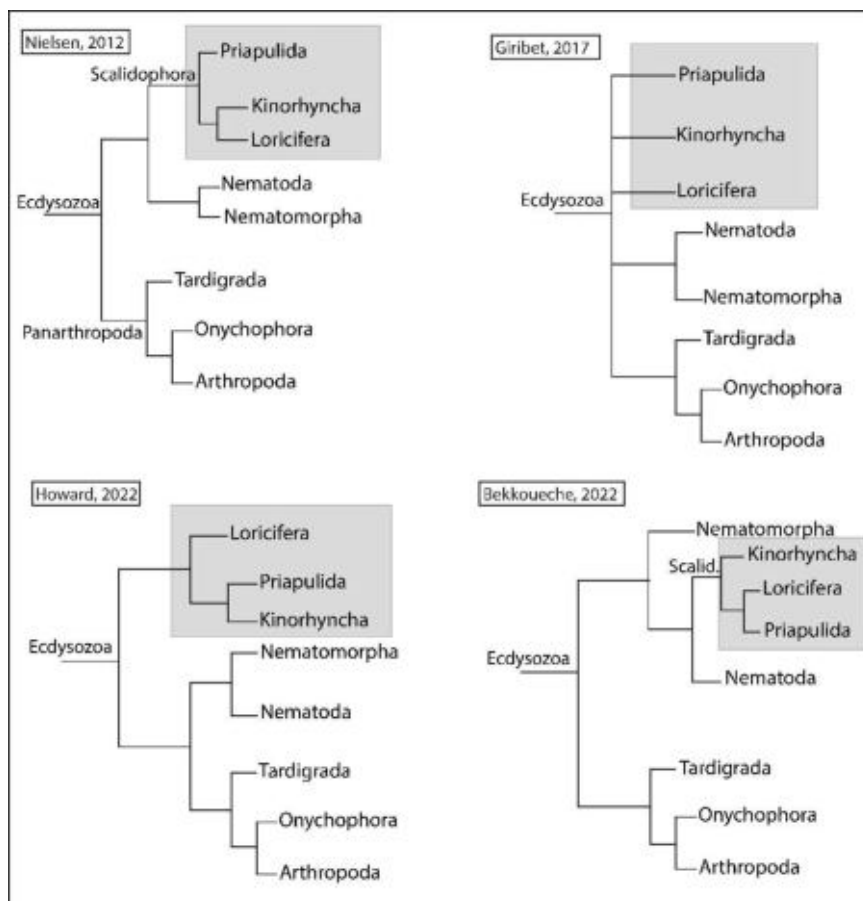


Рис. 10. Филогенетические взаимоотношения внутри группы линияющих беспозвоночных (скалидофоры выделены розовым).

В раннем кембрии группа скалидофор включала большое количество представителей, и их морфология была крайне разнообразной (Liu et al., 2014; Zhang et al., 2015; Liu et al., 2019; Shao et al., 2020; Wang et al., 2021a; Qin et al., 2023; Liu et al., 2025). Помимо хорошо определяемых групп среди раннекембрийских скалидофор также выделяются формы, которые сложно отнести к известным таксонам, например *Saccorhytus* или *Beretella* (Vannier, 2024; Wang et al., 2024). Раннекембрийские приапулидо-подобные организмы представлены как в органостенной сохранности (Wernström et al., 2023), в виде мелких скелетных остатков (Liu et al., 2014; Shao et al., 2016), так и в качестве отпечатков (Smith et al., 2015). Основными характеристиками приапулид является разделение тела на два отдела – хоботный (интроверт) и туловищный. Хоботный отдел подразделяется на ротовой конус, который несет направленные вперед придатки (стилеты), среднюю часть с направленными назад сенсорно-локомоторными придатками (скалидами) и шейную (тораке), которая, обычно, лишена придатков. Расположение придатков ротового конуса и средней части хобота подчинено радиальной симметрии, тогда как туловищный отдел подчиняется билатеральной симметрии. В целом, приапулиды представляют собой червеобразные организмы, размеры которых могут варьировать от 40 см до 1.5–2 мм (Адрианов, Малахов, 1995). Приапулиды покрыты тремя слоями кутикулы, однако все еще идет дискуссия относительно состава хитина: β -хитин (Nielsen, 2012) или α -хитин (Giribet, Edgecombe, 2020).

Вероятно, именно ископаемые следы приапулидоморф – *Treptichnus pedum* – маркирует границу докембрия-кембрия (Kesidis et al., 2019). Наиболее древними кутикулярными остатками приапулид является *Eopriapulites sphinx* Liu et Xiao, 2014 возрастом 535 Ma (Liu et al., 2014). Сибирские органостенные скалиды приапулидо-подобных организмов соотносятся с ранее описанными представителями *Baltiscalida njorda* (Slater et al., 2017) и морфологически схожи со скалидами современных приапулид. В работе J.V. Wernström (2023) было показано, что скалиды приапулид в кембрии были морфологически менее разнообразны по сравнению с морфологией скалид современных представителей. Однако это также может объясняться частичной сохранностью и редкими находениями мейоприапулид, скалиды которых имеют большее разнообразие. Несмотря на морфологические вариации, приапулиды скорее всего отделились от стволовой группы скалидофор еще в эдиакарии (Turk et al., 2024). Кроновая группа приапулид в кембрии представлена *Xiaoheiqingella peculiaris* Han, 2004 (= *Yunnanpriapulites halteriformis* Huang, 2004), *Paratubiluchus bicaudatus* Han, 2004, *Eximipriapulites globocaudatus* Ma, 2014 (Han et al., 2004; Huang et al., 2004; Ma et al., 2014).

Вторая группа, относящаяся к скалидофорам, – киноринхи (Kinorhyncha). Характерными признаками современных представителей являются небольшие размеры, которые варьируют от 100 до 1000 μm (Aguinaldo et al., 1997; Mandal, 2012). Также, как и приапулиды, киноринхи имеют два отдела: хобот (интроверт), который может втягиваться в туловищный отдел, и туловище. Между интровертом и туловищем имеется короткий шейный отдел, представленный серией кутикулярных пластинок. Интроверт, в свою очередь, подразделяется на два подотдела – ротовой конус и центральную часть. На ротовом конусе ротовое отверстие окружено 9 оральными стилетами. Центральная часть интроверта несет концентрические круги шипообразных придатков – скалид (спино- и трихоскалиды). Схожее строение ниже будет описано и для Loricifera. Шейный отдел сильно варьирует в пределах группы (Малахов, Адрианов, 1995). Тело киноринх покрыто гибкой и тонкой кутикулой. На туловищном отделе имеются многочисленные шипы и другие туловищные придатки.

Первые представители киноринх были описаны из раннего кембрия в виде фосфатизированной кутикулы, *Eokinorhynchus rarus* (Zhang et al., 2015) и из среднего кембрия в виде отпечатков (Fu et al., 2019). *Eokinorhynchus rarus* были отнесены к киноринхам из-за наличия продолговатых туловищных колец, однако они отличаются от кутикулярных зонитов, которые характерны для современных представителей (Herranz et al., 2014; Herranz et al., 2022). Представители *Eokinorhynchus rarus* точно относятся к группе скалидофор, однако помимо киноринх их также можно интерпретировать как представителей приапулид или онихофор (Giribet, Edgecombe, 2020). Вторые возможные представители киноринх описаны из отпечатков в среднем кембрии, однако без подробного таксономического определения (Fu et al., 2019). Морфологически данные отпечатки схожи с киноринхами, однако разница в размерах отличается на порядок – современные представители являются мейобентосом, в то время как отпечатки из Q-биоты достигают 10 см (Fu et al., 2019). Нового определения данных отпечатков пока опубликовано не было, однако ранее был представлен постерный доклад, в котором данные отпечатки описывались как полихеты и киноринхи были признаны ошибочным определением (Li et al., 2025). Сомнения высказываются и другими авторами (Giribet, Edgecombe, 2020).

Органостенные остатки с Сибирской платформы морфологически схожи с внешней морфологией современных представителей киноринх (табл. II): чехлы состоят из кутикулярных пластинок, схожих с зонитами, край зонитов имеет расческообразную (пилообразную) структуру, на концах чехлов имеются выросты и шипы, а сами чехлы ограничены латеральными ребрами. Также имеются единичные зониты с различными

апикальными углами, которые могут свидетельствовать о принадлежности зонитов к разным частям тела животного. Единичная встречаемость и минеральное загрязнение микрофоссилий затрудняют данную интерпретацию. Органостенные микрофоссилии из раннего кембрия внешней схожие с сибирским материалом были описаны как *Baltichaeta jormunganda* (Slater et al., 2017). *B. jormunganda* имеют такую же расческообразную структуру на одном из концов, однако латеральные ребра более плотные и утолщенные, чем у сибирских представителей. Также для *B. jormunganda* характерно чередование линий роста, а не наложение кутикулярных пластинок, как это описано для сибирского материала. На данный момент *B. jormunganda* описаны как хеты полихет, поскольку чередование линий роста и строение латеральных ребер сходно с хетами современных представителей полихет (Bartolomaeus, Purschke, 2005). Один из фрагментов, описанных в работе Slater et al. (2017), рис. 8, Z имеет очень схожее строение с сибирским фрагментом и морфологически отличается от других представителей вида – утонченные латеральные ребра, достаточно широкая поперечная пластинка, наложение нескольких схожих чехлов друг на друга. На основании сходства данного фрагмента и сибирского материала можно сравнивать данных представителей, однако их таксономическая принадлежность к одному или нескольким видам/родам остается под вопросом. Если интерпретировать сибирских представителей как остатки киноринх, то формирование данной группы скорее всего происходило в эдиакарии (Howard et al., 2022).

Важным признаком в строении киноринх является наличие сегментации, которая была приобретена независимо и конвергентно относительно других групп линияющих беспозвоночных (Herranz et al., 2022). Сегментация киноринх долгое время подвергалась сомнению (Scholtz, 2020), считалось, что киноринхи обладали метамерным, но не сегментированным строением (Herranz et al., 2021b). Данное разногласие базировалось на отсутствии целома у киноринх, отсутствии временного и пространственного разделения стадий развития на личиночных стадиях и других специфических признаках экспрессии генов (Hannibal, Patel, 2013; Scholtz, 2020). Однако после подробного изучения зонитов, нервной системы и мускулатуры аберрантных киноринх было показано, что сегментное смещение сегментов происходило у двух разных групп киноринх (*Fuxianhuiida* и *Trilibita*) (Chen et al., 1995; Ortega-Hernández, Brena, 2012). Поскольку сегментное смещение происходило у двух групп киноринх с разным количеством сегментов, был сделан вывод о предковом сегментированном строении (Herranz et al., 2021a). На данный момент считается, что киноринхи произошли от несегментированных приапулидо-подобных организмов и приобрели сегментацию после отделения столовой группы (Shao et al., 2020; Herranz et al., 2021b; Herranz et al., 2022). Более того, недавно было показано, что внутри

группы киноринх сегментация приобреталась конвергентно и независимо друг от друга в трех разных группах (Herranz et al., 2022). То есть сегментация является синапоморфным признаком для кроновой группы киноринх.

Третьим представителем среди скалидофор являются лорициферы, которые также как и киноринхи в настоящее время являются мейобентосом и имеют размеры до 500 μm (Малахов, Адрианов, 1995). Как у ранее описанных представителей, передний отдел интроверта у лорицифер представлен ротовым конусом, который по-разному выражен у разных представителей. Ротовой конус подразделяется на три части (складчатая базальная часть, коническая центральная со стилетами или кутикулярными складками и терминальная трубочка с ротовым отверстием), на средней – располагается венчик оральных стилетов. Центральная часть интроверта лорицифер несет большое количество разнообразных придатков, как правило, расположенных в несколько кругов и располагающихся в шахматном порядке (клавоскалиды, спиноскалиды и трихоскалиды). Торакс у лорицифер представлен частью шейного отдела, который сильно склеротизировался и утратил способность вворачиваться. Туловищный панцирь (лорика) вместе с тораксом представляет экзувий – линяющая часть на личиночных стадиях (взрослые особи не линяют). В сечении лорика совмещает элементы радиальной и билатеральной симметрии. Лорика состоит из большого количества гребней или пластин, которые с возрастом склеротизируются (Малахов, Адрианов, 1995).

В палеонтологической летописи лорициферы представлены несколькими представителями. Наиболее известные и хорошо идентифицируемые остатки лорицифер – органостенные микрофоссилии *Eolorica deadwoodensis*, описанные из среднего кембрия (Harvey, Butterfield, 2017). Строение лорики, морфология и количество скалид, а также размеры хорошо соотносятся со строением современных представителей и *Eolorica* интерпретируется на данный момент, как возможный представитель кроновой группы лорицифер (Harvey, Butterfield, 2017; Giribet, Edgecombe, 2020). Другой представитель лорицифер, известный из среднего кембрия Австралии, описан из мелкораквиной фауны – *Orstenoloricus shergoldii* (Maas et al., 2009). Некоторые исследователи считают, что *O. shergoldii* может действительно относиться к лорициферам, поскольку передняя и задняя части лорик и строение скалид соотносятся с личиночными стадиями современных представителей (Maas et al., 2009; Neves, Kristensen, 2014). Однако другие исследователи считают, что *O. shergoldii* относится к приапулидам, основываясь на строении интроверта, и данный представитель схож со строением личинок современных приапулид *Tubilichnus* (Harvey, Butterfield, 2017).

Из среднего кембрия также известны отпечатки возможных лорицифер *Sirilorica carlsbergi*, однако их размер на порядок больше, чем у современных представителей и у *Eolorica deadwoodensis* (Peel, 2010; Peel et al., 2013). Корсетоподобное строение лорики и гексогональное расположение шипов позволяет предположить, что эти остатки могут принадлежать к стволовой группе лорицифер (Giribet, Edgecombe, 2020). Однако размеры *Sirilorica* вызывают вопросы. Поскольку современные представители лорицифер имеют большую насыщенность морфологических элементов на единицу площади, была выдвинута гипотеза, согласно которой изначальный размер данных животных был крупнее (Peel et al., 2013). Количество морфологических элементов соотносилось с изначальными размерами организма, но при миниатюризации и переходу к мейобентосному образу жизни происходила концентрация морфологических элементов на единице площади (Peel et al., 2013). Данная гипотеза хорошо соотносилась со строением *Sirilorica* и учетом морфологии современных представителей, однако после обнаружения *Eolorica deadwoodensis*, данная гипотеза стала подвергаться сомнению (Harvey, Butterfield, 2017). Если интерпретировать сибирских представителей как возможных лорицифер, то гипотеза о миниатюризации не подтверждается, а формирование кроновой группы можно реконструировать в позднем эдиакарии – раннем кембрии (Howard et al., 2022).

Таким образом, согласно молекулярным данным разделение группы линияющих беспозвоночных происходило в интервале 636–578 млн лет назад (Howard et al., 2022), тогда как первые возможные следы представителей данной группы (нематод?) имеют возраст 555 млн лет (Parry et al., 2017). Основываясь на ихнофоссилиях, можно утверждать, что формирование стволовой группы Ecdysozoa происходило раньше 556 млн лет. Мелкораковинная фауна из формации Куанчуанпу, в которой представлены различные остатки стволовых групп скалидофор, может выступать для подтверждения данного вывода (Zhang et al., 2015; Shao et al., 2020). Интерпретация ихнотаксона *Treptichnus pedum* как представителя приапулидо-подобного организма, предполагает, что уже вблизи рубежа докембрия и кембрия сформировалась тотальная группа (total group) скалидофор или даже кроновая группа приапулид (Vannier et al., 2010; Kesidis et al., 2019), и сестринские линии (Kinorhyncha, Loricifera) уже должны были начать отделяться (Giribet, Edgecombe, 2017; Howard et al., 2022). Обнаруженные нами органостенные микрофоссилии из томмотского яруса раннего кембрия, уже имеющие характерные морфологические признаки групп Priapulida, Kinorhyncha и Loricifera, подтверждают молекулярные данные и показывают ранне- или средне-эдиакарское формирование стволовой группы линияющих беспозвоночных.

7.2. *Ceratophyton*

Конусовидные шипы характерны для большого количества групп животных и могут использоваться для различных целей – защита, питание, передвижение (Gorb, 2001), что сильно усложняет их интерпретацию. Данные шипы могут относиться как к представителям линияющих беспозвоночных, так и к представителям аннелид. Среди комплексов чускунской и манькайской свит встречается большое количество шипов, поэтому в данной работе представлена попытка из систематизации таксонов *Ceratophyton* и *Protohertzina*. На данный момент отсутствует унифицированный протокол описания для большинства органостенных конусовидных остатков и большинство конусовидных микрофоссилий различной морфологии описываются в рамках одного таксона и не имеют биологической интерпретации. Первыми возможными обладателями конических шипов являются линияющие беспозвоночные, которые представлены как ихнофоссилиями – *treptichnids* (Kesidis et al., 2019; Turk et al., 2024), так и органостенной сохранностью (Moczyłowska et al., 2015), а позже отпечатками (Fu et al., 2019) и фосфатизированными остатками (Shao et al., 2020). Другой вариант обладателей шиповидных микрофоссилий – хетогнаты (*Protohertzina*) (Szaniawski, 2002; Slater et al., 2018a; Park et al., 2024a), которые появились в раннем-среднем кембрии. Поскольку виды родов *Ceratophyton* и *Protohertzina* часто описывались вместе (Slater et al., 2018a), было построено общее морфопространство для данных объектов, количество 347 экземпляров (см. гл. 9.1). Помимо древних шипов были исследованы закономерности распространения современных шипов в морфопространстве, общее количество групп и представители описаны в главе «Материалы и Методы».

Существует большое количество различных кутикулярных выростов, которые можно идентифицировать у современных беспозвоночных (Tuxen, 1970; Gorb, 2001), однако их идентификация в ископаем виде крайне затруднена. Объединение всех конусовидных шипов даже в измененном виде должно быть основано на общем генезисе или схожем строении. В данной работе применялась классификация выростов современных членистоногих (Richards, Richards, 1979; Gorb, 2001), однако необходимо акцентировать внимание, что из этого не следует вывод о природе ископаемых объектов. Из классификации Richards и Richards (1979) используется лишь общий принцип роста усиленных кутикулярных структур беспозвоночных животных. Все выросты в данной классификации делятся на четыре типа: 1) многоклеточные выросты, в которых эпидермальные клетки недифференцированные и просто отвечают за процесс формирования выростов (*spines, horns*); 2) многоклеточные выросты, в которых эпидермальные клетки дифференцированы на несколько специализированных групп

(bristles, chaetae, setae, hairs); 3) один вырост, происходящий из одной клетки (acanthae); 4) несколько выростов, происходящих из одной клетки (microtrichia). Для работы с древними конусовидными микрофоссилиями важны именно первые два типа выростов, так как они, как правило, формируются с помощью хитина или кутикулярных покровов. Особенно интересно строение выростов с недифференцированными эпидермальными клетками (первый тип). Вырост может быть представлен простым выпячиванием кутикулярных покровов, и в таком случае будет называться шипом в узком смысле слова (энтомологический термин), а может иметь несклеротизированное мембранное кольцо в базальной части, и тогда вырост будет подвижным (рис. 11) (Richards, Richards, 1979; Gorb, 2001). В зависимости от наличия или отсутствия несклеротизированного кольца в основании выроста, можно предположить его сохранность: наличие мембранного кольца обеспечит ровный контур, в то время как отсутствие мембранного кольца будет характеризоваться неровной линией отрыва, так как шип был плотно соединен с окружающей его тканью. Хватательные щетинки хетогнат не входят в данную классификацию кутикулярных выростов, так как имеют сложное строение, не характерное для других животных (Bone et al., 1983).

Среди всех проанализированных конусовидных остатков можно выделить четыре типа роста: 1) относительно широкие конусовидные шипы с геометрически правильным краем или основанием, иногда имеющим существенное расширение; 2) широко-конусовидные шипы с расширенным основанием, неровной линией отрыва, направление шипа под углом или перпендикулярно к линии основания; 3) широко-конусовидные, без явно-выраженного основания, с волокнистой (фибрилярной) структурой; 4) четвертый тип объединяет конусовидные остатки с тремя гранями и несохранившимся основанием (рис. 12). Возможные щетинки хетогнат морфологически представлены тонко-конусовидными шипами без явно выраженного основания, равномерно расширяющиеся к основанию. Четыре типа шипов относятся к шипам, которые были образованы выростами кутикулярных покровов с подстилающими недифференцированными эпидермальными клетками (по аналогии с современными) (Dantes, Nagovitsin, 2026). Форма и линия отрыва основания также является важным морфологическим критерием: если основание представлено ровным контуром, то, возможно, шип крепился к остальному организму с помощью несклеротизированного мембранного кольца (и был подвижный). При деградации тканей шип отошел от организма без нарушения своей целостности (1 тип). Если основание представлено неровной линией отрыва, то, возможно, шип крепился к прилегающим кутикулярным покровам организма (и был неподвижным), при деградации тканей произошло нарушение целостности структуры (2 тип). Третья группа включает

ширококониические шипы с фибриллярной структурой, не имеющие контуров основания (что вероятно связано с неполной сохранностью или тафономическими особенностями) (3 тип). Дополнительный четвертый тип шипов с тремя гранями и несохранившимся основанием, возможно, выполнял защитную функцию, так как три грани могут служить для придания жесткости структуре (Peel, 2025). Однако отсутствие основания не позволяет предположить тип крепления конусовидных микрофоссилий (табл. IV).

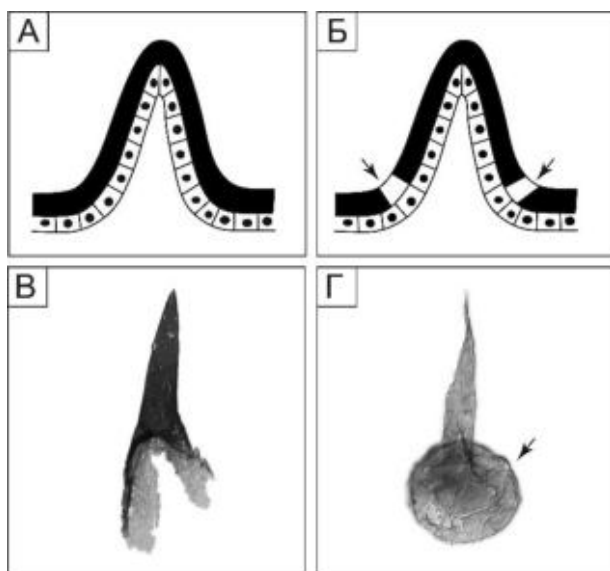


Рис. 11. Схема кутикулярных выростов с отсутствием (А) или наличием (Б) несклеротизированного мембранного кольца в основании. В – органостенный шип с нечетким контуром основания и неровной линией отрыва; Г – органостенный шип с четким контуром, скорее всего прижизненно был отделен мембранным кольцом. Стрелочка указывает на положение и изображение несклеротизированного мембранного кольца. Схема сделана по Richards, Richards, 1979.

На основе предложенного разделения конусовидных остатков таксон *Ceratophyton* был изменен (Dantes, Nagovitsin, 2026). Каждый из видов рода *Ceratophyton* на данный момент соответствует определенному типу роста: *C. vernicosum* – 3 тип; *C. groetlingboensis* – 2 тип; *C. circufuntum* – 1 тип; *Ceratophyton sp.* с тремя гранями – 4 тип.

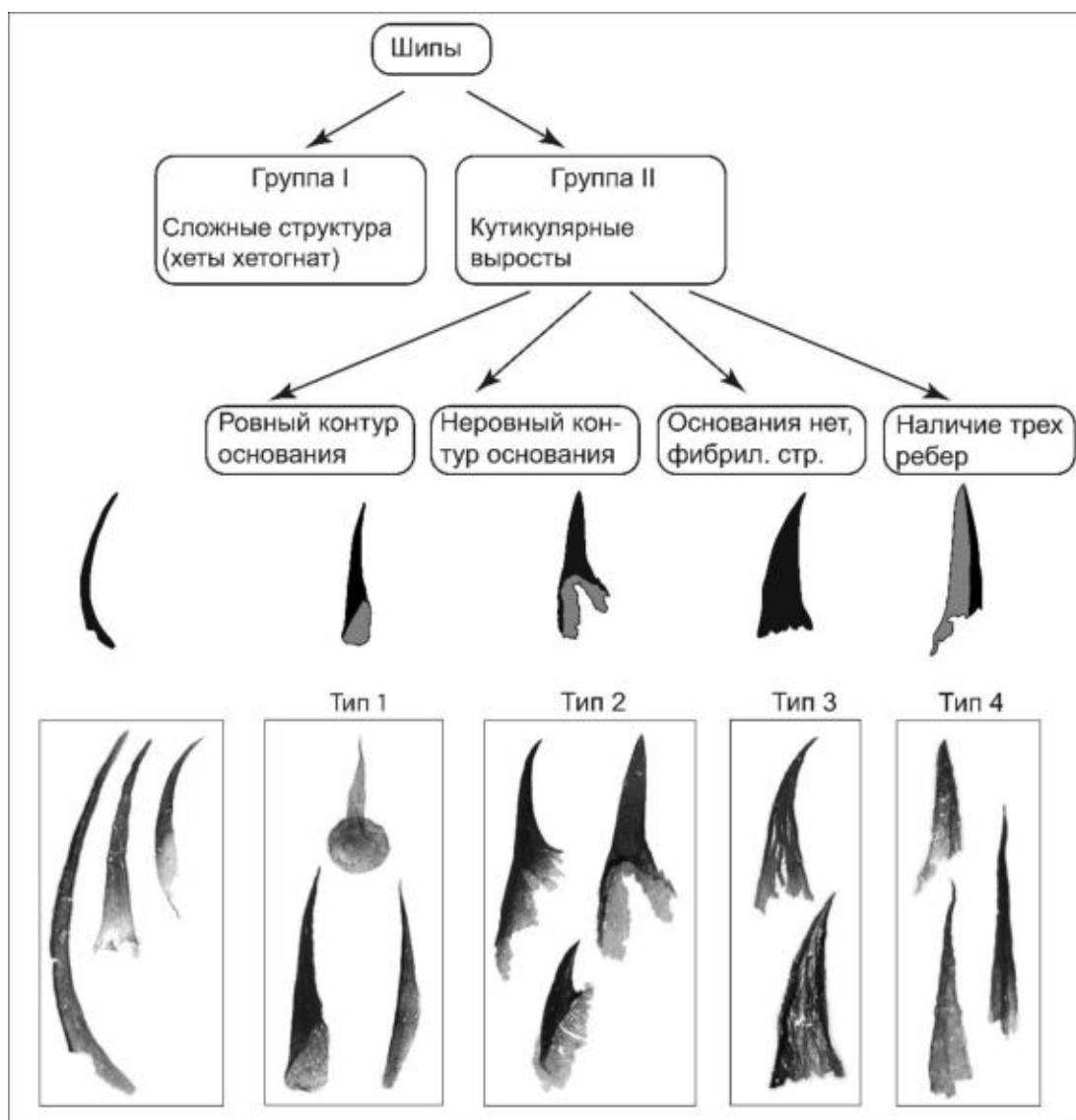


Рис. 12. Разделение конусовидных микроостатков на группы и типы по принципу роста кутикулярных покровов по аналогии с современными. Группа I – щетинки возможных хетогнат *Protohertzina compressa*, сложная анатомическая структура; группа II – выросты кутикулярных покров с подстилающими недифференцированными клетками, тип 1 характеризуется наличием несклеротизированного мембранного кольца в основании шипа, тип 2 характеризуется отсутствием мембранного кольца и неподвижной посадкой по отношению к прилегающим кутикулярным покровам (прижизненно), тип 3 характеризуется отсутствием основания и фибриллярной структурой, тип 4 характеризуется наличием трех ребер жесткости.

7.3. *Chaetognathifera* (Chaetognatha, Gnathifera)

Хетогнаты или щетинкочелюстные не относятся к линияющим беспозвоночным, вместе с гнатиферами они образуют отдельную кладу *Chaetognathifera* (Bekkouche, Gąsiorowski, 2022). Тем не менее данная группа рассмотрена в рамках представленной работы, поскольку щетинки хетогнат часто представлены вместе с другими конусовидными остатками и встречаются в комплексах вместе с фауной линияющих беспозвоночных (Mussini, Butterfield, 2025b). От хетогнат в палеонтологический летописи

часто остаются хватательные щетинки, которые морфологически могут быть сходны с шипами линияющих беспозвоночных без должного морфологического анализа (Slater et al., 2018a; Slater, 2025). Дополнительно рассмотрена палеонтологическая история группы гнатифер, которая представлена скребнями.

Хетогнаты в палеонтологической летописи могут быть представлены как в органостенной сохранности (Slater, 2025; Mussini, Butterfield, 2025b), в мелкораковинной фауне (Szaniawski, 2002; Peel, 2025), так и в виде отпечатков (Briggs, Caron, 2017; Shu et al., 2017; Park et al., 2024a). Современные представители данного таксона имеют размеры тела от 0,1 до 15 см. Большинство видов планктонные хищники. Тело хетогнат разделено септами на три части: головной отдел, туловищный и хвостовой, имеются две пары плавников – передние и задние латеральные и непарный хвостовой плавник (Margulis, Chapman, 2009). Одной из главных отличительных черт хетогнат является наличие хватательных и зубных щетинок на головном конце. Хватательные щетинки имеют большой потенциал сохраниться после захоронения, поскольку они состоят из хитина (Margulis, Chapman, 2009) и содержат большое количество цинка на апикальном конце (Conway Morris, 2015). Хватательные щетинки хетогнат состоят из двух концентрических трубок, между которыми находятся менее плотные шероховатые косо-направленные фибриллы, соединяющие эти два слоя. Внешняя и внутренняя трубки образованы практически чистым α -хитином без протеинового матрикса (что отличает их от других хитиновых выростов). Внутренняя полость щетинок заполнена выростами нескольких клеток с аксиально ориентированными микротрубочками, ядра этих клеток располагаются в базальной части щетинки. Также в основании щетинок располагается зона роста, где происходит секреция одного хитинового слоя, который по мере удлинения в аксиальном направлении расходится на два слоя, формируя внешний и внутренний конусы. Кончик щетинок отличается по строению и состоит из большого количества фибрилл, покрытых сверху хитиновой оболочкой (Bone et al., 1983; Szaniawski, 2002). В отличие от зубных щетинок, внешняя кутикула хетогнат не содержит хитин (Margulis, Chapman, 2009). Зубные щетинки в спокойном состоянии закрыты головным капюшоном.

Интересной особенностью хетогнат является наличие симбиотических бактерий *Vibrio alginolyticus*, которые производят тетродотоксин и тем самым обеспечивают токсичность хетогнат (Thuesen et al., 1988). *Vibrio alginolyticus* располагается в головном конце в папиллах вестибулярного аппарата (Thuesen, Kogure, 1989; Hwang, Noguchi, 2007). Бактерия вырабатывает тетродотоксин, который поступает в жертву по каналам, находящимся в зубных щетинках (Hwang, Noguchi, 2007).

Наиболее достоверные отпечатки хетогнат известны из среднего кембрия, однако наиболее ранние остатки, которые можно отнести к хетогнатам, представлены в виде протоконодонтов (Szaniawski, 2002; Vannier et al., 2007). Наиболее древние протоконодонты известны из низов томмотского яруса (535 Ma) (Kouchinsky et al., 2011) и далее в кембрии протоконодонты встречаются достаточно часто (Devaere et al., 2021; Peel, 2025). Шипы в органостенной сохранности с морфологией, схожей на протоконодонты, были описаны в составе таксона *Protohertzina compressa* и отнесены к хетогнатам (Slater et al., 2018a; Slater, 2025). Органостенные микрофоссилии *Protohertzina compressa* изначально были описаны в комплексе вместе с более широкими и крупными шипами (Slater et al., 2018a), однако после ревизии были показаны отличительные морфологические характеристики таксона – удлиненное строение (соотношение длины к ширине 1:13), небольшое расширение к основанию, кончик шипа загнут не более чем на 20° (Dantes, Nagovitsin, 2026). Поскольку хватательные щетинки хетогнат являются сложной анатомической структурой, а не выростом кутикулы, они не относятся к ранее представленным типам шипов и формируют отдельную группу (рис. 12).

Стволовым представителем группы хетогнат на данный момент считается *Timorebestia koprii* на основании строения нервных ганглиев (Park et al., 2024a; Vinther et al., 2025), однако данная точка зрения под вопросом из-за отсутствия хватательных щетинок, капюшона и наличия антенноподобных выростов. Челюстной аппарат *T. koprii* схож со строением челюстного аппарата *Amiskwia sagittiformis*, которая реконструируется либо как представитель тотальной группы хетогнат, либо как стволовой представитель хетогнат (Bekkouche, Gąsiorowski, 2022; Park et al., 2024a). Согласно другой точке зрения *Amiskwia sagittiformis* может являться стволовым представителем гнатифер, в частности ее сравнивают с животным, схожим с гнатостимулидами, основываясь на особенностях строения челюстного аппарата (рис. 13, Б) (Caron, Cheung, 2019). Представители *Capinatator praetermissus* и *Ankalodous sericus* относятся к стволовым представителям группы (Shu et al., 2017; Briggs, Caron, 2017; Slater, 2025). Кроновыми представителями хетогнат являются *Protosagitta spinosa* и *Eognathacantha ercainella* (Chen, Huang, 2002; Vannier et al., 2007). У *P. spinosa* головной конец, шейный и туловищный отделы и, возможно, хвостовой отдел уже сформированы и общая морфология крайне схожа со строением современных представителей (Vannier et al., 2007). Морфология головного конца *Capinatator praetermissus* и *Ankalodous sericus* сильно отличается от морфологии головного конца *P. spinosa* наличием значительно большего количества хет (Briggs, Caron, 2017; Shu et al., 2017). Полностью сформированные отпечатки хетогнат, практически идентичные современным представителям, говорят о сформированности данной группы в

среднем кембрии (Briggs, Caron, 2017; Slater, 2025). В посткембрийское время представители хетогнат известны только в трех местонахождениях: из отложений раннего карбона *Eoserratosagitta serrata*, описана по сохранившимся хетам (Doguzhaeva et al., 2002), и из отложений позднего карбона *Paucijaculum samamithion*, описана из отпечатков, однако количество отпечатков и их сохранность не позволяют подробно изучить морфологи (Schram, 1973). Третий представитель хетогнат в посткембрийское время – фосфатизированные остатки *Phakeloides polonicus* из девона (Wierzbowski, Błażejowski, 2023).

Касательно симбиотической токсичности современных хетогнат, на отпечатках кембрийских представителей стволовых групп на щетинках прослеживается внутренний канал (Briggs, Caron, 2017). У органостенных *Protohertzina compressa* также можно проследить утолщение стенок и истончение средней части, которое можно интерпретировать как канал в объемных объектах (Dantes, Nagovitsin, 2026). Можно предположить, что симбиотическая токсичность могла сформироваться вместе с появлением кроновых представителей группы. Данная гипотеза также была проверена с помощью КР-спектроскопии (см. гл. 8.1).

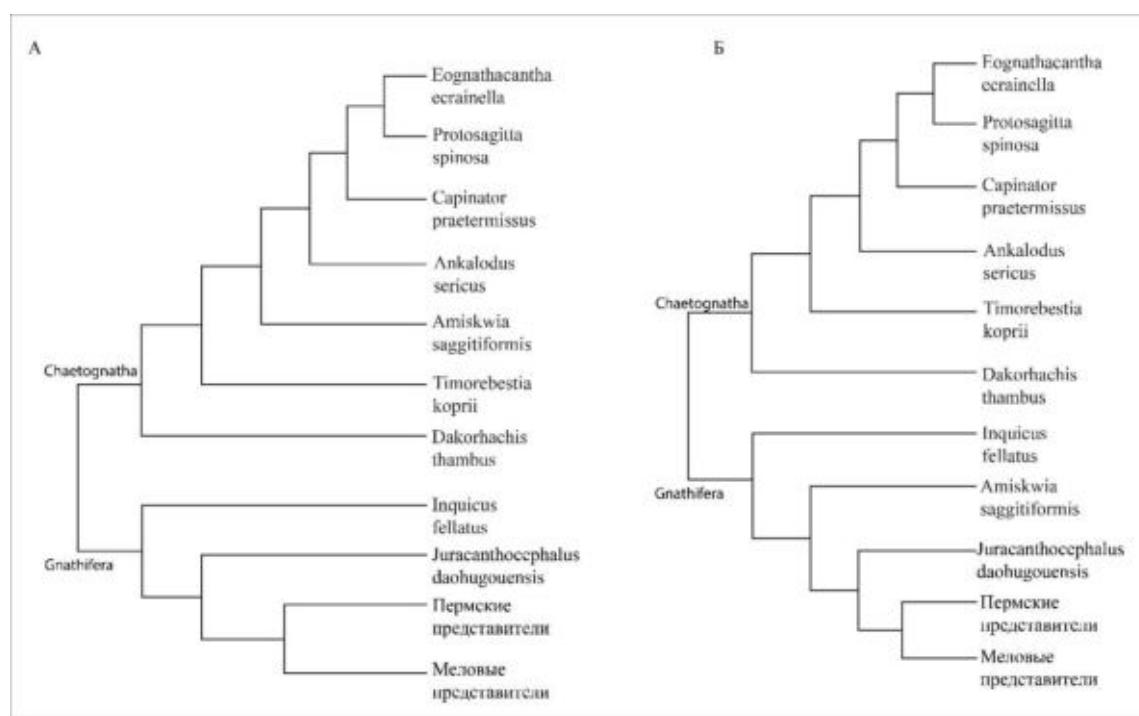


Рис. 13. Филогенетические отношения в группе хетогнатифер. Основа взята из статьи Slater (2025), дополнено данными из статей Luo et al., (2025), Dentzien-Dias et al., (2013), Cardia et al., (2019). А – *Amiskwia sagittiformis* реконструирована как стволовой представитель хетогнат (Vinther, Parry, 2019). Б – *A. sagittiformis* представлена как стволовой представитель гнатифер (Caron, Cheung, 2019).

Вторая группа, которая входит в кладу Chaetognathifera – гнатиферы (микрогнатозои, гнатостомулиды, коловратки и скребни). Палеонтологическая летопись

гнатифер крайне скудна и на данный момент известно всего несколько организмов. Стволовым представителем хетогнатифер можно считать *Dakorhachis thambus* (Conway Morris et al., 2020), а стволовым представителем гнатифер – *Inquicus fellatus* (Cong et al., 2017b; Slater, 2025). *Dakorhachis thambus* обладал явно выраженными конусовидными щетинками на переднем конце тела, что объединяет его со стволовыми представителями хетогнат. Сразу за щетинками имелись крючко-подобные структуры, за которыми идут перевернутые V-образные и стержнеобразные элементы, что в свою очередь может быть зачаточным вариантом челюстного аппарата гнатифер (Conway Morris et al., 2020). *Inquicus fellatus* реконструируется как паразитический организм (Cong et al., 2017b). Сохранность *I. fellatus* не позволяет точно определить его систематическое положение, однако кеглевидное строение тела и прикрепление к организму-хозяину с помощью аборального конца позволило реконструировать данный организм как стволового представителя группы гнатифер (сравнивается с гастротрихиями и коловратками) (Cong et al., 2017b; Vinther, Parry, 2019).

Скребни, входящие в группу гнатифер, достоверно представлены в палеонтологической летописи дважды: в виде отпечатков из пресноводных юрских отложений (Luo et al., 2025) и в копролитах крокодилиформ из верхнего мела (Cardia et al., 2019). Представители скребней из копролитов представлены личиночными стадиями, и их морфология крайне схожа с личиночными стадиями современных представителей (Cardia et al., 2019). Однако *Juracanthocephalus daohugouensis* из юрских отложений совмещает в себе признаки паразитической формы (наличие хоботка) и челюстной аппарат, схожий со свободноживущими представителями хетогнатифер – коловратками (Luo et al., 2025). Таким образом, *J. daohugouensis* на данный момент представляет промежуточную форму между свободноживущей предковой формой, близкой к коловраткам, и паразитической современной формами собственно скребней (Luo et al., 2025).

Одним из отличительных особенностей скребней является наличие хоботка с крючками для закоривания в тканях организма-хозяина. Все современные представители скребней являются паразитическими организмами, у которых имеется промежуточный (ракообразные, членистоногие) и постоянный (позвоночные) хозяева (Jones, 1986). Поскольку гнатиферы свободноживущие, а все представители скребней облигатные паразиты, то скорее всего стволовые представители скребней также были свободноживущими (Luo et al., 2025). Сибирские представители *Spicaticampaniformis opimoluitus* морфологически схожи с хоботками скребней, вариативность формы и увеличение расстояния между выростами соотносится с изменением морфологии хоботков современных представителей (Van Cleave, 1952). Направление выростов у

Spicaticampaniformis opimolumus в центральной части больше соотносится с морфологией хоботков юрских представителей – шипики и крючки направлены перпендикулярно или в переднюю сторону (Luo et al., 2025). Если рассматривать *S. opimolumus* в качестве возможных частей от стволовой группы скребней, то разделение группы хетогнатифер должно было произойти в раннем кембрии (Dantes et al., 2024), что может подтверждаться интерпретацией *Amiskwia sagittiformis* в качестве представителя гнатифер (Caron, Cheung, 2019).

7.4. Panarthropoda

К панартроподам относятся три большие группы: тихоходки, онихофоры и членистоногие. Согласно молекулярным данным, разделение панартропод должно было происходить в эдиакарское время (Howard et al., 2022). Группы онихофор и членистоногих представлены в органостенной сохранности на Сибирской платформе и их эволюционное значение описано ниже, однако обе группы представлены единичными остатками. Тихоходки ранее были описаны с территории Сибирской платформы, однако представлены они были в фосфатизированном виде (Muller et al., 1995; Maas, Waloszek, 2001). Согласно исследованию Caron, Aria (2017) *Aysheaia pedunculata* может выступать стволовым представителем для тихоходок (Mapalo, Ortega-Hernández, 2026). Среди органостенных остатков с Сибирской платформы имеется один кластер из двух наложенных шипов, на концах которых имеются мелкие загнутые крючки (табл. VII, 11). Частично похожие коготки характерны для тихоходок и можно предположить, что шипы с крючками могли принадлежать им. Однако морфологических данных для такого вывода пока недостаточно и наиболее достоверными остаются фосфатизированные остатки из куонамской свиты Оленекского поднятия (Muller et al., 1995; Maas, Waloszek, 2001).

Онихофоры в отложениях чускунской свиты представлены остатками лобопод – кутикулярным фрагментом шипа *Hallucigenia* (табл. VI). Стволовым представителем группы онихофор является *Antennacanthopodia gracilis* (Smith, Ortega-Hernández, 2014; Yang et al., 2015). В кембрийское время морфология онихофор была намного более разнообразной и занимала большее морфопространство по сравнению с современными представителями (Yang et al., 2015). Единичные шипы и склериты, относимые к лобоподам, описаны из венда (немакит-далдынский ярус), но отпечатки животных известны из нижнего и среднего кембрия (Steiner et al., 2012; Caron et al., 2013; Mussini, Butterfield, 2025b; Kovář, Fatka, 2025). Один из древнейших шипов лобопод представлен структурой конус-в-конусе – *Ceratophyton duplicum* (Пашкявичене, 1980; Caron et al., 2013), однако это также может быть наложением двух представителей *Ceratophyton vernicosum*

(Kovář, Fatka, 2025; Dantes, Nagovitsin, 2026). Второй фортунский комплекс из двух наложенных шипов, который интерпретируется как возможные шипы лобопод (Kovář, Fatka, 2025), был описан в составе фауны из манькайской свиты (скважины Серкинской площади) (Nagovitsin, 2011). Позже было показано, что морфология данных представителей отличается от морфологии шипов лобопод (Dantes et al., 2026). Фрагмент кутикулы из отложений чускунской свиты с треугольной структурой является наиболее достоверным представителем группы лобопод в томмотское время, что соотносится с молекулярными данными о разделении группы (Howard et al., 2022). На данном фрагменте хорошо видна внешняя микротекстура с орнаментом из мелких треугольников и внутренняя продольная структура (табл. VI)

Помимо шипов лобопод в органостенной сохранности, было высказано предположение, что шипы могут сохраняться в виде мелкораковинной фауны (Миссаржевский, 1977; Dzik, 2003). Обнаруженные в Монголии фосфатизированные конические структуры с треугольной микротекстурой были описаны как *Mongolitubulus* (Миссаржевский, 1977). Было высказано предположение, что данные шипы являются вариантом сохранности шипов *Hallucigenia* (Caron et al., 2013; Kovář, Fatka, 2025). Однако в работах Л.М. Мельниковой было показано, что конусы *Mongolitubulus* являются выростами на раковинах брадориид и не являются шипами лобопод (Мельникова, 2000; Torper et al., 2016).

Членистоногие имеют представительную палеонтологическую летопись (Giribet, Edgescombe, 2020), но среди изученного материала представлены плохо идентифицируемыми фрагментами кутикул (табл. VII, 12–16) и двумя фрагментами гнато баз (табл. VII, 17, 19). Достоверные остатки членистоногих появляются с атдабанского яруса и представлены трилобитами (Bushuev et al., 2014), однако ихнофоссилии, которые можно отнести к следам жизнедеятельности членистоногих (*Rusophycus*, *Cruziana*, *Diplichnites*, *Monomorphichnus*), встречаются уже в терреновских отложениях (Mángano, Buatois, 2014). Согласно молекулярным данным, формирование членистоногих скорее всего происходило в эдиакарское время (Rota-Stabelli et al., 2013). Наиболее полный челюстной фрагмент из отложений манькайской свиты, скорее всего можно описать как фрагмент гнато базы, поскольку имеется широкое основание, зубцы расположены не регулярно, а угол между зубцами и основанием достаточно острый. Такое строение не характерно для челюстного аппарата спиралий или скалидофор (Caron, Cheung, 2019; Mussini, Butterfield, 2025c; Luo et al., 2025). Интерпретация данного фрагмента как радулы также может быть исключена, поскольку отсутствует структура из микроворсинок (Slater, 2023). Схожие фрагменты гнато баз были описаны на отпечатках

кембрийских хелицеровых *Habelia optata*, *Sidneyia inexpectans* (Zacai et al., 2016; Aria, Caron, 2017), радиодонтов *Amplectobelua symbrachiata* (Cong et al., 2017a) и трилобитоморфа *Acanthomeridion serratum* (Wu et al., 2025). Размер гнатобаз у кембрийских представителей коррелирует с гнатобазой из манькайской свиты (Aria, Caron, 2017; Mussini, Butterfield, 2025b). Схожая структура также была описана у силурийского ракоскорпиона *Eurypterus tetragonophthalmus* (Bicknell et al., 2018).

8. Результаты КР-спектроскопии

Органостенные микрофоссилии в общем виде представлены керогеном (кристаллизованный органический полимер), который неоднороден и претерпел изменение химического состава и разрушение структуры молекул в ходе захоронения (Hodge, 1953; Wiemann et al., 2018). Восстановление первичной структуры химических соединений крайне затруднительно и было показано на примере хитина, где авторы использовали большое количество различных методов, в том числе непосредственно фермент хитиназу для определения полисахарида – хитина (Ehrlich et al., 2013). В другой работе хитин был определен с помощью FTIR спектроскопии (Fourier transform infrared spectroscopy) с дополнительным применением КР-спектроскопии (Loron et al., 2019). Ранее с помощью КР-спектроскопии проводилось изучение древней органики и костных тканей с определением молекулярного состава некоторых соединений (Wiemann et al., 2018; Wiemann et al., 2020; McCoy et al., 2020; Wiemann et al., 2022). Однако по результатам анализов ведется дискуссия и не все исследователи согласны с интерпретацией [(Alleon et al., 2021), также (Wiemann, Briggs, 2022)].

В представленной работе с помощью КР-спектроскопии были построены карты с фазовым распределением керогена для конусовидных микрофоссилий, фрагмента гнатобазы, пористого шипа и шипа, имеющего схожую структуру с челюстями полихет (рис. 15, 17–20). Карты с фазовым распределением были получены с помощью True Component Analyses, WITec Five Plus software. Минимальной гетерогенности в составе органостенных микрофоссилий достаточно, чтобы рамановское излучение (Raman scattering) излучалось с разной интенсивностью и показывало неоднородности. Построение карт с помощью КР-спектроскопии позволило выделить различные фазы керогена, которые могут соответствовать различному уровню интенсивности КР-излучения из-за структуры объекта (связаны с различным составом внутри одного фрагмента или наличием более склеротизированных частей относительно других). Различие на картах фазового распределения керогенов также может быть связано с различной глубиной фокусировки, поскольку микрообъект может быть неровно зафиксирован в среде (в данном случае ЕОКИТТ). Такая ситуация наблюдается на рис. 20 (Д–З). Для других объектов, на которых не наблюдается расфокусировки, возможны два подхода к интерпретации получившихся данных: на основе картирования фаз керогена выявляются определенные структуры, не видимые в оптической микроскопии, или в рамках оптических неоднородностей можно проводить изучение состава вещества и исследование структуры внутри органики.

Различным керогенам автоматически в программе присваивается различный цвет, поэтому был использован единый протокол для унификации результатов: использовался True Component Analysis, сначала выделялась среда, в которой находились микрофоссилии (ЕОКИТТ), далее начиная с участков с наименее интенсивным КР-излучением выбирались компоненты, 7 для гнатобазы, 5 для шипа с порами и от 3 до 5 для конусовидных микрофоссилий. Данная методика позволяет сравнивать результаты, основываясь на интенсивности сигнала в разных участках микрофоссилий и сопоставлении цветовых изображений между собой. Вместе с органостенными микрофоссилиями с помощью КР-спектроскопии были изучены современные структуры: хватательные щетинки хетогнат (*Sagitta elegans*), глоточные шипы полихет (*Lepidonotus squamatus*), скалиды приапулид (*Priapulid caudatus*) и гнатобаза мечехвоста (*Limulus polyphemus*). Современные объекты были исследованы в воздушной среде.

Результаты КР-спектроскопии мечехвоста *Limulus polyphemus*, аннелиды *Lepidonotus squamatus* и скалид приапулиды *Priapulid caudatus* не приведены в данной работе, так как при анализе данных материалов наблюдалась сильная люминесценция в исследуемом диапазоне и построение карт с фазовым распределением было невозможно. Ранее было показано, что кутикулярная структура *Limulus polyphemus* не однородна и включает эндокутикулу, внутреннюю экзокутикулу, гиалиновую экзокутикулу и эпикутикулу, при этом гиалиновый слой дает сильную флуоресценцию и отличается по составу (Rubin et al., 2017). Исходя из данного состава было ожидаемо получить люминесценцию при попытке построения карты с фазовым распределением современной органики для гнатобазы мечехвоста. Однако сильная флуоресценция на скалидах приапулид и глоточных шипах аннелид остается под вопросом.

8.1. Конусовидные микрофоссилии без внутренней структуры

КР-спектроскопия была использована для получения дополнительной информации о строении и возможном составе конусовидных шипов, а также для сравнения представителей *Protohertzina compressa* и щетинок современных хетогнат. Ранее КР-спектроскопия уже использовалась для определения состава щетинок древних хетогнат *Ankalodous sericus* (Shu et al., 2017), в результате чего был сделан вывод об углеродном (“carbonaceous composition”) составе хет, возможно, – хитиновом, учитывая строение ротового аппарата хетогнат. Несмотря на то, что предположение о хитиновом строении щетинок древних хетогнат кажется обоснованным [современные представители имеют щетинки из хитина (Bone et al., 1983)], результаты КР-спектроскопии по *Ankalodous sericus* непосредственно это не подтверждают (Shu et al., 2017, appendix 4). Пики керогена

для древней органики находятся в интервалах значений 1350 см^{-1} для D-пика и 1600 см^{-1} для G-пика с возможным вторичным пиком на 3000 см^{-1} (Schopf, Kudryavtsev, 2005). Современный хитин представлен тремя вариациями – α , β , γ , которые отличаются более или менее выраженным перегибом на пике в части спектра от 1618 см^{-1} до 1658 см^{-1} (Кауа et al., 2017), то есть пики керогена и пики хитина находятся в одной части спектра и определение керогена, произошедшего из хитина (а не других органических веществ) крайне затруднительно. Нами были сняты спектры для древних растительных остатков, которые показали пики керогена в той же области, что и для животных остатков (рис. 14). Данный результат показывает невозможность разделения древнего хитина и керогена без дополнительных методов проверки. Диагностика ископаемого хитина в целом крайне затруднительна из-за быстрой потери азотной составляющей. Редкие случаи, когда хитин удалось диагностировать, требовали очень больших усилий и широкого спектра новых методов (Ehrlich et al., 2013; Loron et al., 2019). В работе Pang et al. (2020) КР-спектроскопия также применялась для протерозойских органостенных микрофоссилий. В работе использовались единичные спектры для анализа возможных связей между таксонами, в результате чего авторы предлагают объединить два таксона (*Dictyosphaeria delicata* и *Shuiyousphaeridium macroreticulatum*) со схожим химическим составом клеточной стенки. Однако объединение таксонов с различной морфологией и схожими пиками кажется преждевременным. Взаимодействие сахаров и белков (находящихся как в клеточной стенке, так и в другой органике) в ходе реакций Милларда обеспечивает коричневый цвет органики (Hodge, 1953). При захоронении и диагенезе древняя органика также проходит реакции на подобие реакций Милларда, в результате чего первичная структура вещества претерпевает сильные изменения и первичный состав определить практически невозможно (Wiemann et al., 2018). Помимо реакций между сахарами и белками органика также подвергается нагреванию и действию давления, что дополнительно разрушает первичную структуру (Kaneki, Kouketsu, 2022).

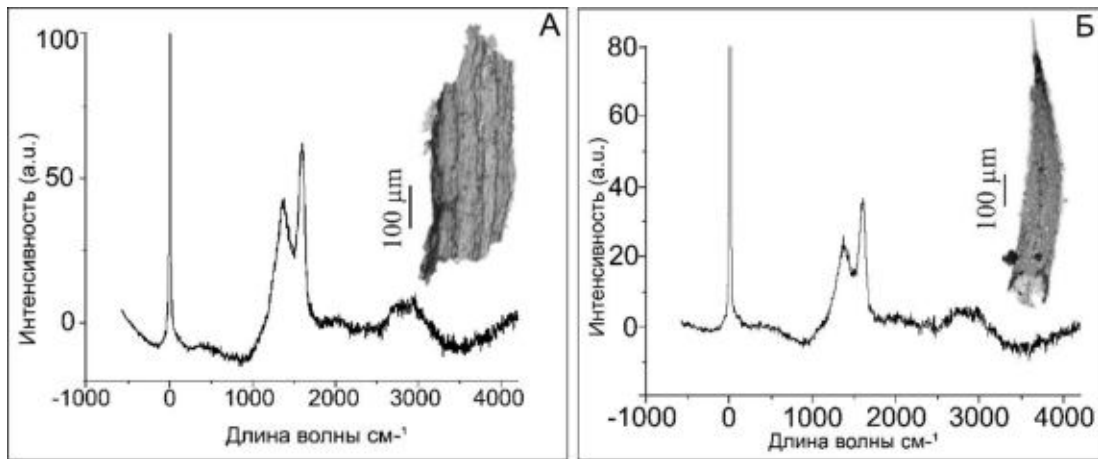


Рис. 14. КР-спектры для растительного (А) и животного (Б) остатков.

Построение карт с фазовым распределением керогенов может дать дополнительную информацию о распределении первичных органических соединений. Данный анализ не решает проблему диагностики первичных органических соединений, входящих в состав древней органики, однако позволяет показать существенную разницу в составе первичных органических веществ в структуре объекта. На образце древней органики сигнал (рамановское излучение), отраженный от керогена, имеет разную интенсивность и окрашивается программой в разные цвета. Предполагается, что вариации в интенсивности сигнала отражают неоднородность химической структуры органостенных микрофоссилий. В некоторых случаях интенсивность сигнала также может зависеть и от фокусировки объекта (рис. 20 Д-З).

Карты, построенные для древних *Protohertzina* (рис. 15 Г, Д) и щетинок современных *Sagitta elegans* (рис. 16 Е) имеют сходные структурные особенности (отличие кончика и тела шипа, продольные дифференцированные зоны), что косвенно подтверждает ранее выдвинутое предположение о принадлежности древних *Protohertzina compressa* к ротовому аппарату хетогнат (Szaniawski, 2002; Slater et al., 2018a). Также, интересно само распределение структурных особенностей на объектах. Строение кончика щетинки и тела сильно отличается в щетинках современных хетогнат (Szaniawski, 2002; Park et al., 2024a), что также прослеживается на карте с фазовым распределением керогена (рис. 15 Г, Д). Более плотный кончик щетинки на карте с фазовым распределением керогена показан зеленым цветом, в то время как на теле щетинки красный компонент выражен в меньшей степени (рис. 15 Г).

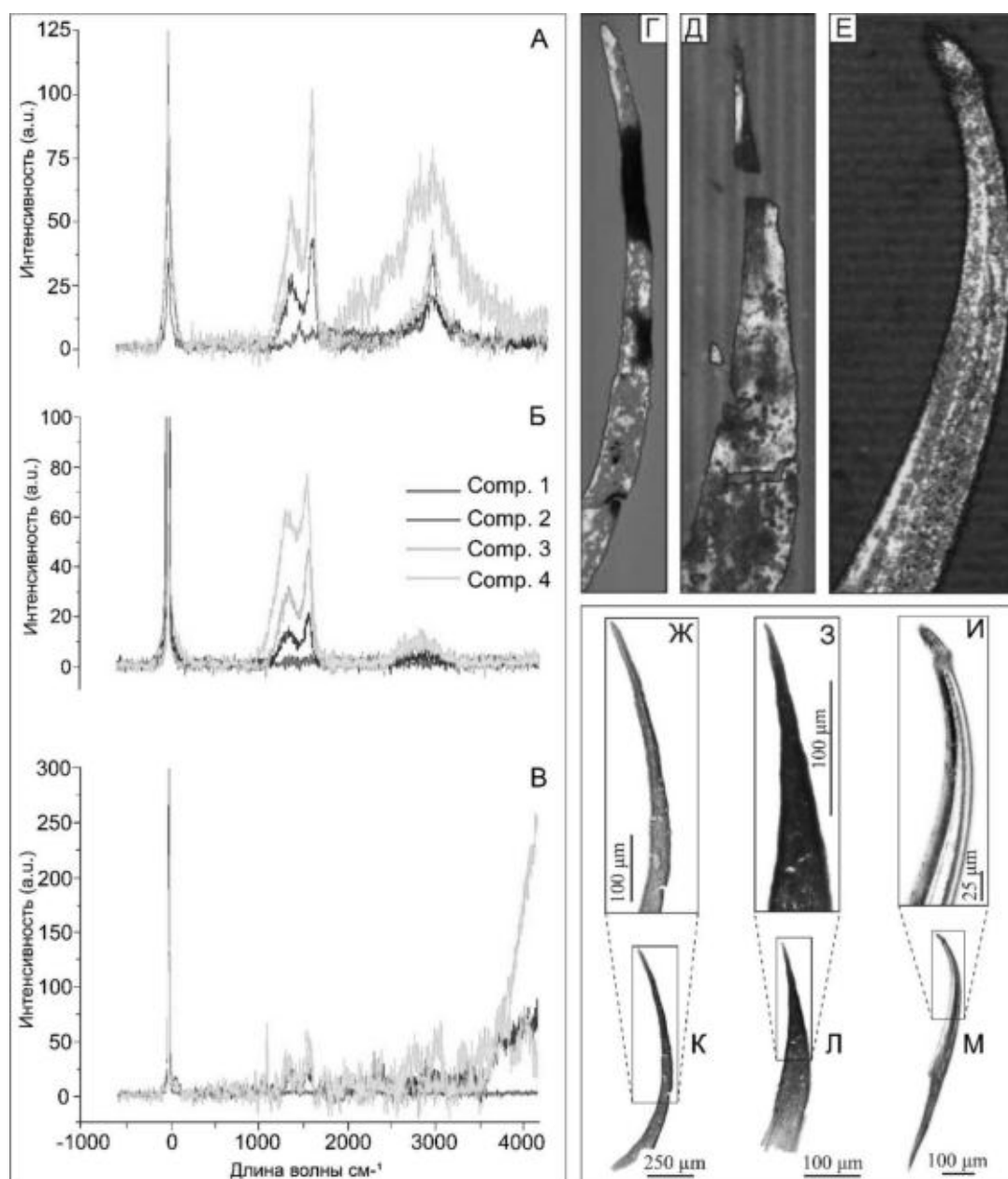


Рис. 15. КР-спектры и карты с фазовым распределением для *Protohertzina compressa* и щетинок современных хетогнат *Sagitta elegans*. А – КР-спектры для карты с фазовым распределением на рис. Г; Б – КР-спектры для карты с фазовым распределением на рис. Д; В – КР-спектры для карты с фазовым распределением на рис. Е. Ж – увеличенный фрагмент представителя *Protohertzina compressa* с рис. К (ЦКП «Геохрон» №2124/16), соответствует КР спектрам на рис. Г. З – увеличенный фрагмент представителя *Protohertzina compressa* с рис. Л (ЦКП «Геохрон» №2124/18), соответствует карте с фазовым распределением на рис. Д. И – увеличенный фрагмент хватательной щетинки *Sagitta elegans* с рис. М, соответствует карте с фазовым распределением на рис. Е. Компонента 1 (красный цвет) – воздушная среда на рис. Д и Е, и пластиковая среда ЕОКИТТ на рис. Г; компоненты 2 (синий цвет), 3 (светло-зеленый) и 4 (голубой) различные типы керогенов (рис. Г, Д) и органики (рис. Е). Цвет присваивается программой автоматически (см. главу «Материалы и методы, КР-спектроскопия»), цвет на картах с фазовым распределением соответствует цветам на графиках спектров.

Помимо КР-спектроскопии также были сделаны карты с микроэлементным составом для щетинок современных *Sagitta elegans* и микрофоссилий *Protohertzina compressa*, *Ceratophyton circufuntum* с Сибирской платформы (рис. 16). Ожидаемо, на хетах *Sagitta elegans* было обнаружено повышенное содержание Zn и Cu (Bone et al., 1983), для шипов с Сибирской платформы были характерны Al, Na, Mg, наличие которых лишь указывают на захоронение образцов в глинах (аргиллитах). Отсутствие Zn и Cu в кембрийских шипах может быть связано как с условиями захоронения и последующих диагенетических процессов, так и с прижизненным составом, однако проверить данные утверждения крайне затруднительно. Тем не менее, вероятность обнаружения Zn у ископаемых щетинок хетогнат с сохранившейся органикой существует. В отложениях среднего эоцена (46 млн) был обнаружен отпечаток жука шипоносика (Coleoptera: Mordellidae), в мандибулах которого были достоверно показаны повышенные концентрации Zn на дистальном конце мандибул и на режущем крае, так же, как и у его современных потомков (Greenwalt et al., 2016). То есть потенциальное удержание Zn в ротовом аппарате возможно.

Карты с фазовым распределением, построенные для представителей *Ceratophyton*, имеют отличия в зависимости от видовой принадлежности (рис. 17–19), однако достоверная закономерность распределения разных керогенов на данный момент остается под вопросом. Карты с фазовым распределением керогенов для *Ceratophyton vernicosum* имеют наименее объяснимую закономерность (рис. 17). Из-за расфокусировки и разных плоскостей, шип на рис. 17 В был обработан лишь частично, карты были построены для кончика и средней части микрофоссилии (рис. 17 Г, Д). В средней части наблюдается неравномерное распределение компонент и чередование керогенов, которое частично схоже с распределением керогена на шипе на рис. 17 И, К. У шипа на рис. 17 К наблюдается кармано-подобный орнамент, который не встречается у других видов, но частично совпадает со структурой на шипе (рис. 17 Д, Ж). Данное закономерное распределение скорее всего связано с составом/химической структурой шипа, однако какой именно биологической структуре принадлежит данное строение утверждать сложно. Возможно, данная особенность связана с ростом шипа или креплением мягких тканей. У оставшихся представителей *Ceratophyton vernicosum* распределение керогенов не упорядочено, шип на рис. 17 Т, У, Ф находится в разных плоскостях; концентрический орнамент шипа на рис. 17 М, Н мы объясняем результатом тафономии; однако шип на рис. 17 Ц, Ч имеет четко выделенный кончик, который мог при жизни действительно отличаться по составу. Пики керогена для *Ceratophyton vernicosum* хорошо выделяются, отсутствуют минеральные примеси. Вторичный пик на 3000 см^{-1} на рис. 17 Б, З, Л, Х

характеризует комплекс керогена и пластиковой среды. Все закономерности распределения различных керогенов у *Ceratophyton vernicosum* не соответствуют изображениям в оптическом микроскопе.

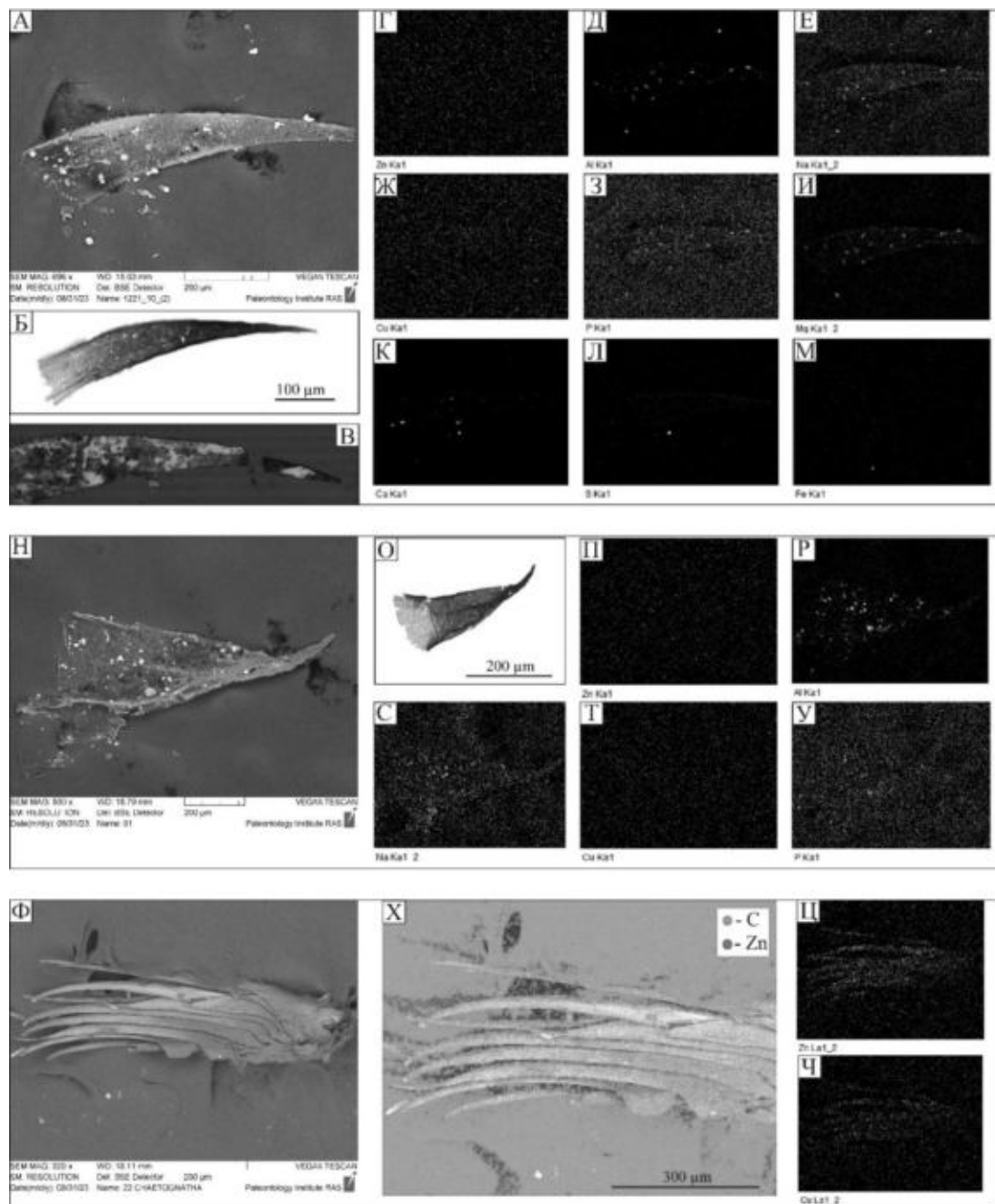


Рис. 16. Карты с микроэлементным составом для микрофоссилий *Protohertzina compressa*, *Ceratophyton groetlingboensis* и щетинок современных *Sagitta elegans*. А – микрофотография *Protohertzina compressa* на сканирующем электронном микроскопе TESCAN VEGA III; Б – *Protohertzina compressa* в оптическом микроскопе, (ЦКП «Геохрон» №2124/16); В – карта с фазовым распределением керогенов; Г–М – карты микроэлементов: Г – Zn, Д – Al, Е – Na, Ж – Cu, З – P, И – Mg, К – Ca, Л – S, М – Fe. Н – микрофотография *Ceratophyton groetlingboensis* на сканирующем электронном микроскопе TESCAN VEGA III; О – *C. groetlingboensis* в оптическом микроскопе (ЦКП «Геохрон» №2124/37); П – У – карты микроэлементов: П – Zn, Р – Al, С – Na, Т – Ca, У – P. Ф – щетинки *Sagitta elegans*; X – распределение Zn на щетинках; Ц–Ч – карты микроэлементов: Ц – Zn, Ч – Cu.

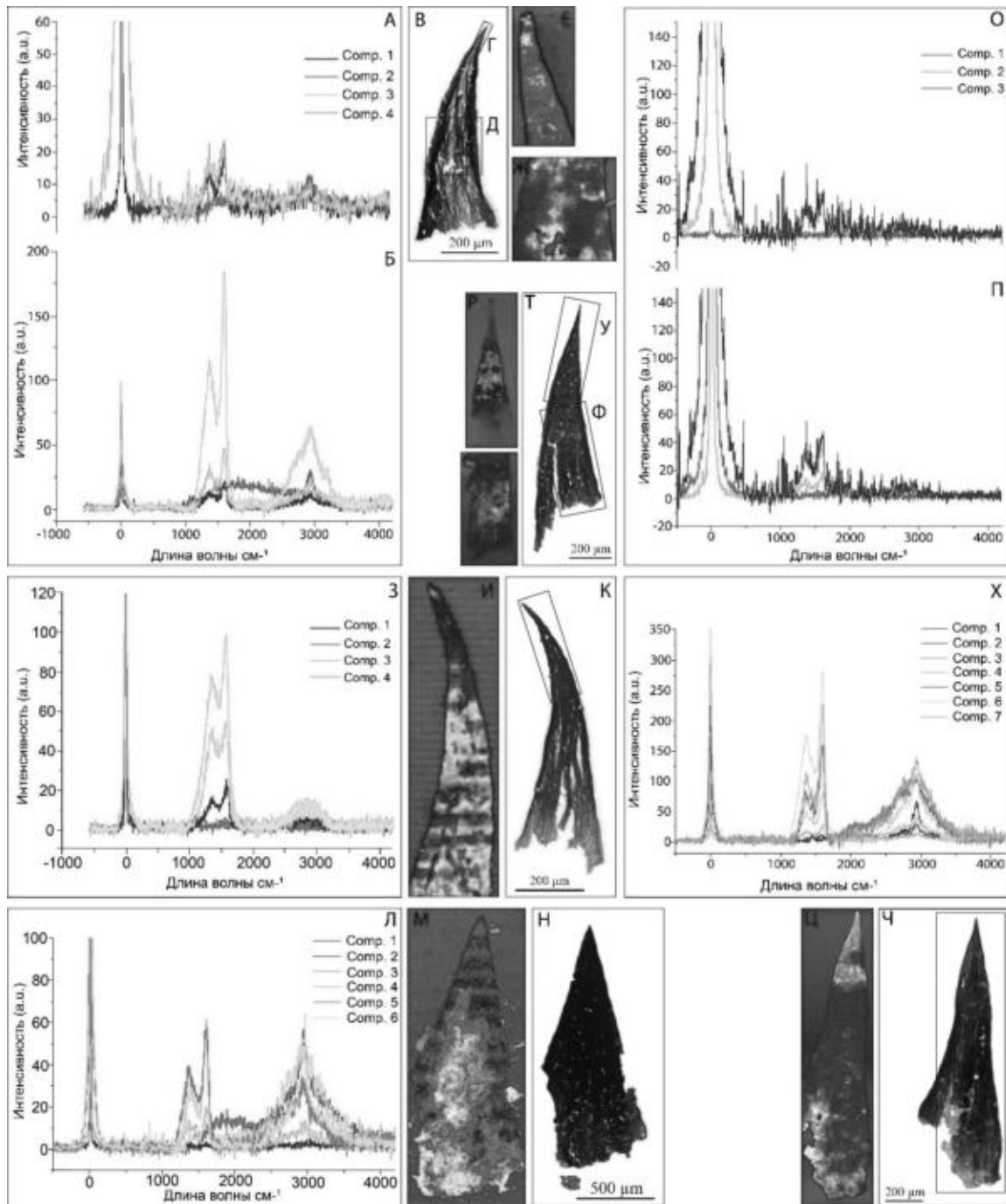
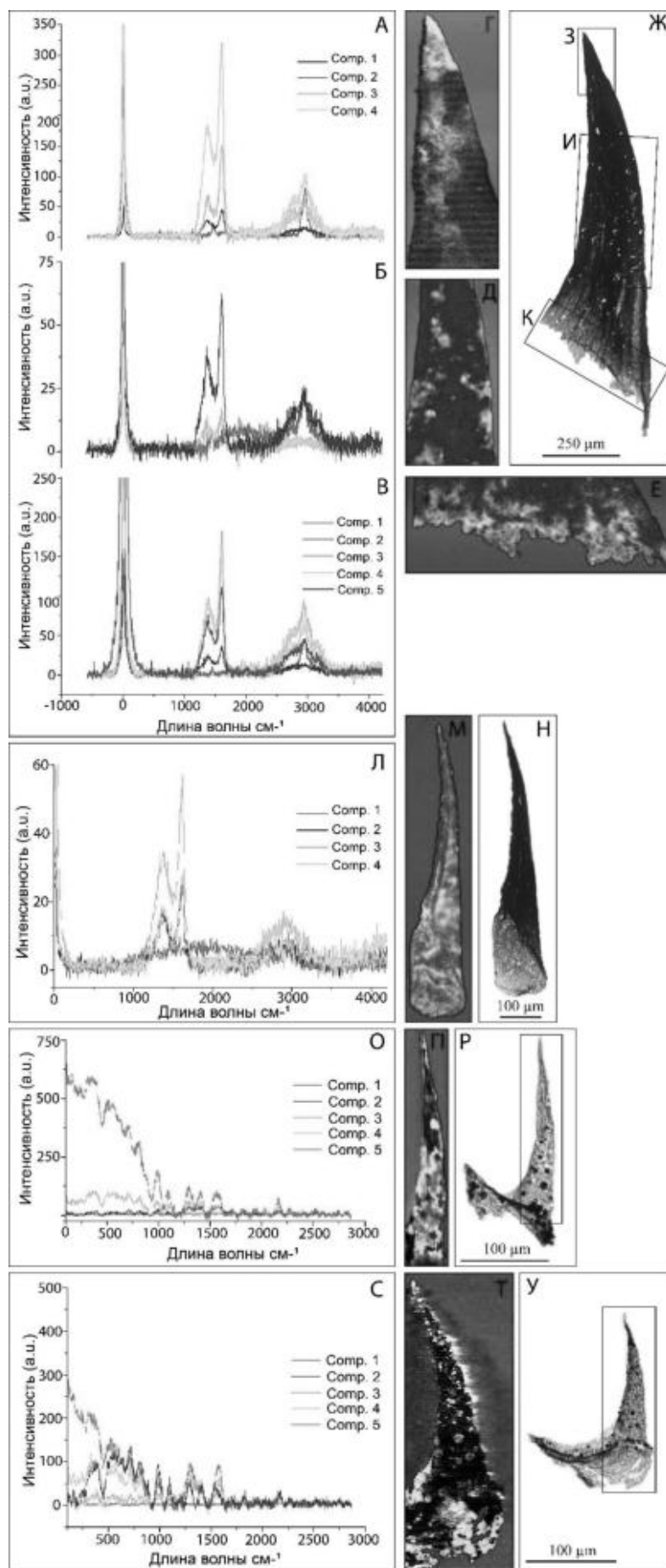


Рис. 17. КР-спектры и карты с фазовым распределением для представителей *Ceratophyton vernicosum*. А, Б – КР-спектры для карт с фазовым распределением на рис. Е, Ж; карты соответствуют выделенным фрагментам Г, Д. В – *Ceratophyton vernicosum* (ЦКП "Геохрон", №2124/43). З – КР-спектры для карты с фазовым распределением на рис. И, соответствует выделенному фрагменту на рис. К. К – *Ceratophyton vernicosum* (ЦКП "Геохрон", №2124/42). Л – КР-спектры для карты с фазовым распределением на рис. М, соответствует шипу на рис. Н. Н – *Ceratophyton vernicosum* (ЦКП "Геохрон", №2124/46). О, П – КР-спектры для карт с фазовым распределением на рис. Р, С; карты соответствуют выделенным фрагментам У, Ф. Т – *Ceratophyton vernicosum* (ЦКП "Геохрон", №2124/45). Х – КР-спектры для карты с фазовым распределением на рис. Ц, соответствует выделенному фрагменту на рис. Ч. Ч – *Ceratophyton vernicosum* (ЦКП "Геохрон", №2124/128). Компонента 1 (красный цвет) – пластиковая среда ЕОКІТТ для шипов на рис. В, К, Н, Ч, воздушная среда для шипа на рис. Т; компоненты 2 (синий цвет), 3 (светло-зеленый), 4 (голубой), 5 (фиолетовый) и 6 (желтый) различные типы керогенов. Цвет присваивается программой автоматически (см. главу «Материалы и методы, КР-спектроскопия»), цвет на картах с фазовым распределением соответствует цветам на графиках спектров.

Карты с фазовым распределением для экземпляров *Ceratophyton circufuntum* отличаются от таковых *Ceratophyton vernicosum*. Основные отличия можно выделить в базальной части микрофоссилий. Практически у всех представителей *C. circufuntum* основание микрофоссилий на картах с фазовым распределением отличается по цвету от тела шипа (рис. 18). У шипа на рис. 18 А, Г, З кончик отличается по составу от тела шипа и больше соответствует составу основания, однако при этом интенсивность рамановского излучения на кончике и в основании отличается (рис. 18 А, В). У шипа на рис. 18 М, Н также выделяется ребро на вогнутой стороне, по составу схожее с основанием. Для построения карт с фазовым распределением керогенов для шипов на рис. 18 Р, У использовался красный лазер и напрямую результаты сравнивать нельзя. Пики керогена выделяются в меньшей степени, чем на шипах, для которых использовался синий лазер. Тем не менее, у шипа на рис. 18 С, Т основание отличается по составу от тела шипа. Для шипа на рис. 18 П основание практически не захвачено на карте, поскольку данная часть находилась в сильном расфокусе (рис. 18 Р). Несмотря на использование двух лазеров можно вывести закономерность в распределении различных керогенов у представителей *C. circufuntum*: основание шипов отличается по составу от тела шипа. Данная закономерность может быть связана либо с особенностями строения и состава шипов, либо с особенностью фиксации образцов. Поскольку образцы фиксировались одновременно, мы предполагаем, что различия керогенов связаны с особенностями состава шипов при жизни.



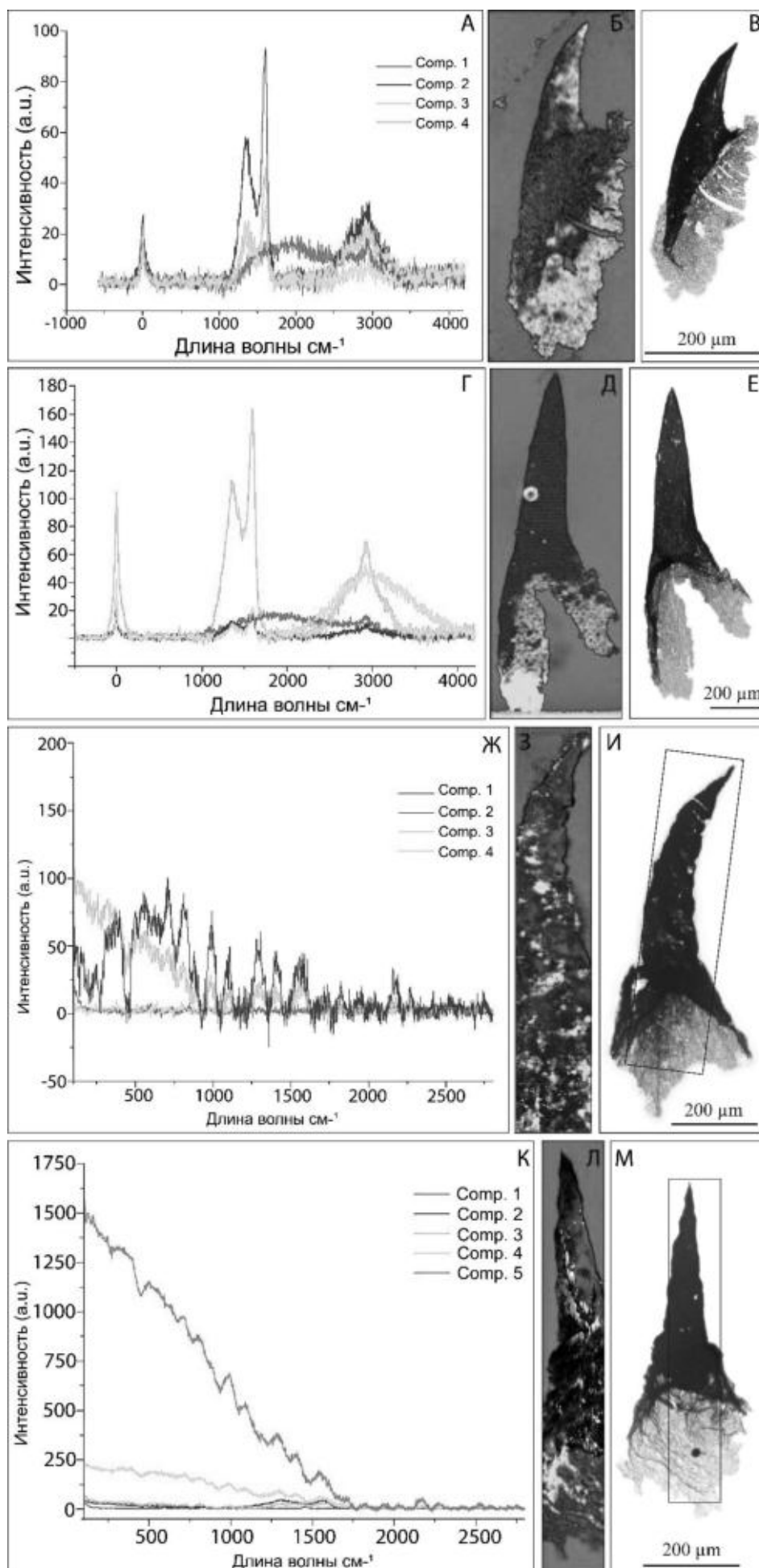
Рис. 18. КР-спектры и карты с фазовым распределением для представителей *Ceratophyton circufuntum*. А – КР-спектры для карты с фазовым распределением на рис. Г; Б – КР-спектры для карты с фазовым распределением на рис. Д; В – КР-спектры для карты с фазовым распределением на рис. Е. Г, Д, Е – соответствуют выделенным фрагментам З, И, К, соответственно. Ж – *Ceratophyton circufuntum* (ЦКП "Геохрон", №2124/16). Л – КР-спектры для карты с фазовым распределением на рис. М. Карта на рис. М соответствует рис. Н. Н – *Ceratophyton circufuntum* (ЦКП "Геохрон", №2124/26). О – КР-спектры для карты с фазовым распределением на рис. П. Карта на рис. П соответствует выделенному фрагменту на рис. Р. Р – *Ceratophyton circufuntum* (ЦКП "Геохрон", №2124/27). С – КР-спектры для карты с фазовым распределением на рис. Т. Карта на рис. Т соответствует выделенному фрагменту на рис. У. У – *Ceratophyton circufuntum* (ЦКП "Геохрон", №2124/28). Компонента 1 (красный цвет) –пластиковая среда ЕОКІТТ для всех образцов; компоненты 2 (синий цвет), 3 (светло-зеленый), 4 (голубой) и 5 (фиолетовый) различные типы керогенов. Цвет присваивается программой автоматически (см. главу Материалы и методы, КР-спектроскопия), цвет на картах с фазовым распределением соответствует цветам на графиках спектров.



Карты с фазовым распределением керогенов для последней из представленных групп – *Ceratophyton groetlingboensis* также показали определенные закономерности в строении микрофоссилий. У шипов на рис. 19 Б, Д, Л основание отличается от тела шипа. Карты для шипов на рис. 19 Б, Д были построены с помощью синего лазера и результаты можно сопоставлять. У обоих шипов основание сильно отличается по составу. Основание шипов представлено более тонкой органикой, и можно предположить, что такое распределение связано с фокусировкой или концентрацией вещества. Во время построения карт фокус выбирался равномерный, в связи с чем данный аргумент можно исключить. Различие керогена в зависимости от концентрации вещества (толщины микрофоссилии) можно исключить для шипа на рис. 19 Б, поскольку основание представлено двумя компонентами, при этом толщина микрофоссилии одинаковая (рис. 19 В). Для шипов на рис. 19 З и Л использовался красный лазер. Шип на рис. 19 З имеет большое количество артефактов, однако связано это с составом микрофоссилии или тафономическими изменениями остается вопросом. Скорее всего, синяя компонента соответствует наибольшей концентрации керогена. У шипа на рис. 19 Л основание также отличается от тела шипа, как и у других представителей вида *C. groetlingboensis*, однако присутствует сильный сигнал (фиолетовая компонента), из-за которого остальные компоненты проявлены меньше.



Рис. 19. КР-спектры и карты с фазовым распределением для представителей *Ceratophyton groetlingboensis*. А – КР-спектры для карты с фазовым распределением на рис. Б. Карта на рис. Б соответствует рис. В. В – *Ceratophyton groetlingboensis* (ЦКП "Геохрон", №2124/36). Г – КР-спектры для карты с фазовым распределением на рис. Д. Карта на рис. Д соответствует рис. Е. Е – *Ceratophyton groetlingboensis* (ЦКП "Геохрон", №2124/35). Ж – КР-спектры для карты с фазовым распределением на рис. З. И – *Ceratophyton groetlingboensis* (ЦКП "Геохрон", №2124/37), карта сделана для выделенного фрагмента. К – КР-спектры для карты с фазовым распределением на рис. Л. М – *Ceratophyton groetlingboensis* (ЦКП "Геохрон", №2124/41), карта сделана для выделенного фрагмента. Компонента 1 (красный цвет) – пластиковая среда ЕОКІТТ для всех образцов; компоненты 2 (синий цвет), 3 (светло-зеленый), 4 (голубой) и 5 (фиолетовый) различные типы керогенов. Цвет присваивается программой автоматически (см. главу «Материалы и методы, КР-спектроскопия»), цвет на картах с фазовым распределением соответствует цветам на графиках спектров.



Таким образом, анализируя результаты КР-спектроскопии для конусовидных микрофоссилий, можно сделать следующие выводы: у представителей вида *Ceratophyton vernicosum*, возможно, имеется кармано-подобная (ребристая) структура, которая не прослеживается в оптическом микроскопе. У представителей *Ceratophyton circufuntum* можно выделить основание, которое отличается от тела шипа и, возможно, кончик, который также отличается. Тело шипа имеет неоднородный состав. У представителей *Ceratophyton groetlingboensis* основание достаточно четко отличается по составу от тела шипа. Состав тела шипа более гомогенный, чем у представителей *C. circufuntum*.

8.2. Фрагмент гнатобазы и пористый шип

Результаты КР-спектроскопии для челюстеподобного фрагмента на карте с фазовым распределением керогенов показали неоднородность в структуре: прозрачное основание вблизи линии отрыва отличается от более плотной части, на которой прослеживаются структуры из двух основных фаз (зеленый и синий цвета) (рис. 20 Б, В). Плотная часть основания состоит, в основном, из зеленой фазы, в которой наблюдаются линейные зоны, обогащенные фрагментами синей фазы (рис. 20 В). Шипы челюстеподобного фрагмента также не однородны по составу керогена и два первых крупных шипа (зеленая фаза) отличаются от более мелких шипов (синяя фаза). Кроме того, на фоне первого (непрозрачного в световом микроскопе) шипа КР-спектроскопия выявила еще один крупный шип синей фазы. Возможно, два наложенных контура шипа на первом крупном шипе являются физическим наложением шипов с разным составом керогена. В таком случае мы имеем две генерации шипов на объекте. Второе возможное объяснение касается различного состава внутри одного шипа. Ранее было показано, что кутикулярная структура гнатобазы *Limulus polyphemus* неоднородна (Rubin et al., 2017). Если предполагать сходство в составе обнаруженного челюстеподобного фрагмента со строением покровов современных мечехвостов, можно предположить, что неоднородность на поверхности древнего остатка на карте с фазовым распределением керогенов обусловлена разной сохранностью кутикулярного покрова и отражает два разных слоя кутикулы. Несмотря на неоднозначность интерпретации данных результатов, скорее всего фрагмент гнатобазы имел многослойную структуру при жизни животного, и разные фазы могут отражать разный состав, который подвергся частичному разложению во время захоронения.

Шип с пористой/фибрилярной структурой также был проанализирован с помощью КР-спектроскопии (рис. 20 К–О). Несмотря на то, что фибриллярная структура в световом

микроскопе просматривается на всем шипе, неоднородность в структуре на КР-изображении была видна лишь в одном месте (рис. 20 К–Н). На кончике шипа, где мелкие трубочки просматривались в световом микроскопе наиболее четко, на КР-изображении видны не были. Небольшой фрагмент с неоднородной точечной структурой, возможно, отвечающей строению трубочек, виден лишь с одной стороны изображения (рис. 20 Н). Обусловлено это особенностью строения шипа, неоднородностью в сохранности тканей или частей шипа, разностью состава или погрешностью при построении КР-изображения, на данный момент является открытым вопросом. Фрагмент с точечной структурой не является краевым эффектом (поскольку не находится на краю построения КР-изображения и занимает область неправильной формы, а не вытянутой, какая ожидалась бы при краевом эффекте), и отражение структуры скорее всего определяется различием в составе или строении.

Шип с зональной структурой не дал дополнительных результатов после изучения с помощью КР-спектроскопии (рис. 20 Д–З). Морфологически данный шип схож с глоточными зубами полихет, на основании чего было выдвинуто предположение, что зональные структуры могут соответствовать зонам роста, как у современных представителей, и будут отличаться по составу (Plyuscheva et al., 2004). Однако при использовании КР-спектроскопии зональные структуры не выделялись (рис. 20 Ж). Возможно, отсутствие различий в составе связано с гомогенностью самого состава, однако также нельзя отрицать факт расфокусировки, поскольку данный шип запечатан в наклонной плоскости (был выбран наиболее сфокусированный фрагмент из возможных).

В исследованной части шипа выделяются две области зеленой фазы на фоне общей голубой, однако закономерность распределения данных областей остается под вопросом (рис. 20 Ж). Возможно, эти две области являются наибольшей расфокусировкой объекта и сигнал отличается от основного объекта. Исходя из полученных результатов, можно предположить, что состав зон роста не менялся с изменением условий жизни (например, смена сезонов, температурные изменения, доступность пищевых ресурсов). Однако нельзя отрицать и гомогенизацию небольших неоднородностей состава после захоронения объекта.

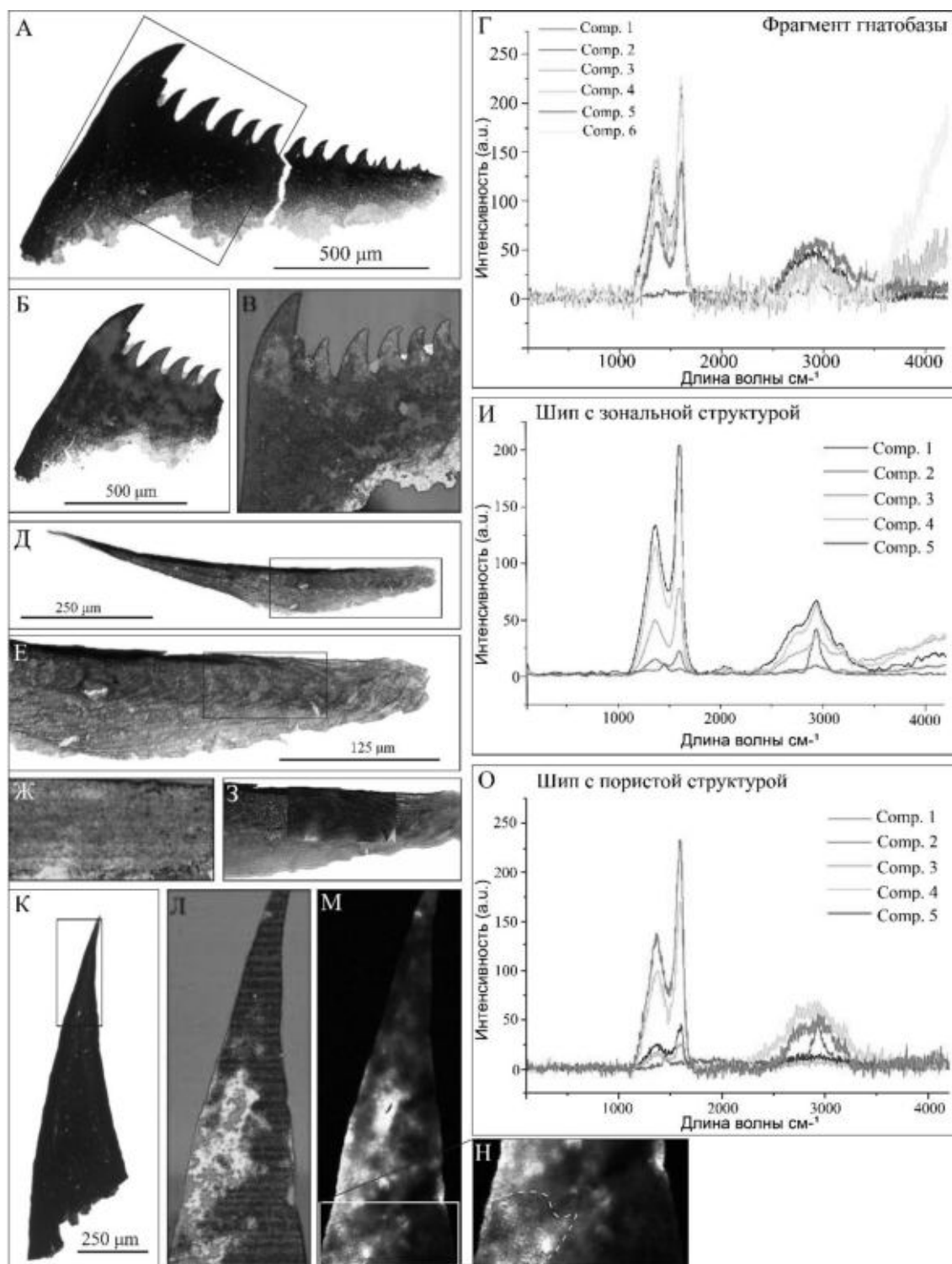


Рис. 20. Результаты КР-спектроскопии. А–Г – фрагмент челюстеподобного остатка (№2124/84); А – оптическое изображение с областью исследований; Б – КР-изображение для фрагмента с фазовым распределением; В – карта с фазовым распределением; Г – график с КР спектрами для фрагмента гнатобазы; Д–И – шип с зональными структурами (№2124/76); Д – оптическое изображение; Е – увеличенный фрагмент, квадратом выделена область КР-изображения; Ж – карта с фазовым распределением; З – КР-изображение для фрагмента с фазовым распределением; И – график с КР спектрами; К–О – шип с пористой структурой (№2124/86); К – оптическое изображение, в прямоугольнике выделена область КР-изображения; Л – карта с фазовым распределением для фрагмента шипа; М – КР-изображение для фрагмента с фазовым распределением; Н – увеличенный фрагмент КР-изображения с точечной структурой; О – график с КР-спектрами.

9. Результаты геометрической морфометрии

9.1 Конусовидные микрофоссилии

В ходе геометрическо-морфометрического анализа было построено общее морфопространство для исследования 347 конусовидных микрофоссилий (рис. 21). Ископаемый материал включает отпечатки щетинок хетогнат *Ankalodous sericus* и *Capinatator praetermissus*, представителей *Ceratophyton* sp., *C. circufuntum*, *C. dunufuntum*, *C. vernicosum*, шипы *Hallucigenia sparsa*, *H. hongmeia*, фосфатизированные *Hertzina elongata*, *Mongolodus* sp., *M. longispina*, *Protohertzina anabarica*, *P. canadia*, *P. unguliformis*, *P. yudomica*, органостенные шипы *P. compressa*, а также таксономически не описанные шипы (Slater et al., 2018a) и органостенные протоконодонты (Slater, 2025). Для сравнения использовались конусовидные элементы современных животных: щетинки хетогнат *Eukrohnia hamata*, *Sagitta* sp., *S. elegans*, *S. nageae*, коготки онихофор *Euperipatoides kanangrensis* и коготки гетеротардиград *Cornechiniscus mystacinus*, *C. holmeni*, *Echiniscus evelinae*, *E. pellucidus*, *Novechiniscus armadilloides*.

В морфопространстве хватательные щетинки древних представителей хетогнат (*Ankalodous sericus* и *Capinatator praetermissus*) и современных представителей (*Eukrohnia hamata* и *Sagitta* sp.) расположены в одной части, и морфополя данных групп пересекаются, что свидетельствует о близкой морфологии и, возможно, схожих функциях (рис. 22 Е–И). Хватательные щетинки *Ankalodous sericus* и *Capinatator praetermissus* характеризуются практически прямой формой, у них отсутствуют морфотипы с загнутым кончиком, которые характерны для современных представителей (*Eukrohnia hamata* и *Sagitta* sp.) (Bone et al., 1983; Szaniawski, 2002). Минерализованные представители *Protohertzina unguliformis* (рис. 22 Г) представлены большим количеством загнутых конусовидных микрофоссилий, однако данная морфология достигается за счет перегиба в основании шипа, а не загнутого кончика. Основываясь на морфологии образцов и их расположении в морфопространстве, можно предположить, что загнутый фибриллярный кончик на щетинках хетогнат сформировался в пост-кембрийское время, является видоспецифичным для современных представителей или не сохранился в результате захоронения. На отпечатках щетинок хетогнат из карбона (Doguzhaeva et al., 2002) и на фосфатизированных щетинках из девона (Wierzbowski, Błażejowski, 2023) загнутый кончик не представлен, из чего можно предположить, что данная структура скорее всего является видоспецифичной.

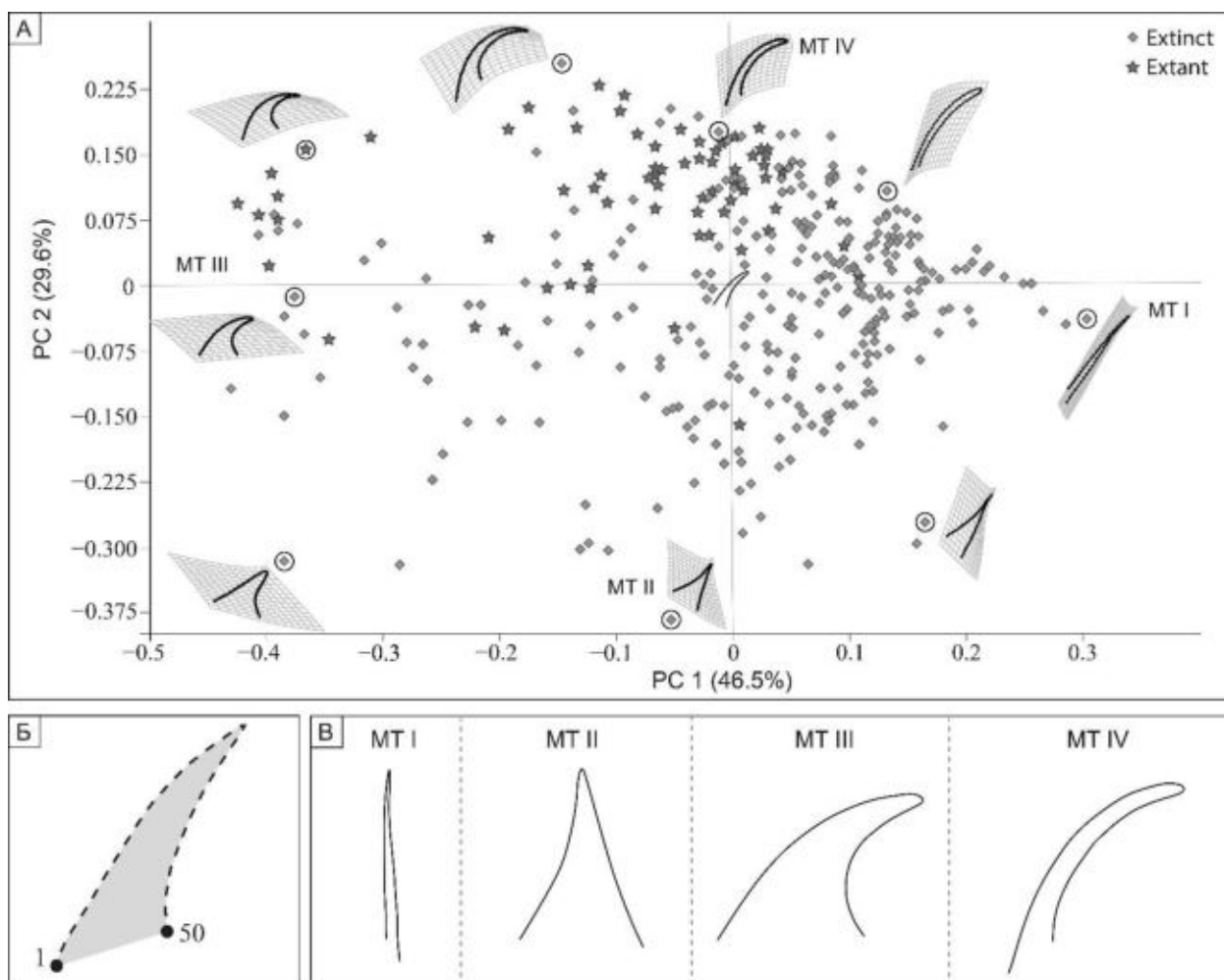


Рис. 21. Результаты геометрической морфометрии для 347 конусовидных микроостатков. Голубые ромбики – кембрийские микрофоссилии, розовые звездочки – конусовидные объекты современных представителей (щетинки хетогнат, коготки онихофор и тихоходок). В центре морфопространства изображена усредненная форма шипа. А – общее морфопространство для всех объектов, по периметру морфопространства расположены контуры шипов, которые соответствуют выделенным образцам (обведены кружочком). Б – схема обрисовки контуры, выделены первая (1) и последняя (50) полуметки. В – четыре крайних морфотипа, соответствуют наиболее выделяющимся образцам на графике.

Минерализованные микрофоссилии *Protohertzina anabarica*, *P. unguliformis*, *P. yudomica*, также отпечатки *P. canadica* кластеризуются близко к группе хетогнат (рис. 22 А, Б, Г, Д), что подтверждает ранее выдвинутую гипотезу о принадлежности *Protohertzina* к ротовому аппарату хетогнат (Szaniawski, 2002; Slater et al., 2018a; Park et al., 2024b). Органостенные представители *Protohertzina compressa* занимают небольшую область, близкую к щетинкам хетогнат (рис. 22 В). Частично морфополе *P. compressa* перекрывается с морфотипами хет от древних и современных представителей хетогнат, что соответствует интерпретации и предполагаемой функции для данных образцов. Если рассматривать расположение образцов *P. compressa* с учетом оригинального описания (Slater et al., 2018a), то группа получается более гетерогенной, а морфополе занимает большую часть пространства (Dantes, Nagovitsin, 2026).

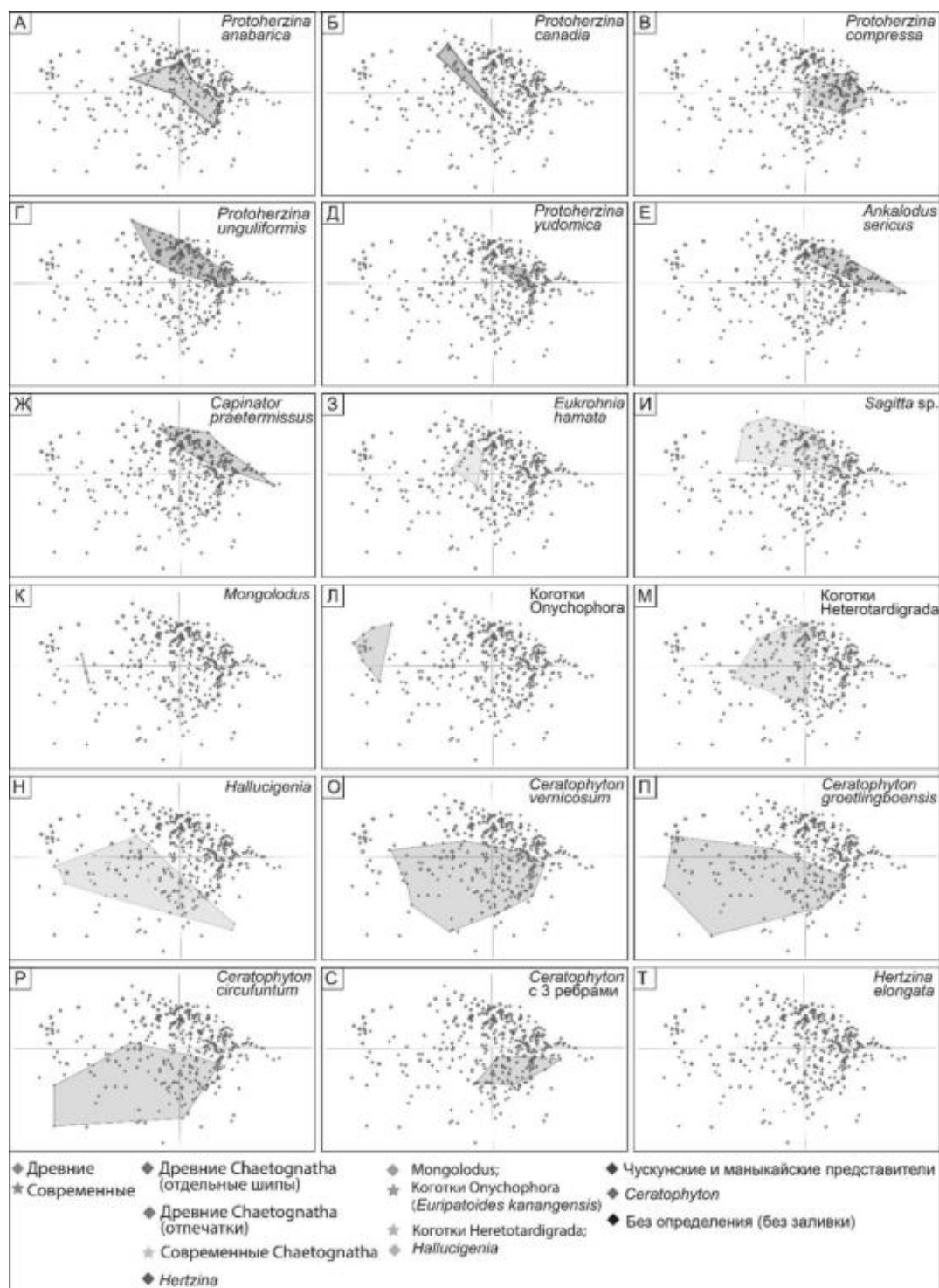


Рис. 22. Морфопространство, такое же как на рис. 21, с отдельными выделенными группами. А–Д – отдельные щетинки древних хетогнат. Е–Ж – отпечатки в прижизненном положении древних хетогнат; З–И – хватательные щетинки современных представителей хетогнат; К–Л – микрофоссилии *Mongolodus* и коготки онихофоры (*Euperipatoides kanangrensis*); М–Н – коготки гетеротардиград и шипы галлюцигений; О – *Ceratophyton vernicosum*; П – *C. groetlingboensis*; Р – *C. circufuntum*; С – *Ceratophyton* sp. с тремя ребрами; Т – *Hertzina elongata* (единичный образец).

Микрофоссилии рода *Mongolodus* и коготки онихофор находятся в одной части графика (рис. 22 К, Л) и, скорее всего, представляют аналогичные структуры, исходя из их

расположения и морфологии. Возможно, *Mongolodus* представляет коготки тотальной группы онихофор (Smith, Ortega-Hernández, 2014). Коготки тихоходок Heterotardigrada располагаются близко к коготкам ксенузий рода *Hallucigenia* (рис. 22 М, Н), что может свидетельствовать о схожих функциях коготков ксенузий и коготков тотальной группы лобопод. Микрофоссилии с Сибирской платформы (чускунская и манькайская свиты) имеют широкое распространение в морфопространстве и включают конусовидные остатки разных представителей, при этом большинство микрофоссилий описаны в рамках рода *Ceratophyton* (рис. 22 О–Р). *C. vernicosum*, *C. groetlingboensis* и *C. circumfuntum* имеют широкие морфополя, но при этом большая часть образцов относится к морфотипам I, II, и III. В области морфотипа IV встречаются лишь несколько образцов *C. vernicosum*. Схожее расположение наблюдается и у шипов галлюцигений, из чего можно предположить участие шипов в локомоторных функциях или функции, схожие с *Ceratophyton*. Для шипов *Ceratophyton* биологическая интерпретация, помимо тех, которые были опубликованы ранее, не приводится (Butterfield, Harvey, 2012; Wernström et al., 2023).

Исходя из общего расположения конусовидных микрообъектов на графике, были выделены четыре основных морфотипа: I – узкий прямой; II – широкий, прямой; III – широкий, загнутый; IV – узкий, загнутый (рис. 21 Б). Морфотипы соответствуют крайним объектам на графике и расположены по четырем сторонам морфопространства (рис. 21 А). На основании распределения шипов можно сделать вывод, что область морфотипов I и IV может быть характерна для ротового аппарата (хватательные щетинки), тогда как шипы в области морфотипов II и III могут выполнять локомоторные или защитные функции (коготки онихофор и тихоходок). Однако, имеются также исключения, например, расположение хватательных щетинок *Eukrohnia hamata* (рис. 22 З). Результаты джекнайфа по морфотипам показали правильность определения морфотипов с вероятностью 78.39% (рис. 23 Б), а по принципам роста кутикулярных покровов – 68.59% (рис. 23 В). Эти две классификации (морфотипы и возможные типы роста) перекрываются и дополняют друг друга. Хватательные щетинки хетогнат могут быть представлены морфотипами I и IV; конусовидные микрофоссилии с мембранным кольцом (1 тип) могут быть представлены морфотипом II, если прямые, или морфотипом III, если наблюдается изгиб; конусовидные микрофоссилии с неровным основанием (без мембранного кольца) (2 тип) могут быть представлены морфотипами II и III при отсутствии или наличии изгиба, соответственно; микрофоссилии с фибриллярной структурой (3 тип), а также микрофоссилии с тремя ребрами (4 тип) представлены морфотипом II (рис. 24).

Вместе с геометрической-морфометрией часто исследуется и функциональная морфология (Cooke, Terhune, 2015). В зависимости от формы объекта, можно

предположить определенную функцию, которую он выполнял, что можно использовать как для древних, так и для современных представителей. Морфофункциональный комплекс определяется как черта или группа черт организма, выполняющая определенную биологическую роль (Bock, von Wahlert, 1965). Определение связи между морфофункциональным комплексом и непосредственной функцией может показать возможное положение организма в трофической цепи (Cooke, Terhune, 2015). Для конусовидных микрофоссилий *Protohertzina compressa* и хватательных щетинок хетогнат интерпретация достаточно ясная – хетогнаты были хищниками, которые использовали щетинки для удержания жертвы (Vannier et al., 2007; Slater, 2025). Касательно факта симбиотической токсичности (Thuesen et al., 1988), если хетогнаты в раннем кембрии уже представлены как хищники, то в какой момент времени произошло приобретение тетродотоксин-продуцирующей бактерии и как это повлияло на морфологию щетинок? Характерный загнутый кончик хет явно представлен у современных животных (Szaniawski, 2002), однако у большинства кембрийских животных хватательные щетинки прямые (Briggs, Caron, 2017), при этом на органостенном материале может прослеживаться наличие внутреннего канала (Dantes, Nagovitsin, 2026).

Шипы с мембранным кольцом у современных беспозвоночных подвижны (Richards, Richards, 1979), из чего можно сделать вывод о подвижности микрообъектов с четким контуром основания. Однако схожая морфология может встречаться у неподвижных конусовидных объектов, расположенных на подвижной части тела, например, на дорсальной стороне полихет – элитры (Hatch et al., 2020). Также возможен вариант интерпретации, связанный с ростом конусовидных микрофоссилий по принципу роста коготков у беспозвоночных, как, например, у онихофор (Smith, Ortega-Hernández, 2014). Конусовидные шипы без возможного мембранного кольца плотно соединены с прилегающими тканями, могут быть тупыми или заостренными и выполняют защитную функцию (Richards, Richards, 1979). Возможно, такие микрообъекты имели постоянный рост или, если присутствовала линька, оставались соединенными со другими частями линьки беспозвоночного. У шипов с фибриллярной структурой отсутствует основание из-за чего сложно предположить механизм прикрепления к организму.

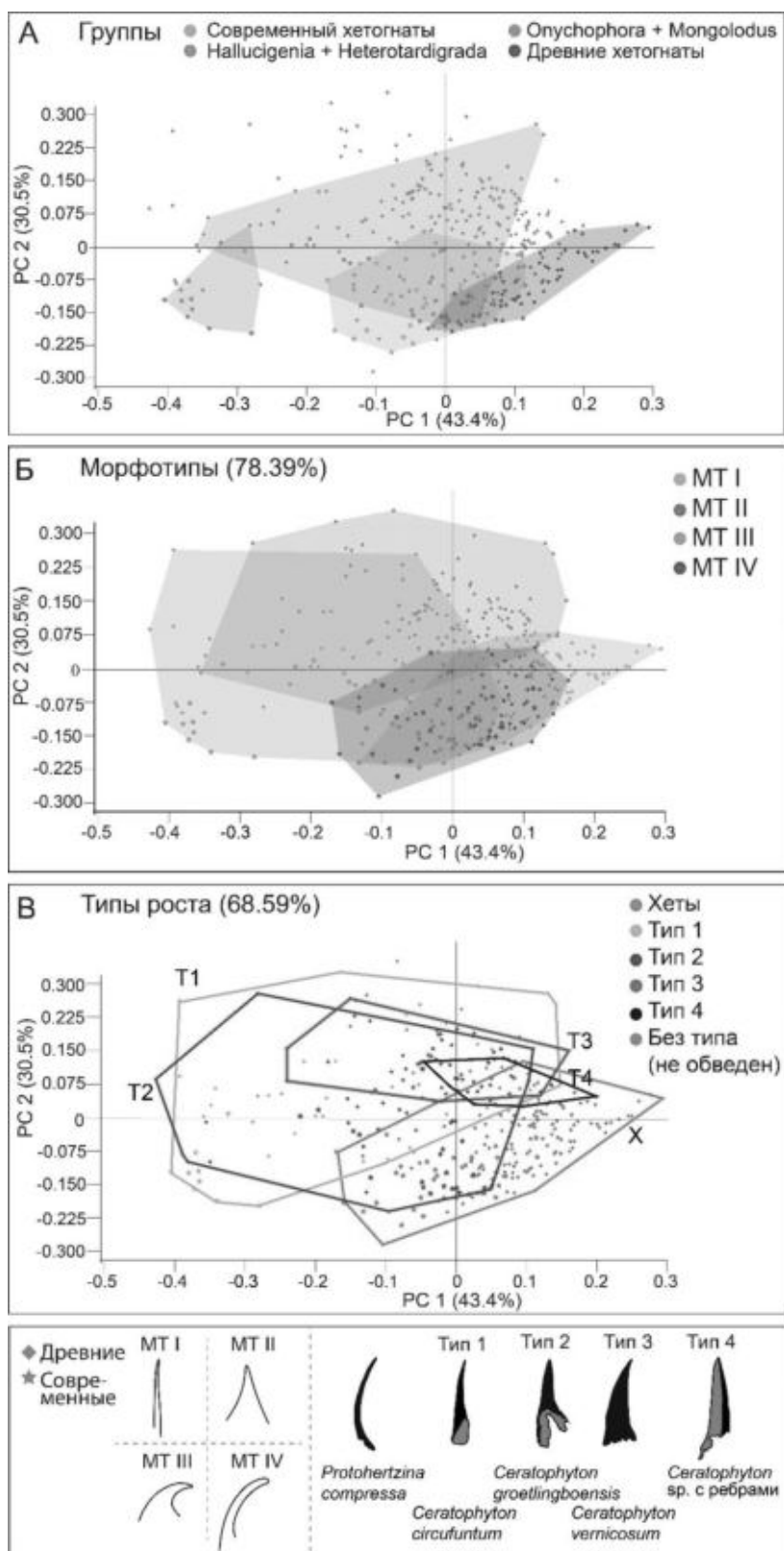


Рис. 23. Морфотипы и типы роста, выделенные на морфопространстве. А – объединение конусовидных микрообъектов по группам, щетинки всех современных хетогнат – оранжевый, щетинки всех древних хетогнат в виде отпечатков – красный, коготки *Hallucigenia* и *Heterotardigrada* – зеленый, *Mongolodus* и коготки *Onychophora* – голубой, серым цветом показаны все оставшиеся микрообъекты, включая *Protohertzina*. Б – распределение четырех морфотипов на морфопространстве (I – узкий, прямой; II – широкий, прямой; III – загнутый, широкий; IV – загнутый, узкий), оранжевый и красный цвета соответствуют щетинкам современных и древних хетогнат. В – распределение конусовидных микрообъектов по типам роста на морфопространстве.

Отсутствие основания может быть результатом тафономии, однако также возможен вариант, что у шипов с такой микроструктурой основание не было представлено, поскольку среди всех известных представителей морфология достаточно постоянная и основание отсутствует у всех образцов. Конусовидные микрофоссилии с тремя ребрами (табл. IV, 42–57) могли быть использованы для защитной функции или для нападения, поскольку ребра на шипах скорее всего необходимы были для придания жесткости структуры (Peel, 2025). Однако видимость трех ребер может также быть результатом тафономии, а третье медиальное ребро может на самом деле являться складкой при захоронении.

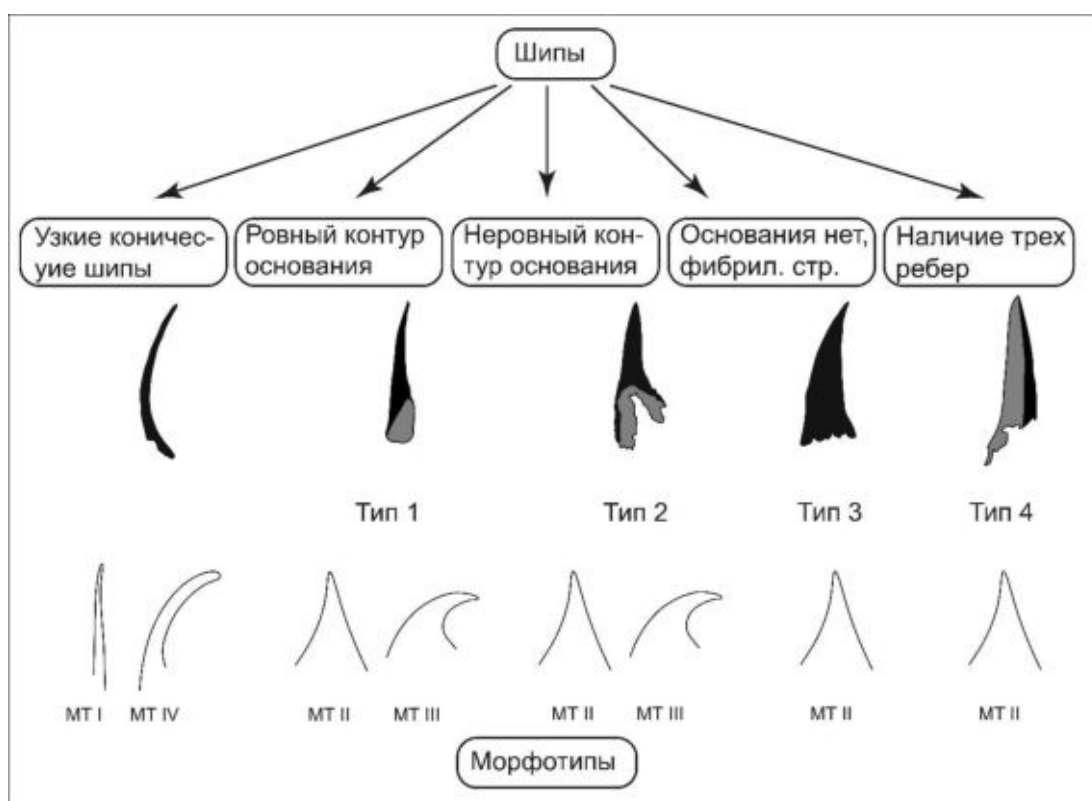


Рис. 24. Морфотипы и характерные для морфотипов типы роста конусовидных микрофоссилий.

9.2. Колоколообразные микрофоссилии

Изучение колоколообразных микрофоссилий проводилось в несколько этапов. Первоначальное морфопространство было представлено в работе Dantes et al. (2024), в которой первоначальный род *Corollasphaeridium* был разделен на два рода *Corollasphaeridium* и *Spicaticampaniformis*. Позже Green et al. (2025) опубликовали работу, в которой авторы высказывались против выделения рода *Spicaticampaniformis* и настаивали на морфологической схожести родов *Corollasphaeridium* и *Spicaticampaniformis*. Новый морфологический анализ включает новые микрофоссилии,

описанные в работе Green et al. (2025). Общая выборка включала в себя следующих представителей: микрофоссилии *Corollasphaeridium wilcoxianum* и *Spicaticampaniformis opimolutum*, хитинозои, хоботки современных скребней, а также лорики протистов (*Diffugia*, *Rhizodomus*), предложенные в работе Green et al., (2025). Однако исключены были *Centropyxis aculeata* и *C. constricta*, которые предлагались в качестве сравнительного материала. Для представителей *Centropyxis* общая морфология уплощенная округлая с отверстием, расположенным в уплощенной области, а не цилиндрическая или булавовидная, как у микрофоссилий или других современных представителей. Немногочисленные выросты расположены на раковине не напротив отверстия, а по периферии круга с одной из его сторон. Большинство микрофотографий показывает морфологию *Centropyxis* в проекции сверху, при рассмотрении организмов в проекции сбоку *Centropyxis* уплощены и морфологически не схожи с рассматриваемыми микрофоссилиями (рис. 25 Б). Большинство микрофоссилий представлены в проекции сбоку, и именно в этой проекции происходила обрисовка объектов для построения морфопространства. Для гомогенизации выборки при построении морфопространства представители *Centropyxis* были исключены.

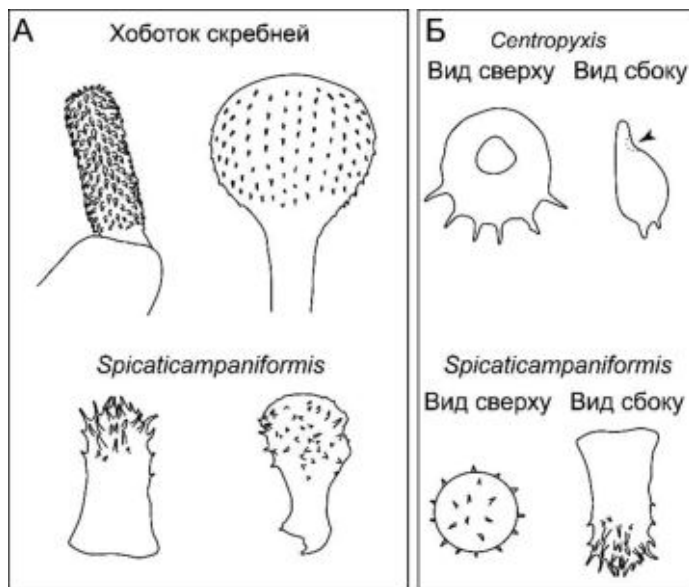


Рис. 25. Сравнение морфологии микрофоссилий с современными представителями. А – изменение морфологии хоботка скребней и микрофоссилий *Spicaticampaniformis*. Хоботок скребней обрисовка из работы Cleave (1952), фиг. 14, 22. *Spicaticampaniformis* обрисовка с образцов ЦКП «Геохрон» №2124/10, 1. Б – морфология *Centropyxis* и *Spicaticampaniformis*, вид сверху и сбоку, вид сверху для рода *Spicaticampaniformis* является гипотетической реконструкцией. *Centropyxis* обрисовка из работы Nasser, Timothy (2015), стрелкой показано полукруглое отверстие.

В построенном морфопространстве (133 образца) первая компонента отвечает за изменение длины и ширины объектов, 40.538% вариативности, вторая компонента

отвечает за проявленность центрального шипа, 13.264% вариативности (рис. 26 А). Морфополя *Corollasphaeridium wilcoxianum* и *C. lissum* не пересекаются. Группа *Spicaticampaniformis* расположена между группами *Corollasphaeridium*, однако в большей степени пересекается с группой *C. lissum*. Расположение групп *Diffugia*, скребней и в большей степени хитиной схожие, морфополе *Diffugia* практически полностью лежит в области распространения группы скребней, а хитинозой сильно накладываются на группу скребней. Представители группы *Spicaticampaniformis* сильно пересекаются с морфополем скребней, в меньшей степени пересекаются с *C. lissum*, *Rhizodomus tagatzii*, *Diffugia* и хитинозой. Группа *Rhizodomus tagatzii* имеет сильную вариативность по второй компоненте (проявленность центрального шипа), однако данная закономерность может быть связана с маленькой выборкой.

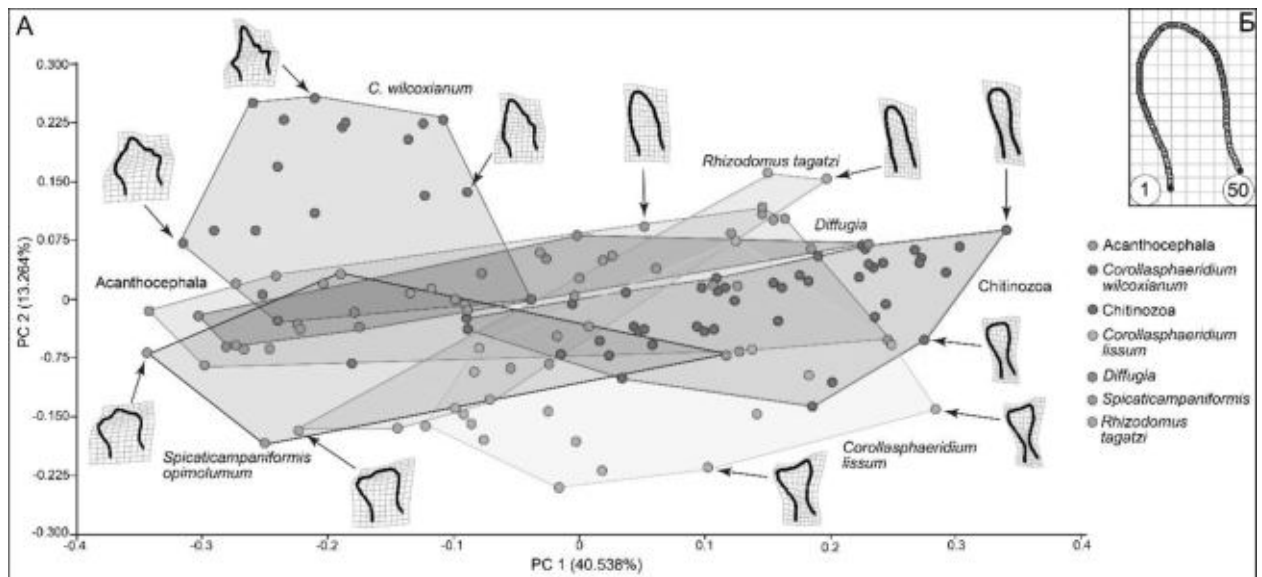


Рис. 26. Морфопространство, построенное без выборки *Centropyxis* (133 образца). А – морфопространство, включает следующие группы: микрофоссилии *Corollasphaeridium wilcoxianum*, *C. lissum* и *Spicaticampaniformis opimolumum*, и современные представители *Diffugia corona*, *D. protaeiformis*, *Rhizodomus tagatzii*; Б – расположение полу-меток на образцах, первая точка – нижняя левая, последняя точка – нижняя правая, обрисовка по часовой стрелке.

Несмотря на небольшое пересечение областей *Corollasphaeridium wilcoxianum* и *C. lissum* с областью *Spicaticampaniformis opimolumum*, они являются достаточно обособленными, что подтверждает выделение двух родов. Группа скребней сильно пересекается с группой *Spicaticampaniformis* и их закономерность расположения, вытянутость морфополя вдоль оси PC 1 и небольшая вариативность по оси PC 2, соотносятся. В работе Green et al. (2025) не учитывались особенности морфологической изменчивости групп. Морфологическая изменчивость хоботков скребней совпадает с морфологическими особенностями группы *Spicaticampaniformis* (по общей форме от цилиндрической до вытянутой булавовидной) (рис. 25). Исходя из расположения групп

Diffugia и скребней можно также сделать вывод о схожих закономерностях изменчивости, однако следует учитывать наличие большого количества шипов, покрывающих поверхность хоботка скребней. Морфология протиста *Diffugia* может быть вариативна (Bobrov, Mazei, 2004), но количество шипов на поверхности лорики ограничено (до 5 штук) (Patterson et al., 2002; Silva-Briano et al., 2007), что не соотносится со строением группы *Spicaticampaniformis*. Группа *Rhizodorus tagatzii* имеет схожую морфологию с представителями *Corollasphaeridium wilcoxianum*, однако из-за небольшой выборки (5 образцов) и некоторой вариативности в морфологии, группа не пересекается с областью распространения *C. wilcoxianum*. При использовании метода проверки джэknife по первым 10 принципиальным компонентам для выделения групп скребней, *Corollasphaeridium lissum*, *C. wilcoxianum*, *Rhizodorus tagatzii*, Chitinozoa, *Diffugia*, и *Spicaticampaniformis*, процент правильного определения составил 78.2%.

Наличие центрального шипа у рода *Corollasphaeridium* является отличительной чертой, но при этом в ходе геометрическо-морфометрического анализа все остальные образцы без центрального шипа сближаются. Дополнительно был сделан график без представителей *C. wilcoxianum*, где *Spicaticampaniformis* и *C. lissum* разделяется более четко, что подтверждает изначальную гипотезу о выделении двух родов (Dantes, Nagovitsin, in progress). На дополнительном графике (рис. 27) лучше видны отличия между *Spicaticampaniformis* и *C. lissum*, которые на предыдущем графике (рис. 26) терялись на фоне отличительной морфологии *C. wilcoxianum*. Таким образом, на двух графиках математически выражено разделение образцов с центральным шипом от выборки *Spicaticampaniformis*.

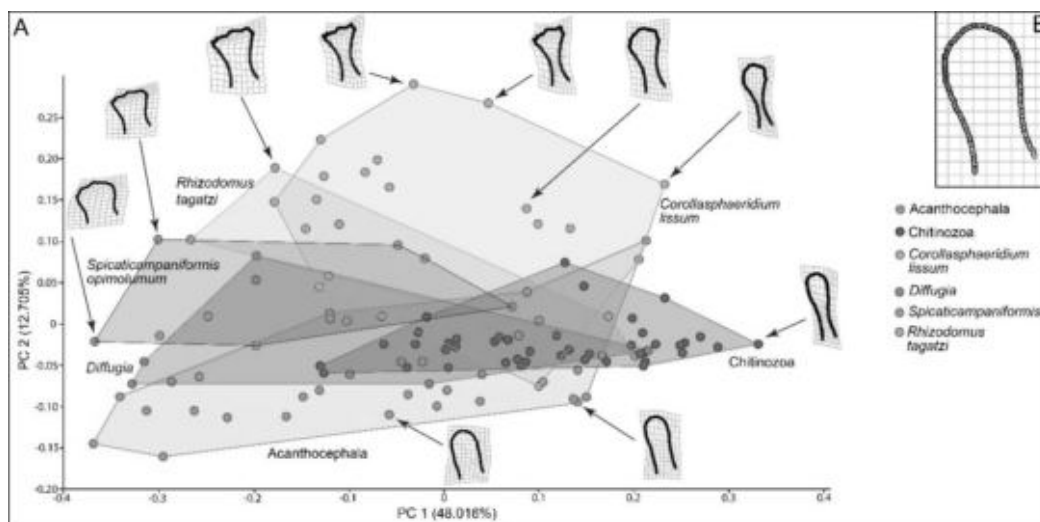


Рис. 27. Дополнительное морфопространство без представителей *C. wilcoxianum* (114 образцов). А – морфопространство, включает следующие группы: микрофоссилии *Corollasphaeridium lissum* и *Spicaticampaniformis opimolumum*, и современные представители *Diffugia corona*, *D. protaeiformis*, *Rhizodorus tagatzii*. Б – усредненная фигура, построенная по данной выборке.

10. Некоторые палеоэкологические аспекты изученных комплексов микрофоссилий

Комплексы органостенных микрофоссилий из отложений чускунской и манькайской свит относятся примерно к одному временному интервалу (томмот), но к разным фаціальным зонам. Чускунский комплекс скорее всего является аллохтонным, поскольку большинство представителей встречается в единичном количестве (табл. VIII). В комплексе имеется большое количество шипов, которые могли принадлежать хетогнатам и аннелидам (табл. IV). Если интерпретировать конусовидные микрофоссилии как остатки хетогнат, то можно предположить, что в комплексе были представлены хищники (Szaniawski, 2009a). В чускунском комплексе также имеются единичные представители возможных радул моллюсков (табл. VIII), хелены хиолитов (табл. VIII), органостенный фрагмент возможной раковины томмотииды (табл. VIII), склериты и шипы виваксий (табл. VIII), единичные скалиды приапулид (табл. VIII), фрагмент шипа лобоподы (табл. VIII). Вместе с хорошо идентифицируемыми остатками животных в отложениях чускунской свиты также встречается достаточно большое количество кутикулярных фрагментов с шипами и выростами, которые могли принадлежать линияющим беспозвоночным (табл. VII, IX). Скорее всего, наличие мелких треугольных выростов на кутикулах могло свидетельствовать о наличии и давлении хищников.

Микрофоссилии *Spicaticampaniformis* в данной работе интерпретируются как возможные прикрепительные органы паразитических организмов (Dantes et al., 2024) на основании их сходства со скребнями. Однако в другой работе Green et al. (2025) было высказано предположение, что данные микрофоссилии могут являться лориками протистов (раковинных амёб). Биологическая интерпретация родов *Corollasphaeridium* и *Spicaticampaniformis* была рассмотрена в ответной статье, в которой представители рода *Corollasphaeridium* были приняты как лорики протистов, а представители рода *Spicaticampaniformis* рассмотрены как прикрепительные органы (Dantes, Nagovitsin, in progress). В настоящее время промежуточным хозяином скребней выступают ракообразные и некоторые другие членистоногие, а постоянным хозяином являются позвоночные (Jones, 1986). В раннем кембрии уже существовали как представители групп промежуточных хозяев, так и первые представители позвоночных (Shu et al., 1999; Slater, Bohlin, 2022), из чего можно предположить, что в это время уже начали формироваться связи паразит-хозяин, если учитывать интерпретацию рода *Spicaticampaniformis* как остатки прикрепительного органа.

Единственный кластер возможных лорицифер из отложений чускунской свиты может свидетельствовать о наличии мейофауны, однако сохранность и количество не позволяют сделать более достоверные выводы. Второй возможный представитель мейофауны из чускунской свиты – кластер чехлов киноринх. Сегментация киноринх долгое время подвергалась сомнению (Scholtz, 2020), однако было показано, что у киноринх сегментация развивалась независимо от других групп (Herranz et al., 2021a; Herranz et al., 2021b). У сибирского представителя киноринх кутикулярные метамерные пластинки (зониты) хорошо выражены и схожи со строением современных неаберрантных киноринх, которые обитают в песчаном грунте (Herranz et al., 2021a). У среднекембрийский представителей киноринх *Eokinorhynchus rarus* (Zhang et al., 2015) и *Zhongpingscolex qinensis* (Shao et al., 2020) (если интерпретировать данные остатки именно как стволовых представителей киноринх, а не представителей скалидофор) сегментация выражена в меньшей степени, нежели у сибирских представителей. На основании данного различия в строении можно предположить, что редукция сегментации у киноринх из среднего кембрия может быть связана с тем, что они обитали в прибрежной песчаной зоне, в то время как чускунские представители обитали на глинистом субстрате.

Маныкайский органостенный комплекс похож по составу на чускунский: имеются фрагменты кутикулы с треугольными выростами, большое количество шипов с различной морфологией и типами крепления, скалиды приапулид (табл. VII). Наиболее ярким отличием является наличие хорошо сохранившихся трубок *Sokoloviina* и фрагментов гнато баз (табл. VIII). Наличие фрагмента гнато базы может свидетельствовать о развитии дуорофагии. Однако, не все животные, обладающие гнато базой, являются дуорофагами и потребляют животных с твердым скелетом. Гнато база у животных дуорофагов, которые потребляют твердую пищу, имеет волокнистое строение (Bicknell et al., 2018), такое как недавно было описана на фрагменте из Hess River Biota в работе Mussini и Butterfield (2025b, fig. 3AG) и у современного мечехвоста *Limulus polyphemus* (Bicknell et al., 2018). На маныкайском фрагменте гнато базы фибриллярное строение не прослеживается, а заостренные кончики и дугообразная форма больше схожа со строением гнато базы *Eurypterus*, у которого дуорофагия не выражена явно (Bicknell et al., 2018). Гнато база представителей *Olenoides* имеет тонкие и длинные зубцы, так как эти животные не питаются твердой пищей (Bicknell et al., 2021). Фрагмент маныкайской гнато базы имеет менее тонкие и более крепкие зубцы, чем зубцы у представителей *Olenoides*, но при этом не такие тупые и субконические, как у *Sidneyia* (Bicknell et al., 2018). Исходя из особенностей строения маныкайской гнато базы, можно предположить, что ее обладатель питался животными со средней склеротезацией (не биоминерализованные, но сильно

кутикуляризованные животные), что может служить подтверждением наличия дурофагов в манькайском комплексе.

Как ранее было показано (Bicknell et al., 2018), структура кутикулы на гнатобазе *Limulus polyphemus* и *Sidneyia inexpectans* имеет фибриллярное строение и скорее всего является плезиоморфным признаком, в то время как у *Eurypterus tetragonophthalmus* кутикула на гнатобазе имеет ламеллярное строение и является апоморфным признаком. На манькайской фрагменте гнатобазы фибриллярное строение кутикулы не прослеживается. Однако на фрагменте гнатобазы, представленном в работе Mussini, Butterfield (2025b, fig. 3AG), имеется продольная микротекстура. В чускунском комплексе имеется шип (табл. VII) с пористой структурой и уплотненным контуром, схожий со строением и ростом зубцов на гнатобазе *Sidneyia inexpectans*. Данный шип мог являться фрагментом гнатобазы, однако тонкий заостренный кончик скорее свидетельствует против данной гипотезы, так как шип с таким строением не мог участвовать в переработке грубой пищи.

Среди других остатков манькайского комплекса можно выделить скалиды приапулид, поскольку для них также можно реконструировать положение животных в трофической цепи (Vannier, 2012). Приапулидо-подобные организмы описаны с основания кембрия (Smith et al., 2015; Shao et al., 2016; Kesidis et al., 2019; Turk et al., 2024) и часто для них реконструируется сочетание хищничества и питания осадком (Vannier, 2012). Недавно описанные остатки приапулид из формации Хесс Ривер (Mussini, Butterfield, 2025a), из среднего кембрия формации Брайт Энджел (Mussini et al., 2025a), а также из верхнего кембрия/тремадока формации Дэдвуд (Mussini, Butterfield, 2025c) соотносятся с питанием осадком или фильтрацией. На скалидах из манькайской свиты (табл. VII) отсутствуют крупные заостренные шипы, но имеются тонкие вытянутые мелкие выросты, которые характерны для фильтрующего типа питания.

Шип с зональной структурой (табл. VII, 10) схож по строению с глоточными зубами полихет (Plyuscheva et al., 2004) на основании чего можно предположить, что животное, обладающее данным шипом, вело хищнический образ жизни. Наличие большого количества органических пленок, покрытых мелкими выростами (табл. VII, 12–16), могут косвенно служить доказательством о наличии хищников, как и в чускунском комплексе.

На основе представленных организмов, можно предположить, что в манькайском комплексе были возможные хищники (шип с зональной структурой, пленки с защитными выростами), присутствовала дурофагия (фрагменты гнатобаз) и поглощение сильно склеротизированных, но не минерализованных животных, имелись шипы с возможной

осязательной функцией (шип с длинным корнем), а также присутствовали сессильные фильтраторы полухордовые (*Sokoloviina*) и фильтраторы приапулиды. Такое раннее появление разнообразных стратегий питания и моделей поведения произошло в раннем кембрии, ещё до диверсификации современных классов и отрядов животных. Ранее Mangano и Buatois (2014) предположили, что появление животных с фанерозойским типом строения в томмотское время (детритофаги и крупные фильтраторы) и формирование экологической системы фанерозойского типа в атдабанское-ботомское время происходило не одновременно. В немакит-далдынское время существовало большее количество животных, однако экопространство оставалось не использованным, вертикальное перемешивание осадка ограничивалось глубиной в 1 см. Появление детритофагов способствовало появлению фильтраторов, бентос и планктон были взаимосвязаны, и к среднему кембрию начали формироваться трофические сети, в которых доминировали животные. Такое строение трофических сетей определило экологию фанерозойского типа (Mángano, Buatois, 2014; 2017). Описанные органостенные комплексы вместе с ранее описанными докембрийскими склеритами (Moczyłowska et al., 2015; Willman, Slater, 2021), позволяют подтвердить гипотезу о том, что сложные модели поведения животных предшествовали появлению разнообразных экологий придонных организмов и развитию разветвленных трофических цепей.

Основные результаты

В ходе диссертационного исследования впервые были изучены комплексы сложных органостенных микрофоссилий из отложений чускунской (кессюсинская серия, Оленекское поднятие) и маныкайской (Серкинская площадь, Мунское поднятие) свит в частности, и Сибирской платформы в целом. (Ранее из этого региона изучались исключительно акритархи). Оба комплекса датируются томмотским веком. Осуществлена ревизия опубликованных данных по органостенным конусовидным и колоколообразным микрофоссилиям, проведены морфометрические и спектроскопические исследования. Получены следующие результаты:

1. Показана вариативность родов *Ceratophyton*, *Corollasphaeridium* и *Spicaticampaniformis*. Проведена ревизия таксонов *Protohertzina* и *Ceratophyton* с изменением родовых диагнозов. Разработана схема классификации видов рода *Ceratophyton* на основе геометрическо-морфометрического и сравнительно-анатомического анализов. Проведена ревизия таксонов *Spicaticampaniformis* и *Corollasphaeridium*, по результатам которой эти два рода были разделены. По результатам морфометрических и сравнительно-анатомических исследований были предложены сравнительные модельные объекты для данных родов (кутикулярные крючья скребней для *Spicaticampaniformis*, лорики раковинных амёб для *Corollasphaeridium*). Было показано разное стратиграфическое распространение родов *Spicaticampaniformis* (нижний кембрий) и *Corollasphaeridium* (верхний кембрий – нижний ордовик).
2. Определены возможные закономерности в распределении типов керогенов в органостенных конусовидных микрофоссилиях: выявлены отличия в строении кончиков и оснований шипов. Карты с фазовым распределением показали видовые отличия для представителей родов *Protohertzina* и *Ceratophyton*. Несмотря на невозможность определения первичного состава вещества, карты с фазовым распределением могут показать количество разных типов керогенов.
3. Показаны основные спектры органики (хетогнаты) и единичные спектры (полихеты, приапулиды) у рецентных беспозвоночных. Кутикула современных беспозвоночных имеет сложное строение и иногда верхний слой кутикулы люминесцирует при изучении с помощью КР-спектроскопии. Было показано, что через 3 месяца после захоронения люминесценция у рецентных препаратов пропадает.
4. В чускунском и маныкайском комплексах описаны микрофоссилии, относящихся к возможным аннелидам и хетогнатам. Имеются пленки с мелкими треугольными

выростами, которые свидетельствуют о защитных функциях, возможно, появившихся из-за давления хищников. Фрагмент гнатобазы из манькайского комплекса свидетельствует о том, что уже была развита дуорофагия.

5. Установлено родовое и видовое разнообразие линяющих беспозвоночных (*Baltiscalida*, *Ottoia*, *Eokinorhynchus*, *Eolorica*, *Lobopodia*, *Arthropoda*), хетогнатифер (*Protohertzina*, *Spicaticampaniformis*?) и проблематик (*Ceratophyton*) из нижнего кембрии Сибири, представленных в органостенной сохранности. Описан один новый род.

Таблицы и объяснения к ним

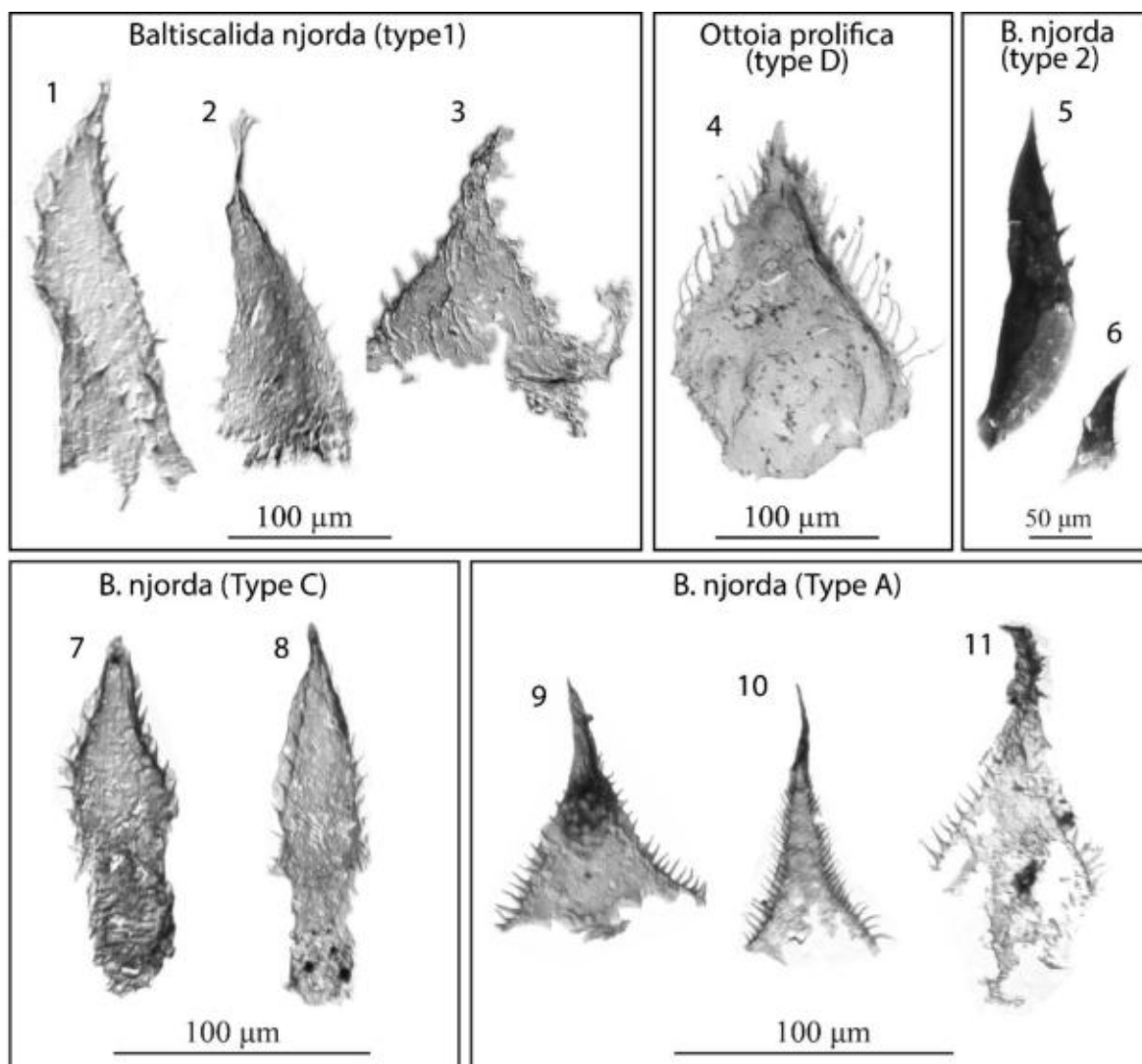


Таблица I. Скалиды приапулид с Оленекского и Мунского поднятий. 1–3 – скалиды *Baltiscalida njorda* Slater et al., 2017 тип 1; 4 – скалида *Ottoia prolifica* Smith, 2015 тип D; 5–6 – скалиды *B. njorda* Slater et al., 2017 тип 2; скалиды *B. njorda* Slater et al., 2017 тип C; 9–11 – скалиды *B. njorda* Slater et al., 2017 тип A. Номера образцов (все номера имеют префикс Центр коллективного пользования «Геохрон» ИНГГ СО РАН – ЦКП «Геохрон»): 1 – №2124/97; 2 – №2124/08; 3 – №2124/99, 4 – №2124/100; 5 – №2124/92; 6 – №2124/93; 7 – №2124/87; 8 – №2124/91; 9 – №2124/90; 10 – №2124/89; 11 – №2124/88

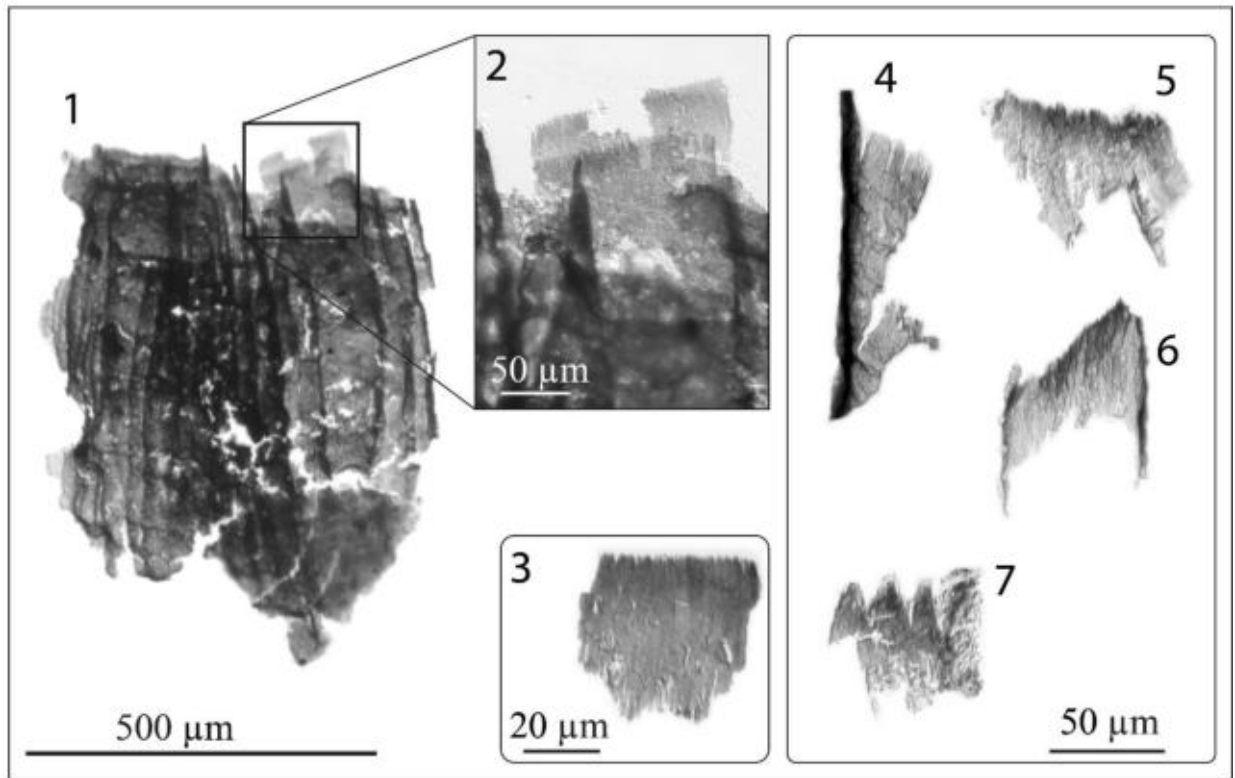


Таблица II. Остатки киноринх с Оленекского поднятия. 1 – наложенные друг на друга фрагменты чехлов киноринх; 2 – увеличенный конец чехла с метамерными пластинками; 4 – одна пластинка с латеральным шипом; 6 – одна пластинка с острым апикальным углом; 3, 5, 7 – одиночные пластинки. Номера образцов (все номера имеют префикс Центр коллективного пользования «Геохрон» ИНГГ СО РАН – ЦКП «Геохрон»): 1 – №2124/101; 3 – №2124/102; 4 – №2124/103; 5 – №2124/104; 6 – №2124/105; 7 – №2124/106.

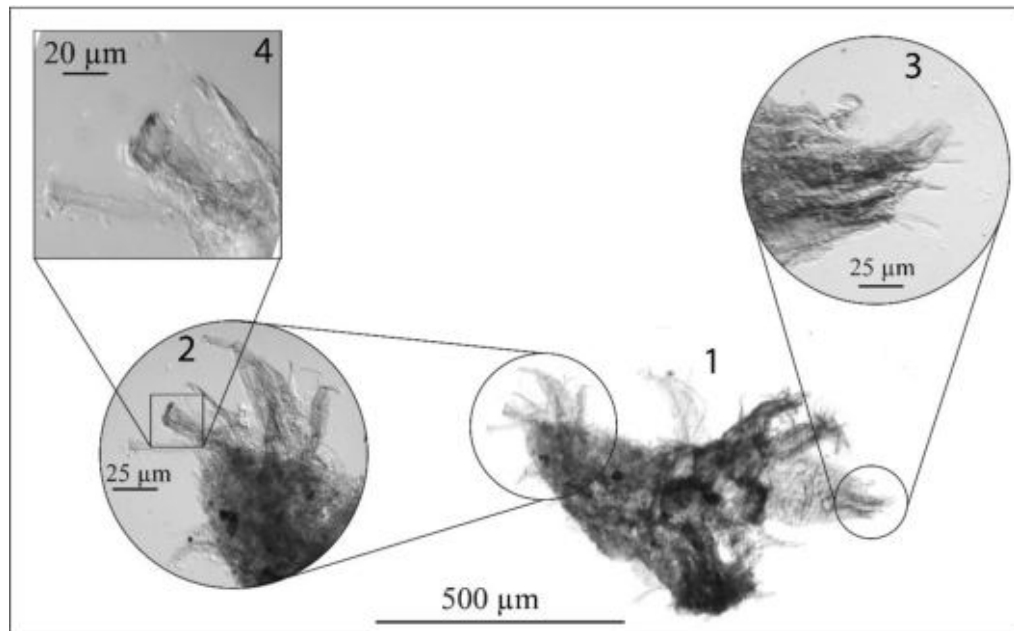


Таблица III. Остатки лорицифер с Оленекского поднятия. Фиг. 1 – фрагмент из двух, возможно трех, представителей лорицифер; фиг. 2 – левый интроверт, клавоскаллиды, окружающие ротовую трубку; фиг. 3 – правый закрытый интроверт с клавоскаллидами; фиг. 4 – увеличенная ротовая трубка. Номер образца ЦКП «Геохрон» №2124/107.

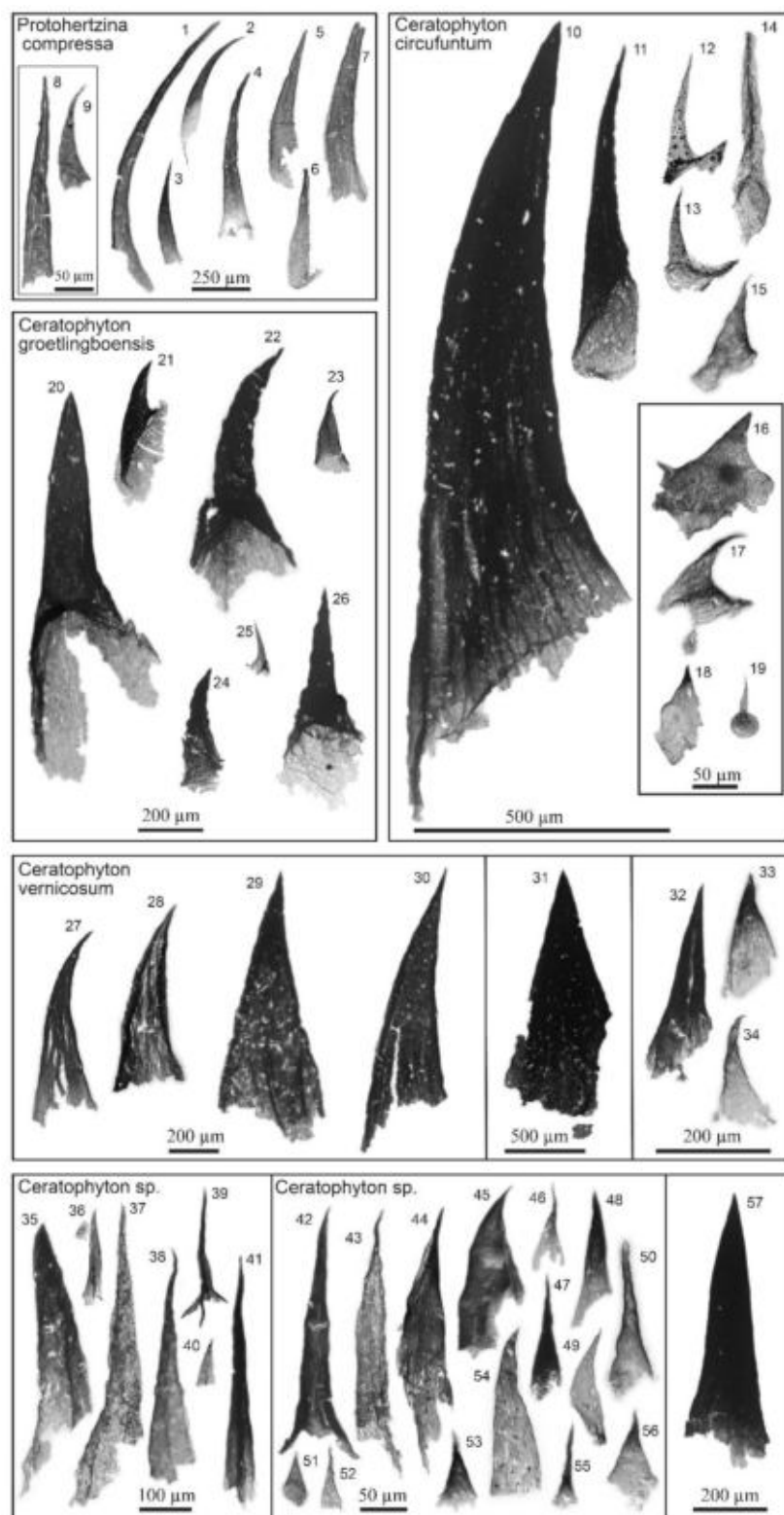


Таблица IV. Конусовидные микрофоссилии с Оленекского и Мунского поднятий Сибирской платформы. 1–9 – *Protohertzina compressa* Slater et al., 2018; 10–19 – *Ceratomyxton circufuntum* (Zhang in Gravestock et al., 2001); 20–26 – *Ceratomyxton groetlingboensis* Hagenfeldt, 1989; 27–34 – *Ceratomyxton vernicosum* Kirjanov, 1979; 35–41 – *Ceratomyxton* sp. с тремя ребрами; 42–57 – мелкие и обломанные фрагменты *Ceratomyxton* sp. Номера образцов (все образцы имеют префикс ЦКП «Геохрон»): 1–9 – №2124/16-24; 10–19 – №2124/25-34; 20–26 – №2124/35-42; 27–34 – №2124/43-51; 35–41 – №2124/52-58; 42–57 – №2124/59-73.

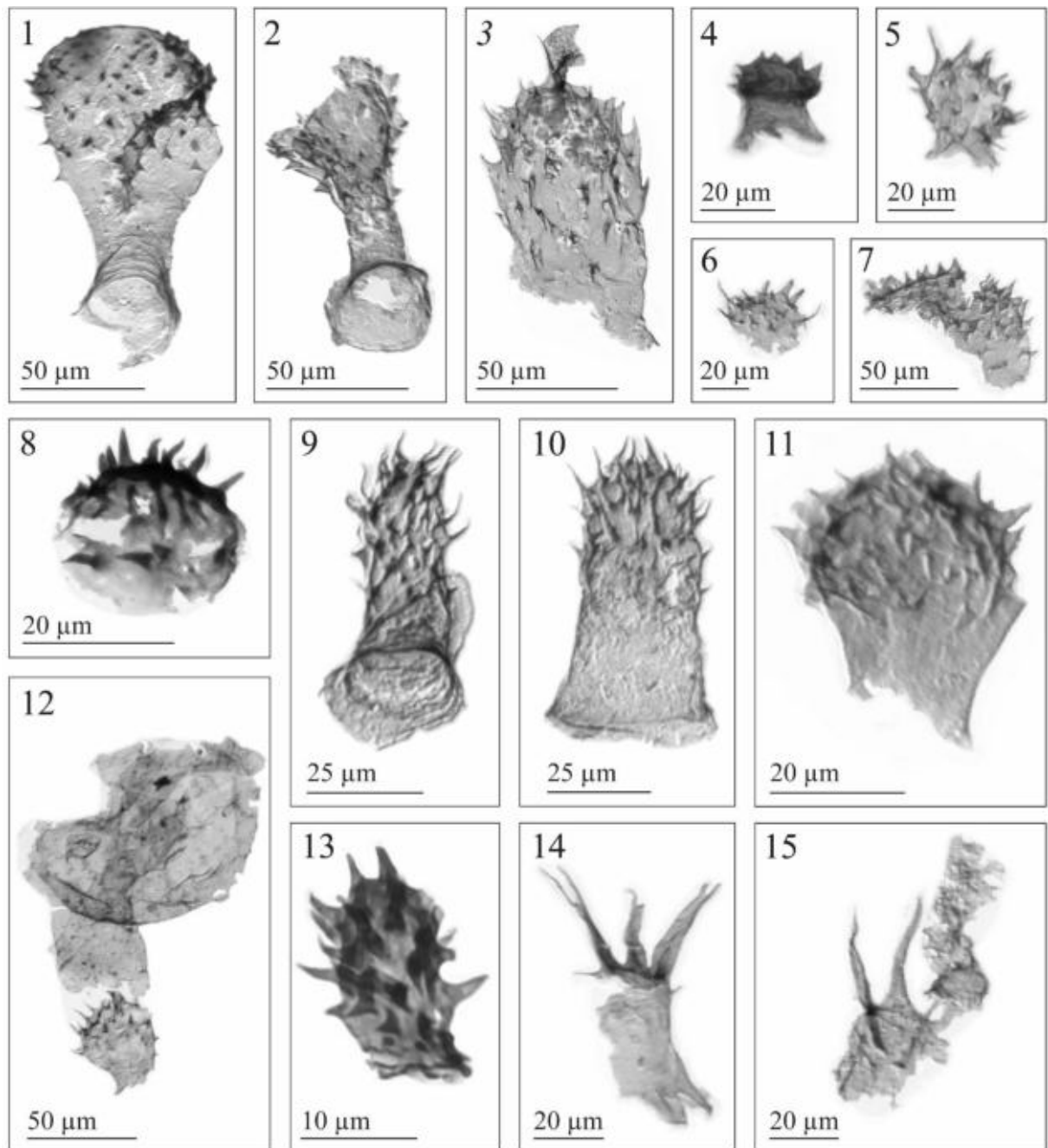


Таблица V. Микрофоссилии рода *Spicaticampaniformis*. 1–13 – *Spicaticampaniformis opimolumus* (Zhang in Gravestock et al., 2001), 14–15 – *Spicaticampaniformis* cf. *aliquolumus* (Zhang in Gravestock et al., 2001). Номера образцов (все образцы имеют префикс ЦКП «Геохрон»): 1–13 – № 2124/1–13; 14, 14 – № 2124/14, 15.

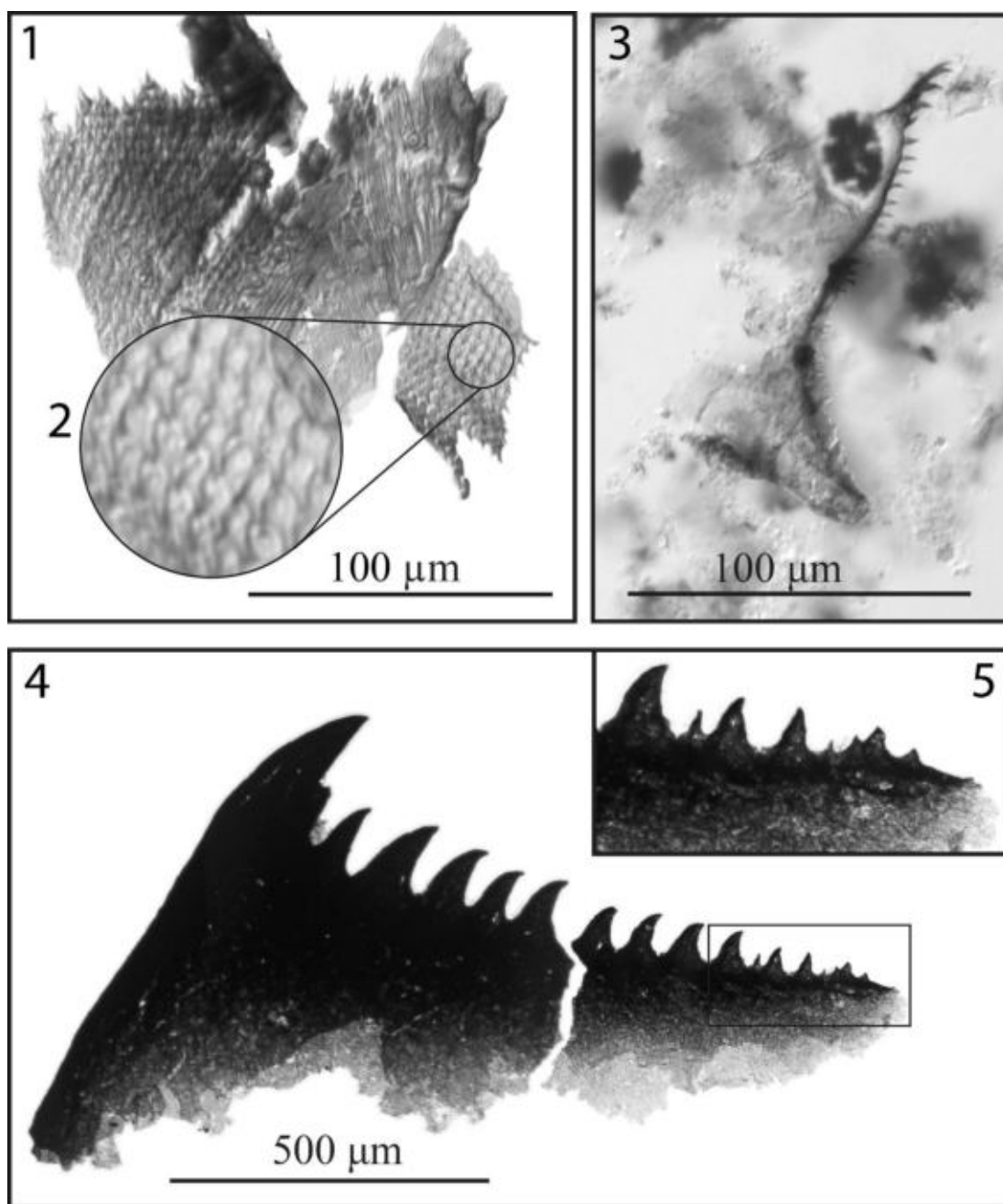


Таблица VI. Фрагменты лобоподы и гнатобазы. 1 – кутикулярный фрагмент шипов, возможно, *Hallucigenia*, как минимум 6 фрагментов наложены друг на друга, в верхней части видна ламеллярная структура; 2 – увеличенные треугольные однонаправленные чешуйки; 3 – мелкий фрагмент гнатобазы; 4 – крупный фрагмент гнатобазы, схожий с гнатобазой *Sindeyia*; 5 – увеличенный фрагмент с чередующимися выростами. Номера образцов (все образцы имеют префикс ЦКП «Геохрон»): 1 – № 2124/108; 3 – № 2124/83; 4 – № 2124/84.

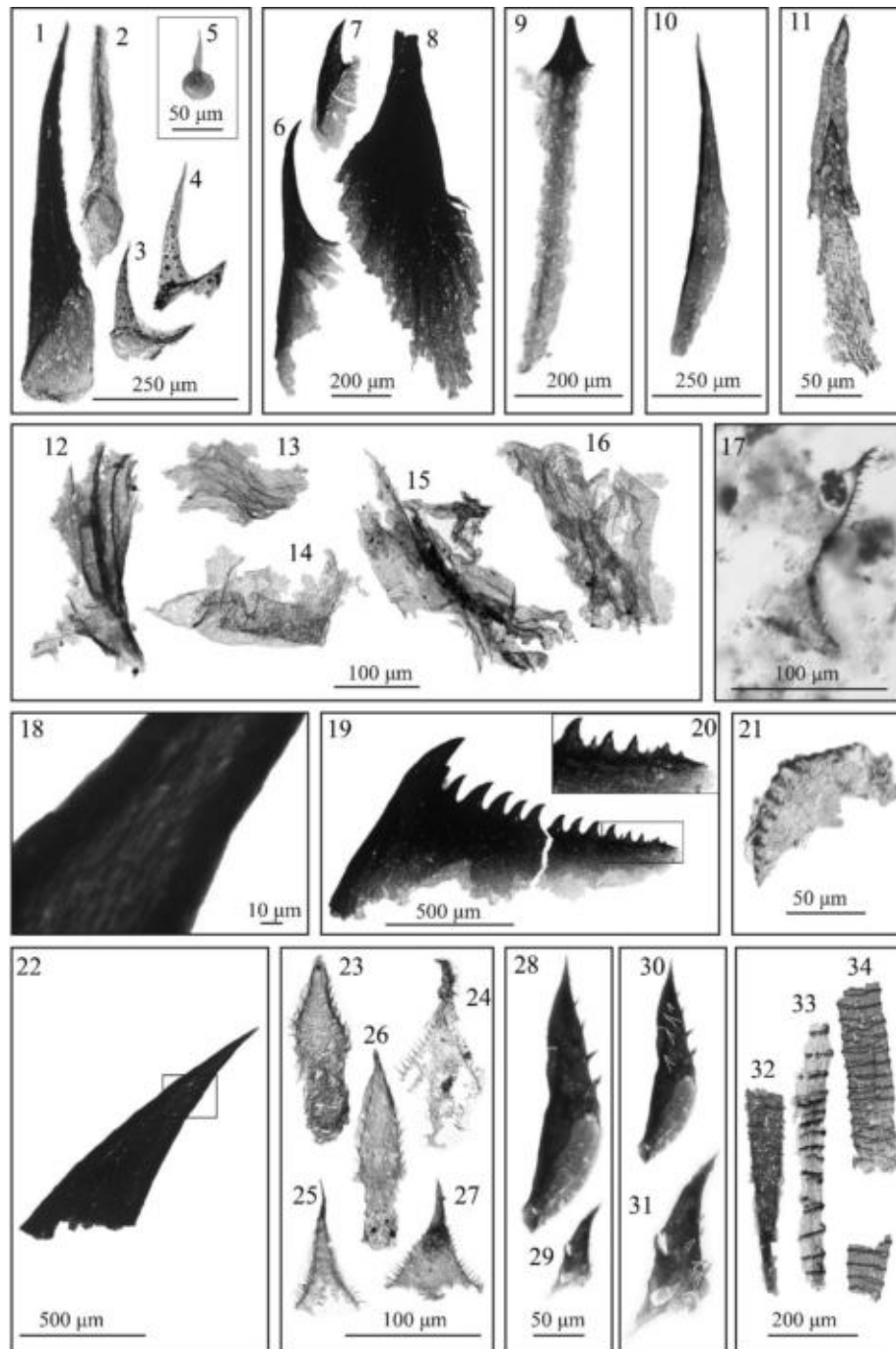


Таблица VII. Общий состав манькайского комплекса. 1–5 – шипы *Ceratophyton circufuntum*; 6–8 – шипы *Ceratophyton groetlingboensis*; 9 – шип с корнем; 10 – возможный глоточный шип полихеты; 11 – два наложенных шипа с крючками; 12–16 – фрагмент покрова с мелкими треугольными выростами; 17 – мелкий фрагмент возможной гнатобазы; 19 – фрагмент гнатобазы; 20 – увеличенный фрагмент с шиповидными выростами. 21 – фрагмент с закругленными выростами, схож с фрагментом, представленным в работе Slater et al. (2018a), Fig. 6, L–P. 18; 22 – шип с фибриллярной структурой; 23–27 – скалиды *Baltiscalida njorda*, 23 и 26 – тип C по Smith et al. (2015); 24, 25, и 27 – тип A по Smith et al. (2015); 28 и 29 – скалиды *Baltiscalida njorda*, тип 3; 30–31 – *Baltiscalida njorda* тип 3 с обведенным контуром, без масштаба; 32–34 – *Sokoloviina costata*. Номера образцов (все образцы имеют префикс ЦКП «Геохрон»): 1 – №2124/26, 2 – №2124/29, 3 – №2124/28, 4 – №2124/27, 5 – №2124/34, 6 – №2124/37, 7 – №2124/36, 8 – №2124/74, 9 – №2124/75, 10 – №2124/76, 11 – №2124/77, 12 – №2124/78, 13 – №2124/79, 14 – №2124/80, 15 – №2124/81, 16 – №2124/82, 17 – №2124/83, 19 – №2124/84, 21 – №2124/85, 22 – №2124/86, 23 – №2124/87, 24 – №2124/88, 25 – №2124/89, 26 – №2124/91, 27 – №2124/90, 28 – №2124/92, 29 – №2124/93, 32 – №2124/94, 33 – №2124/95, 34 – №2124/96.

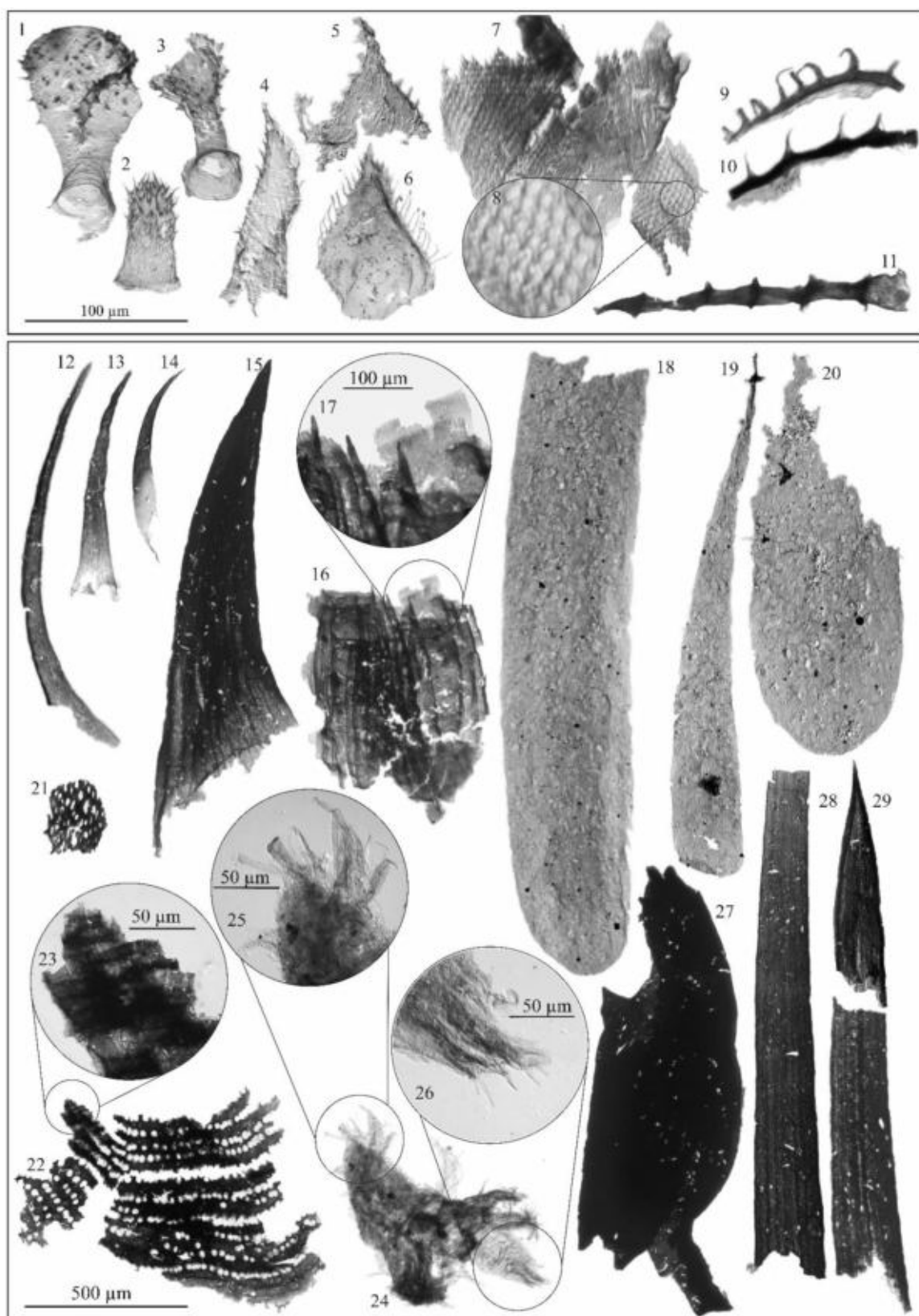


Таблица VIII. Общий чукотский комплекс. 1–3 – *Spicaticampaniformis opimolumus* (Zhang in Gravestock et al., 2001); 4–6 – скалиды приапулид; 7, 8 – фрагмент шипа *Hallucigenia*; 9–11 – возможные фрагменты радул; 12–14 – *Protohertzina compressa* (Slater et al., 2017); 14 – *Ceratophyton circufuntum* (Zhang in Gravestock et al., 2001); 16 – кластер возможных чехлов киноринх; 18–20 – хелены; 21 – фрагмент возможной трубки кишечногодышащих; 22 – фрагмент раковины томмотииды; 23 – увеличенный фрагмент раковины, сохранившийся в поперечной плоскости; 24 – кластер возможных лорицифер; 25, 26 – увеличенные фрагменты с интровертами;

27 – склерит *Wiwaxia*; 28, 29 – шипы *Wiwaxia*. Номера образцов (все образцы имеют префикс ЦКП «Геохрон»): 1 – №2124/1; 2 – №2124/10; 3 – №2124/2; 4 – №2124/97; 5 – №2124/99; 6 – №2124/100; 7 – №2124/108; 9 – №2124/109; 10 – №2124/110; 11 – №2124/111; 12 – №2124/16; 13 – №2124/19; 14 – №2124/17; 15 – №2124/25; 16 – №2124/101; 18 – №2124/112; 19 – №2124/113; 20 – №2124/114; 21 – №2124/115; 22 – №2124/116; 24 – №2124/107; 27 – №2124/117; 28 – №2124/118; 29 – №2124/119.

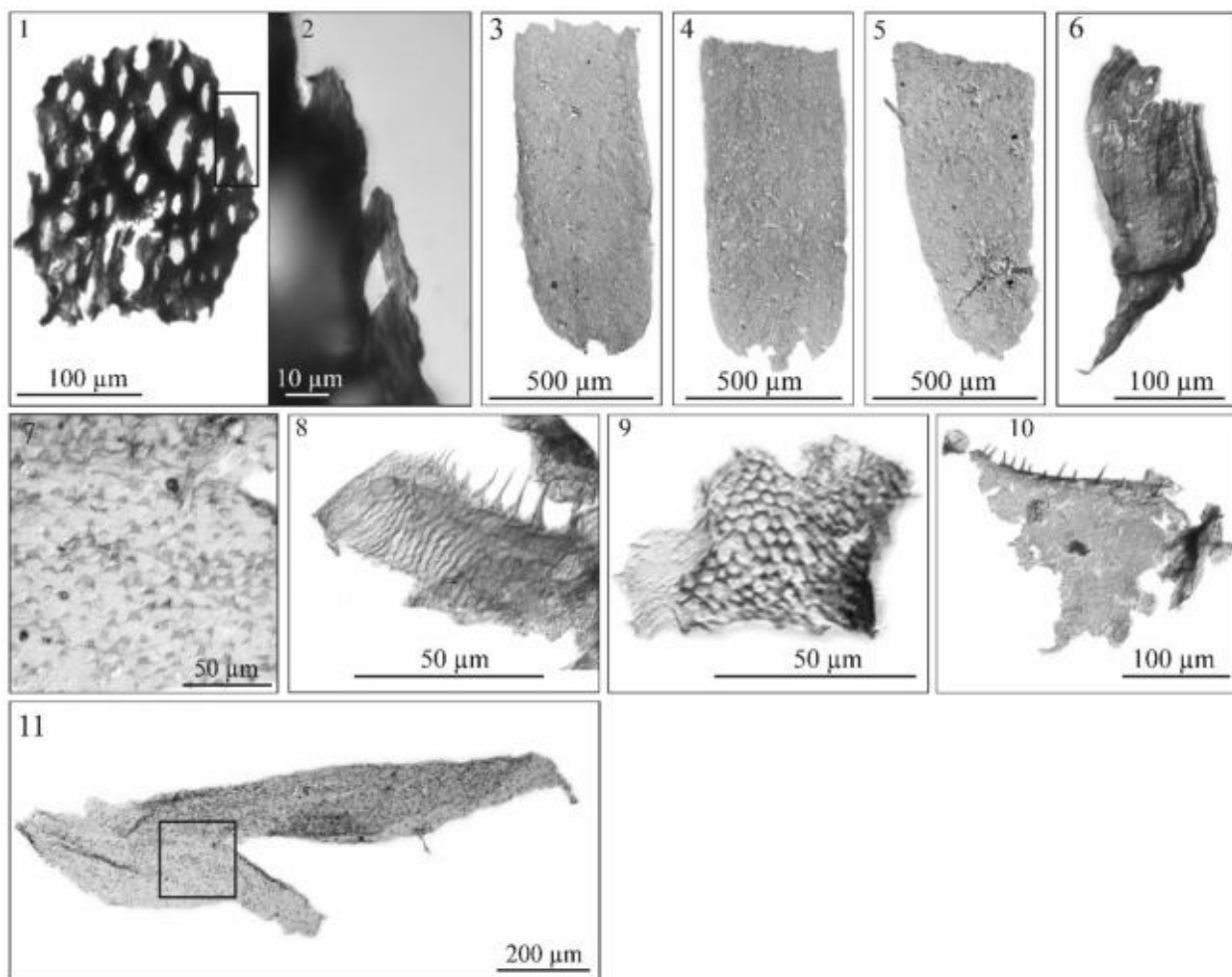


Таблица IX. Общй чускунский комплекс. 1 – фрагмент возможной трубки кишечнорышашащих; 2 – увеличенный фрагмент с микроволокнистой структурой; 3–5 – основания хелен; 6 – склерит *Wiwaxia*; 7 – увеличенный фрагмент с треугольными выростами с рис. 11; 8 – животные остатки с треугольными крупными выростами и текстурой на поверхности; 9 – остатки с мелкой ячеистой структурой; 10 – остатки с плотными треугольными выростами; 11 – крупный фрагмент кутикулы, покрытый мелкими треугольными выростами. Номера образцов (все образцы имеют префикс ЦКП «Геохрон»): 1 – №2124/115; 3–5 – №2124/120-122; 6 – №2124/123; 8 – №2124/125; 9 – №2124/126; 10 – №2124/127; 11 – №2124/124.

Список литературы

1. *Адрианов А.В., Малахов В.В.* Конспект системы типа головохоботных (Cephalorhyncha) // Биология моря. 1995. Т. 21. № 2. С. 70–72.
2. *Волкова Н.А., Кирьянов В.В., Пискун Л.В.* Палеонтология верхнедокембрийских и кембрийских отложений Восточно-Европейской платформы. Москва: Наука. 1979. 209.
3. *Волкова Н.А.* Палеогеография фитопланктона на рубеже кембрия-ордовика // Палеонтологический журнал. 1997. Т. 2. С. 13–19.
4. *Герман Т.Н.* Из опыта извлечения крупных растительных остатков и микрофоссилий с помощью химического растворения пород // Микрофоссилии СССР. Под ред.: Возженникова Т.Ф., Тимофеев Б.В., Шешегова Л.И. Новосибирск: Наука. 1974. С. 97–99.
5. *Леонов Б.Н. Гонина Н.И.* Геологическая карта СССР масштаба 1:200000. Серия Анабарская. Листы R-51-IX, X. Объяснительная записка. Москва: Министерство геологии СССР. 1975.
6. *Граусман В.В., Рудавская В.А., Васильева Н.И.* Стратиграфия верхнего докембрия и нижнего кембрия Оленекского поднятия // Отечественная геология. 1996. Т. 8. С. 30–35.
7. *Журавлев А.Ю.* Ранняя история Metazoa - взгляд палеонтолога // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75. № 6. С. 411–465.
8. *Журавлев В.С., Сороков Д.С.* Литолого-стратиграфическое подразделение кембрийских отложений Оленекского сводового поднятия // Сборник статей по геологии Арктики. Труды Научно-исследовательского института геологии Арктики. Москва: Водтрансиздат, 1954. С. 27–48.
9. *Иванцов А.Ю.* Уникальные Синские местонахождения раннекембрийских организмов. Под ред. Пономаренко А.Г. Москва: Наука, 2005. 143 с.
10. *Кабаньков В.Я.* К вопросу о возрасте древних толщ северо-востока Сибирской платформы // Сборник статей по геологии Арктики. Труды НИИГА. Москва: Госгеолтехиздат. 1956. Р. 38–41.
11. *Карлова Г.А., Воданюк С.А.* Новые данные о переходных к кембрию отложениях бассейна р. Хорбусуонка (Оленекское поднятие) // Новые данные о переходных к кембрию отложениях бассейна р. Хорбусуонка (Оленекское поднятие). Новосибирск: АН СССР Сиб. отделение, Ин-т геологии и геофизики, 1985. С. 3–13.

12. *Комар В.А.* Строматолиты верхредокембрийских отложений севера Сибирской платформы и их стратиграфическое значение. Москва: Наука, 1966. 122 с.
13. *Коровников И.В.* Новые данные по биостратиграфии нижнего и среднего кембрия Северо-Востока Сибирской платформы (разрез р. Хорбосуояса, Оленек:ск:ое поднятие) // Геология и геофизика. 2002. Т. 43. № 9. С. 826–836.
14. *Красильщиков А.А., Битерман И.М.* Глава Стратиграфия. Протерозойская группа. Оленекское поднятие // Геология СССР, том XVIII, западная часть Якутской АССР. Часть I. Геологическое описание. Москва: Недра. 1970. С. 91–100.
15. *Лучинина В.А., Коровников И.В., Новожилова Н.В., Токарев Д.А.* Биофаии раннего кембрия Сибирской платформы по бентосу (хиолиты, мелкораковинная проблематика, археоциаты, трилобиты и известковые водоросли) // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2013. Т. 21. № 2. С. 1–19.
16. *Малахов В.В.* Cephalorhyncha - новый тип животного царства, объединяющий Priapulida, Kinorhyncha, Gordiacea, и система первичнополостных червей // Зоологический журнал. 1980. Т. 59. № 4. С. 485–499.
17. *Малахов В.В., Адрианов А.В.* Головохоботные (Cephalorhyncha) – новый тип животного царства. Москва: KMK Scientific Press Ltd. 1995. 200 с.
18. *Мамкаев Ю.В.* Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журнал общей биологии. 1968. Т. XXIX. № 1. С. 48–56.
19. *Марусин В.В.* 2016. Ископаемые следы жизнедеятельности из пограничных отложений венда и кембрия Оленекского поднятия Сибирской платформы. к.г.-м.н. 2016.
20. *Мельникова Л.М.* Новый род брадориид (Crustacea) из кембрия Северной Евразии // Палеонтологический журнал. 2000. Т. 2. С. 65–68.
21. *Мешкова Н.П., Журавлева И.Т., Лучинина В.А.* Нижний кембрий и нижняя часть среднего кембрия Оленекского поднятия // Нижний кембрий и нижняя часть среднего кембрия Оленекского поднятия. Новосибирск: Наука. 1973. С. 194–214.
22. *Миссаржевский В.В.* Кооноднтообразные организмы из пограничных слоев кембрия и докембрия Сибирской платформы и Казахстана // Проблемы палеонтологии и биостратиграфии нижнего кембрия Сибири и Дальнего Востока. Под ред. Журавлева И.Т. Новосибирск: Наука. 1973. С. 53–57.

23. Миссаржевский В.В. Конодонты (?) и фосфатные проблематики кембрия Монголии и Сибири // Труды института геологии и геофизики СО РАН. 1977. Т. 4. С. 10–19.
24. Пашиквичене Л.Т. Акритархи пограничных отложений венда и кембрия запада Восточно-Европейской платформы. Под ред. Розанов А.Ю. Москва: Наука. 1980. 76 с.
25. Пузаченко А.Ю., Павленко М.В., Кораблев В.П. Морфометрическая изменчивость черепа цокоров (rodentia, myospalacinae) // Зоологический журнал. 2009. Т. 88. № 1. С. 92–112.
26. Раевская Е.Г., Баньёли Г., Дантес О.В. Кембрийский род акритарх *Corollasphaeridium* – новые данные к пересмотру систематического положения // Био- и геособытия в истории Земли. Этапность эволюции и стратиграфическая корреляция. Материалы LXIX сессии палеонтологического общества при РАН. СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2023. С. 121–124.
27. Рожнов С.В. Результаты экспериментов по закоронению сцифомедуз *Syanea capillata* L., 1758 // Палеонтологический журнал. 1998. Т. 3. №. С. 12–14.
28. Розанов А.Ю. Что произошло 600 миллионов лет назад. Москва: Наука. 1986. 95 с.
29. Розанов А.Ю., Миссаржевский В.В., Волкова Н.А. Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия. Труды АН СССР. Геол. ин-т. Под ред. Розанов А.Ю., Миссаржевский В.В., Волкова Н.А. Москва: Наука. 1969. Труды АН СССР. Геол. ин-т. 380 с.
30. Решения Всесоюзного стратиграфического совещания по докембрию, палеозою и четвертичной системе Средней Сибири. Под ред. Савицкий В.А. Новосибирск: СНИИГГиМС, ИГиГ СО АН СССР. 1983. 109 с.
31. Сарсембаев Ж.А., Марусин В.В. Макроскелетные остатки из базальных отложений кембрия Оленекского поднятия Сибирской платформы. 2019. С. 136–138.
32. Сметанникова Л.И., Гриненко В.С., Маланин Ю.А., et al. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1:10000000 (третье поколение). Серия Анабаро-Вилуйская. Лист R-51 – Джарджан. Объяснительная записка. Под ред. Кропачев А.П. Санкт-Петербург: Картографическая фабрика ВСЕГЕИ. 2013.
33. Соколов Б.С., Ивановский А.Б. Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование. Москва: Наука. 1985. 322 с.

34. Шишкин Б.Б., Исаев А.В. Особенности строения докембрийских и кембрийских отложений северо-востока Сибирской платформы // Геология и геофизика. 1999. Т. 40. № 12. С. 1795–1807.
35. Янкаускас Т.В., Михайлова Н.С., Герман Т.Н., et al. Микрофоссилии докембрия СССР. Под ред. Янкаускас Т.В., Михайлова Н.С., Герман Т.Н. Ленинград: Наука. 1989. 191 с.
36. Achab A., Maletz J. The age of the *Euconochitina symmetrica* Zone and implication for Lower Ordovician chitinozoan and graptolite zonations of Laurentia // Review of Palaeobotany and Palynology. 2021. V. 295. P. 104508.
37. Adams D.C., Rohlf R.J., Slice D.E. Geometric morphometrics: ten years of progress following the ‘revolution’ // Italian Journal of Zoology. 2004. V. 71. № 1. P. 5–16.
38. Agardh C.A. Synopsis algarum Scandinaviae: adjecta dispositione universali algarum. Harvard University. 1817. 135 p.
39. Aguinaldo A.M.A., Turbeville J.M., Linford L.S., et al. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals // Nature. 1997. V. 387. № 6632. P. 489–493.
40. Ahlrichs W.H. 1995. Ultrastruktur und Phylogenie von *Seison nebaliae* (Grube 1859) und *Seison annulatus* (Claus 1876) Dissertation, Georg-August-University. 1995.
41. Aleshin V.V., Milyutina I.A., Kedrova O.S., et al. Phylogeny of Nematoda and Cephalorhyncha derived from 18S rDNA // J Mol Evol. 1998. V. 47. № 5. P. 597–605.
42. Alleon J., Montagnac G., Reynard B., et al. Pushing Raman spectroscopy over the edge: purported signatures of organic molecules in fossil animals are instrumental artefacts // BioEssays. 2021. V. 43. № 4. P. 2000295.
43. Altangerel N., Neuman B.W., Hemmer P.R., et al. Label-free drug interaction screening via Raman microscopy // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2023. V. 120. № 30. P. e2218826120.
44. Amberg C.E., Molyneux S.G., Zalasiewicz J.A., Vandenbroucke T.R. Chitinozoan biostratigraphy of the regional Arenig Series in Wales and correlation with the global Lower–Middle Ordovician series and stages // Geological Magazine. 2023. V. 160. № 3. P. 511–534.
45. Aria C., Caron J.-B. Mandibulate convergence in an armoured Cambrian stem chelicerate // BMC Evolutionary Biology. 2017. V. 17. № 1. P. 261.

46. *Arvestål E.H.M., Willman S.* Organic-walled microfossils in the Ediacaran of Estonia: Biodiversity on the East European Platform // *Precambrian Research*. 2020. V. 341. P. 105626.
47. *Bartolomaeus T., Purschke G.* Morphology, Molecules, Evolution and Phylogeny in Polychaeta and Related Taxa. Ed. Bartolomaeus T., Purschke G. The Netherlands: Springer. 2005. 387 p.
48. *Bekkouche N., Gąsiorowski L.* Careful amendment of morphological data sets improves phylogenetic frameworks: re-evaluating placement of the fossil *Amiskwia sagittiformis* // *Journal of Systematic Palaeontology*. 2022. V. 20. № 1. P. 1–14.
49. *Betts M.J., Peaterson J.R., Jago J.B., et al.* A new lower Cambrian shelly fossil biostratigraphy for South Australia // *Gondwana Research*. 2016. V. 36. P. 163–195.
50. *Bicknell R.D.C., Holmes J.D., Edgecombe G.D., et al.* Biomechanical analyses of Cambrian euarthropod limbs reveal their effectiveness in mastication and durophagy // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2021. V. 288. № 1943. P. 20202075.
51. *Bicknell R.D.C., Paterson J.R., Caron J.-B., Skovsted C.B.* The gnathobasic spine microstructure of recent and Silurian chelicerates and the Cambrian arthropodan *Sidneyia*: Functional and evolutionary implications // *Arthropod Structure & Development*. 2018. V. 47. № 1. P. 12–24.
52. *Bobrov A., Mazei Y.* Morphological Variability of Testate Amoebae (Rhizopoda: Testacealobosea: Testaceafilosea) in Natural Populations // *Acta protozoologica*. 2004. V. 43. P. 133–146.
53. *Bock W.J., Von Wahlert G.* Adaptation and the form-function complex // *Evolution*. 1965. V. 19. № 3. P. 269–299.
54. *Bone Q., Ryan K.P., Pulsford A.L.* The structure and composition of the teeth and grasping spines of chaetognaths // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1983. V. 63. № 4. P. 929–939.
55. *Briggs D.E.G., Caron J.-B.* A Large Cambrian Chaetognath with Supernumerary Grasping Spines // *Current Biology*. 2017. V. 27. № 16. P. 2536–2543.
56. *Budd G.E., Jackson I.S.C.* Ecological innovations in the Cambrian and the origins of the crown group phyla // *Phil. Trans. R. Soc. B*. 2016. V. 371. № 1685. P. 20150287.
57. *Bushuev E., Goryaeva I., Pereladov V.* New discoveries of the oldest trilobites *Profallotaspis* and *Nevadella* in the northeastern Siberian Platform, Russia // *Bulletin of Geosciences*. 2014. V. 89. № 2. P. 347–364.

58. *Butterfield N.J.* Burgess Shale-type preservation of both non-mineralizing and "shelly" Cambrian organisms from the MacKenzie Mountains, northwestern Canada // *Journal of Paleontology*. 1996. V. 70. P. 893–899.
59. *Butterfield N.J.* An Early Cambrian Radula // *Journal of Paleontology*. 2008. V. 82. № 3. P. 543–554.
60. *Butterfield N.J., Harvey T.H.P.* Small carbonaceous fossils (SCFs): A new measure of early Paleozoic paleobiology // *Geology*. 2012. V. 40. P. 71–74.
61. *Cabej N.R.* Epigenetic Mechanisms of the Cambrian Explosion. Elsevier Inc. 2019. 256 p.
62. *Campbell L.I., Rota-Stabelli O., Edgecombe G.D., et al.* MicroRNAs and phylogenomics resolve the relationships of Tardigrada and suggest that velvet worms are the sister group of Arthropoda // *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2011. V. 108. № 38. P. 15920–15924.
63. *Cardia D.F.F., Bertini R.J., Camossi L.G., Letizio L.A.* First record of Acanthocephala parasites eggs in coprolites preliminary assigned to Crocodyliformes from the Adamantina Formation (Bauru Group, Upper Cretaceous), São Paulo, Brazil // *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 2019. V. 91. P. e20170848.
64. *Caron J.-B., Aria C.* Cambrian suspension-feeding lobopodians and the early radiation of panarthropods // *BMC Evolutionary Biology*. 2017. V. 17. № 1. P. 29.
65. *Caron J.-B., Cheung B.* Amiskwia is a large Cambrian gnathiferan with complex gnathostomulid-like jaws // *Communications Biology*. 2019. V. 2. № 1. P. 164.
66. *Caron J.-B., Smith M.R., Harvey T.H.* Beyond the Burgess Shale: Cambrian microfossils track the rise and fall of hallucigeniid lobopodians // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2013. V. 280. № 1767. P. 20131613.
67. *Chen J.-Y., Huang D.-Y.* A Possible Lower Cambrian Chaetognath (Arrow Worm) // *Paleontology*. 2002. V. 298. № 5591. P. 187.
68. *Chen J.Y., Bottjer D.J., Davidson E.H., et al.* Phosphatized polar lobe-forming embryos from the Precambrian of southwest China // *Science*. 2006. V. 312. № 5780. P. 1644–1646.
69. *Chen J.Y., Zhou G.Q., Edgecombe G.D., Ramsköld L.* Head segmentation in Early Cambrian Fuxianhuia: implications for arthropod evolution // *Science*. 1995. V. 268. № 5251. P. 1339–1343.
70. *Chen Z., Zhou C., Yuan X., Xiao S.* Death march of a segmented and trilobate bilaterian elucidates early animal evolution // *Nature*. 2019. V. 573. P. 412–415.

71. Cheng T.C. Acanthocephala: The spiny-headed worms // General Parasitology / Academic Press. 1986. P. 445–464.
72. Chipman A.D. An Increase in Animal Diversity was Facilitated by Ecologically-Driven Brain Complexity Throughout the Cambrian // BioEssays. 2026. V. 48. № 4. P. e70136.
73. Cong P., Daley A.C., Edgecombe G.D., Hou X. The functional head of the Cambrian radiodontan (stem-group Euarthropoda) *Amplectobelua symbrachiata* // BMC Evolutionary Biology. 2017a. V. 17. № 1. P. 208.
74. Cong P., Ma X., Williams M., et al. Host-specific infestation in early Cambrian worms // Nature Ecology & Evolution. 2017b. V. 1. № 10. P. 1465–1469.
75. Conway Morris S. The Runes of Evolution: How the Universe became Self-Aware. Templeton Press. 2015. 525 p.
76. Conway Morris S., Robison R.A. More soft-bodied animals and algae from the Middle Cambrian of Utah and British Columbia // The University of Kansas Paleontological Contributions. 1988. V. № 122. №. P. 23–84.
77. Conway Morris S., Smith R.D.A., Cuthill J.F.H., et al. A possible Cambrian stem-group gnathiferan-chaetognath from the Weeks Formation (Miaolingian) of Utah // Journal of Paleontology. 2020. V. 94. № 4. P. 624–636.
78. Cooke S.B., Terhune C.E. Form, Function, and Geometric Morphometrics // The Anatomical Record. 2015. V. 298. №. P. 5028.
79. Crowe J.H., Newell I.M., Homson W.W. *Echiniscus viridis* (Tardigrada) fine structure of the cuticle // Transactions of the American Microscopical Society. 1970. V. 89. P. 316–325.
80. Dantes O., Nagovitsin K. *Corollasphaeridium* vs *Spicaticampaniformis*. Metazoan parasite of loricate protist? // Bulletin of Geosciences in progress.
81. Dantes O., Nagovitsin K.E. Taxonomic composition of Cambrian cone-shaped microfossils: morphotypes and growth patterns // PalZ. 2026. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12542-025-00763-8>
82. Dantes O., Nagovitsin K.E., Korsakov A.V. The organic faunal complex of the lower Cambrian Kessyusa Formation of Siberia // Journal of Paleontology. 2026. P. 1–12.
83. Dantes O.V., Nagovitsin K.E., Raevskaya E.G. Cambrian microfossils of the genus *Corollasphaeridium*: new interpretation and revision of systematics // Paleontological Journal. 2024. V. 58. № 4. P. 385–397.

84. *De Seba C. Locupletissimi rerum naturalium thesauri accurata descriptio, et iconibus artificiosissimis expressio, per universam physices historiam: opus, cui, in hoc rerum genere, nullum par exstitit.* 1734. 562 p.
85. *Dean W.T., Martin F.* The sequence of trilobite faunas and acritarch microfloras at the Cambrian-Ordovician boundary, Wilcox Pass, Alberta, Canada // *The Cambrian-Ordovician boundary: Sections, fossil distributions, and correlations.* Oxford: National Museum Wales. 1982. P. 131–140.
86. *Demidenko Y.E.* New Cambrian lobopods and chaetognaths of the Siberian Platform // *Paleontological Journal.* 2006. V. 40. № 3. P. 234–243.
87. *Dentzien-Dias P.C., Poinar Jr. G., De Figueiredo A.E.Q., et al.* Tapeworm Eggs in a 270 Million-Year-Old Shark Coprolite // *PLoS ONE.* 2013. V. 8. № 1. P. e55007.
88. *Devaere L., Korn D., Ghaderi A., et al.* New and revised small shelly fossil record from the lower Cambrian of northern Iran // *Papers in Palaeontology.* 2021. V. 7. № 4. P. 2141–2181.
89. *Dieing T., Holtricher O.* High-resolution, high-speed confocal Raman imaging // *Vibrational Spectroscopy.* 2008. V. 48. № 1. P. 22–27.
90. *Dimitrova Z.M., Georgiev B.B.* *Ardeirhynchus* n. g. (Palaeacanthocephala: Polymorphida: Polymorphidae), with a redescription of *A. spiralis* (Rudolphi, 1809) n. comb. // *Systematic Parasitolog.* 1994. V. 29. P. 149–158.
91. *Doguzhaeva L.A., Mutvel H., Mapes R.H.* Chaetognath grasping spines from the Upper Mississippian of Arkansas (USA) // *Acta Palaeontologica Polonica.* 2002. V. 47. № 3. P. 421–430.
92. *Dong X.P., Donoghue P.C., Cunningham J.A., et al.* The anatomy, affinity, and phylogenetic significance of Markuelia // *Evol Dev.* 2005. V. 7. № 5. P. 468–482.
93. *Dornbos S.Q., Chen J.-Y.* Community palaeoecology of the early Cambrian Maotianshan Shale biota: Ecological dominance of priapulid worms // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* 2008. V. 258. № 3. P. 200–212.
94. *Dunn C.W., Giribet G., Edgecombe G.D., Hejnol A.* Animal phylogeny and its evolutionary implications // *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.* 2014. P. 371–395.
95. *Dunn C.W., Hejnol A., Matus D.Q., et al.* Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life // *Nature.* 2008. V. 452. № 7188. P. 745–749.
96. *Dzik J.* Early Cambrian lobopodian sclerites and associated fossil from Kazakhstan // *Journal of Paleontology.* 2003. V. 46. № 1. P. 93–112.

97. *Edgecombe G.D.* Palaeontological and Molecular Evidence Linking Arthropods, Onychophorans, and other Ecdysozoa // *Evolution: Education and Outreach*. 2009. V. 2. № 2. P. 178–190.
98. *Edgecombe G.D.* Arthropod Origins: Integrating Paleontological and Molecular Evidence // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2020. V. 51. P. 1–25.
99. *Ehrlich H., Rigby J.K., Botting J.P., et al.* Discovery of 505-million-year old chitin in the basal demosponge *Vauxia gracilenta* // *Scientific Reports*. 2013. V. 3. № 1. P. 3497.
100. *Eriksson M.E., Lindskog A., Servais T., et al.* Darriwilian (Middle Ordovician) worms of southern Sweden // *GFF*. 2016. V. 138. № 4. P. 502–509.
101. *Erwin D.H., Laflamme M., Tweedt S.M., et al.* The Cambrian conundrum: Early divergence and later ecological success in the early history of animals // *Science*. 2011. V. 334. P. 1091–1097.
102. *Fang J.* Animals thrive without oxygen at sea bottom // *Nature*. 2010. V. 464. № 7290. P. 825.
103. *Fatka O., Konzalova M.* Microfossils of the Paseky Shale // *Journal of the Czech geological Society*. 1995. V. 40. № 4. P. 55–66.
104. *Fröblius A.C., Funch P.* Rotiferan Hox genes give new insights into the evolution of metazoan bodyplans // *Nature Communications*. 2017. V. 8. № 1. P. 9.
105. *Fu D., Tong G., Dai T., et al.* The Qingjiang biota – A Burgess Shale–type fossil Lagerstätte from the early Cambrian of South China // *Science*. 2019. V. 363. № 6433. P. 1338–1342.
106. *Gaines R.R., García-Bellido D.C., Jago J.B., et al.* The Emu Bay Shale: A unique early Cambrian Lagerstätte from a tectonically active basin // *Science Advances*. 2024. V. 10. № 30. P. eadp2650.
107. *García-Prieto L., García-Varea M., Mendoza-Garfias B.* Biodiversity of Acanthocephala in Mexico // *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 2014. V. 85. P. 177–182.
108. *García-Varela M., García-Prieto L., Rodríguez R.P.* Molecular identification and first description of the male of *Neoechinorhynchus schmidtii* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae), a parasite of *Trachemys scripta* (Testudines) in México // *Parasitology International*. 2011. V. 60. № 4. P. 433–439.
109. *Gąsiorek P.* Water bear with barbels of a catfish: A new Asian *Cornechiniscus* (Heterotardigrada: Echiniscidae) illuminates evolution of the genus // *Zoologischer Anzeiger (A Journal of Comparative Zoology)*. 2022. V. 300. P. 47–64.

110. *Gąsiorzek P., Bochnak M., Vončina K., Michalczyk Ł.* Phenotypically exceptional *Echiniscus* species (Heterotardigrada: Echiniscidae) from Argentina (Neotropics) // *Zoologischer Anzeiger (A Journal of Comparative Zoology)*. 2021. V. 294. P. 210–228.
111. *Ghavidel-Syooki M., Piri-Kangarshahi M.H.* Biostratigraphy of acritarchs, chitinozoans, and miospores from Upper Ordovician sequences in Kuh-e Boghou, southwest of Kashmar, eastern central Iran: Stratigraphic and paleogeographic implications // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2021. V. 284. P. 104337.
112. *Gibb S., Pemberton S.G., Chatterton B.D.E.* Arthropod Trace Fossils of the Upper Lower Cambrian Gog Group, Southern Rocky Mountains of Canada // *Ichnos*. 2017. V. 24. № 2. P. 91–123.
113. *Giribet G.* Molecules, development and fossils in the study of metazoan evolution; Articulata versus Ecdysozoa revisited1 // *Zoology*. 2003. V. 106. № 4. P. 303–326.
114. *Giribet G.* Genomics and the animal tree of life: conflicts and future prospects // *Zoologica Scripta*. 2016. V. 45. № S1. P. 14–21.
115. *Giribet G., Edgecombe G.D.* Current Understanding of Ecdysozoa and its Internal Phylogenetic Relationships // *Integrative and Comparative Biology*. 2017. V. 57. № 3. P. 455–466.
116. *Giribet G., Edgecombe G.D.* The Invertebrate Tree of Life. New Jersey: Princeton University Press. 2020. 609 p.
117. *Golubkova E.Y., Kushim E.A., Kuzmenkova O.F., Laptsevich A.G.* Early Cambrian Biotas of the South of the Latvian Saddle of the Eastern European Platform, Belarus // *Paleontological Journal*. 2022a. V. 56. № 6. P. 693–701.
118. *Golubkova E.Y., Kuzmenkova O.F., Laptsevich A.G., et al.* Paleontological Characteristics of the Upper Vendian–Lower Cambrian Sediments in the Section of the North Polotsk Borehole of the East European Platform, Belarus // *Stratigraphy and Geological Correlation*. 2022b. V. 30. № 6. P. 457–474.
119. *Gomes A.P.N., Cesárioc C.S., Olifiersd N., et al.* New morphological and genetic data of *Gigantorhynchus echinodiscus* (Diesing, 1851) (Acanthocephala: Archiacanthocephala) in the giant anteater *Myrmecophaga tridactyla* Linnaeus, 1758 (Pilosa: Myrmecophagidae) // *IJP: Parasites and Wildlife*. 2019. V. 10. P. 281–288.
120. *González-Casarrubios A., Sánchez N.* Bibliometrics of Scalidophora (Animalia: Ecdysozoa): Evolution of knowledge, research topics and scientific collaborations in three distinct animal phyla // *Zoologischer Anzeiger (A Journal of Comparative Zoology)*. 2024. V. 313. P. 332–344.

121. *Gorb S.* Attachment Devices of Insect Cuticle. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 2001. 314 p.
122. *Gould S.J.* Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History. New York: Norton. 1989. 347 p.
123. *Alexander E.M., Jago J.B., Rozanov A.Yu., Zhuravlev A.Y., Gravestock D.I., Alexander E.M., Demidenko Y.E., et al.* The Cambrian biostratigraphy of the Stansbury basin, South Australia. Moscow: IAPC "Nauka/Interperiodica". 2001. 344 p.
124. *Grazhdankin D., Marusin V.V., Izokh O.P., et al.* Quo vadis, Tommotian? // Geological Magazine. 2020a. V. 157. № 1. P. 22–34.
125. *Grazhdankin D., Nagovitsin K., Golubkova E., et al.* Doushantuo-Pertatataka-type acanthomorphs and Ediacaran ecosystem stability // Geological Society of America. 2020b. V. 48. № 7. P. 708–712.
126. *Green T., Pedder B.E., Williams M., et al.* Corollasphaeridium: A cryptic record of Cambrian loricate protists // Palynology. 2025. P. 2494808.
127. *Greenwalt D., Rose T.R., Chatzimanolis S.* Preservation of mandibular zinc in a beetle from the Eocene Kishenehn Formation of Montana, USA // Canadian Journal of Earth Sciences. 2016. V. 53. № 6. P. 614–621.
128. *Greven H., Kaya M., Baran T.* The presence of α -chitin in Tardigrada with comments on chitin in the Ecdysozoa // Zoologischer Anzeiger (A Journal of Comparative Zoology). 2016. V. 264. P. 11–16.
129. *Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der Organischen formenwissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte descendenztheorie. Berlin: Georg Reimer. 1866. 606 p.
130. *Hagenfeldt S.E.* Lower Cambrian acritarchs from the Baltic depression and south-central Sweden, taxonomy and biostratigraphy // Stockholm Contributions in Geology. 1989. V. 41. № 1. P. 1–176.
131. *Hammer Ø., Harper D.a.T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4. № 1. P. 1–9.
132. *Han J., Shu D., Zhang Z., Liu J.* The earliest-known ancestors of Recent Priapulomorpha from the Early Cambrian Chengjiang Lagerstaette // Chinese Science Bulletin. 2004. V. 49. № 17. P. 1860–1868.
133. *Hannibal R.L., Patel N.H.* What is a segment? // Evodevo. 2013. V. 4. № 35. P. 1–10.

134. *Harper D.a.T., Hammarlund E.U., Topper T.P., et al.* The Sirius Passet Lagerstätte of North Greenland: a remote window on the Cambrian Explosion // *Journal of the Geological Society*. 2019. V. 176. № 6. P. 1023–1037.
135. *Harvey T.H.P., Butterfield N.J.* Great Canadian Lagerstätten 2. Macro- and Microfossils of the Mount Cap Formation (Early and Middle Cambrian, Northwest Territories) // *Geoscience Canada*. 2011. V. 48. № 1. P. 165–173.
136. *Harvey T.H.P., Butterfield N.J.* Exceptionally preserved Cambrian loriciferans and the early animal invasion of the meiobenthos // *Nature Ecology & Evolution*. 2017. V. 1. P. 0022.
137. *Harvey T.H.P., Butterfield N.J.* A new species of early Cambrian arthropod reconstructed from exceptionally preserved mandibles and associated small carbonaceous fossils (SCFs) // *Papers in Palaeontology*. 2022. V. 8. № 4. P. e1458.
138. *Harvey T.H.P., Dong X., Donoghue P.C.J.* Are palaeoscolecid ancestors ecdysozoans? // *Evolution & Development*. 2010. V. 12. № 2. P. 177–200.
139. *Harvey T.H.P., Ortega-Hernández J., Lin J.-P., et al.* Burgess Shale-Type Microfossils from the Middle Cambrian Kaili Formation, Guizhou Province, China // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2012a. V. 57. № 2. P. 423–436.
140. *Harvey T.H.P., Ortega-Hernández J., Lin J.P., et al.* Burgess Shale-type microfossils from the middle Cambrian Kaili Formation, Guizhou Province, China // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2012b. V. 57. № 2. P. 423–436.
141. *Harvey T.H.P., Velez M.I., Butterfield N.J.* Small Carbonaceous Fossil from the Earlie and Deadwood Formations (Middle Cambrian to Lower Ordovician) of Southern Saskatchewan // *Saskatchewan Geological Survey*. 2012c. V. 1. P. 1–8.
142. *Harvey T.H.P., Vélez M.I., Butterfield N.J.* Exceptionally preserved crustaceans from western Canada reveal a cryptic Cambrian radiation // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012d. V. 109. № 5. P. 1589–1594.
143. *Hatch A.S., Liew H., Hourdez S., Rouse G.W.* Hungry scale worms: Phylogenetics of *Peinaleopolynoe* (Polynoidae, Annelida), with four new species // *Zookeys*. 2020. V. 932. P. 27–74.
144. *Hejnol A., Obst M., Stamatakis A., et al.* Assessing the root of bilaterian animals with scalable phylogenomic methods // *Proc Biol Sci*. 2009. V. 276. № 1677. P. 4261–4270.
145. *Hernández-Orts J.S., Lisitsyna O.I., Kuzmina T.A.* First morphological and molecular characterization of cystacanths of *Corynosoma evae* Zdzitowiecki, 1984

- (Acanthocephala: Polymorphidae) from Antarctic teleost fishes // *Parasitology International*. 2022. V. 91. P. 102616.
146. *Hernández-Orts J.S., Smales L.R., Pinacho-Pinacho C.D., et al.* Novel morphological and molecular data for *Corynosoma hanna* Zdzitowiecki, 1984 (Acanthocephala: Polymorphidae) from teleosts, fish-eating birds and pinnipeds from New Zealand // *Parasitology International*. 2017. V. 66. № 1. P. 905–916.
 147. *Herranz M., Boyle M.J., Pardos F., Neves R.C.* Comparative myoanatomy of *Echinoderes* (Kinorhyncha): a comprehensive investigation by CLSM and 3D reconstruction // *Frontiers in Zoology*. 2014. V. 11. № 1. P. 31.
 148. *Herranz M., Park T., Domenico M.D., et al.* Revisiting kinorhynch segmentation: variation of segmental patterns in the nervous system of three aberrant species // *Frontiers in Zoology*. 2021a. V. 18. №. 54. P. 1–23.
 149. *Herranz M., Stiller J., Worsaae K., Sørensen M.V.* Phylogenomic analyses of mud dragons (Kinorhyncha) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2022. V. 168. P. 107375.
 150. *Herranz M., Worsaae K., Park T., et al.* Myoanatomy of three aberrant kinorhynch species: similar but different? // *Zoomorphology*. 2021b. V. 140. P. 193–215.
 151. *Hodge J.E.* Chemistry of browning reactions in model systems // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 1953. V. 1. № 15. P. 928–943.
 152. *Hou X.-G., Siveter D.J., Siveter D.J., et al.* The Evolutionary Significance of the Chengjiang Biota // *The Cambrian Fossils of Chengjiang, China*. West Sussex: Blackwell Publishing Ltd. 2017. P. 7–11.
 153. *Hou X., Bergström J.* Arthropods of the Lower Cambrian Chengjiang fauna, southwest China // *Fossils and Strata*. 1997. V. 45. P. 1–116.
 154. *Howard R.J., Giacomelli M., Lozano-Fernandez J., et al.* The Ediacaran origin of Ecdysozoa: integrating fossil and phylogenomic data // *Journal of the Geological Society*. 2022. V. 179. № 4. P. 1–14.
 155. *Hsieh S., Plotnick R.E., Bush A.M.* The Phanerozoic aftermath of the Cambrian information revolution: sensory and cognitive complexity in marine faunas // *Paleobiology*. 2022. V. 48. № 3. P. 397–419.
 156. *Huang D., Vannier J., Chen J.* Recent Priapulidae and their Early Cambrian ancestors: comparisons and evolutionary significance // *Geobios*. 2004. V. 37. № 2. P. 217–228.
 157. *Hughes I.V., Evans S.D., Droser M.L.* An Ediacaran bilaterian with an ecdysozoan affinity from South Australia // *Current Biology*. 2024. V. 34. № 24. P. 5782–5788.

158. Hwang D.F., Noguchi T. Tetrodotoxin Poisoning // Advances in Food and Nutrition Research. 2007. V. 52. P. 141–326.
159. Jachowicz-Zdanowska M. Cambrian phytoplankton of the *Brunovistulicum* – taxonomy and biostratigraphy // Polish Geological Institute Special Papers. 2013. V. 28. P. 1–150.
160. Jachowicz-Zdanowska M. The Terreneuvian and Late Ediacaran organic microfossils from Kraków area // Biuletyn Państwowego Instytutu Geologicznego. 2014. V. 459. P. 61–82.
161. Javaux E.J., Knoll A.H. Micropaleontology of the lower Mesoproterozoic Roper Group, Australia, and implications for early eukaryotic evolution // Journal of Paleontology. 2016. V. 91. № 2. P. 199–229.
162. Jones A. Biology of the Acanthocephala // Parasitology today. 1986. V. 2. № 9. P. 259.
163. Kaimotoa T., Hirazawaa T., Masubuchia T., et al. Host characteristics and infection level of an intestinal parasite *Corynosoma strumosum* (Acanthocephala) in the Kuril harbor seal of Erimo Cape, Hokkaido, Japan // Parasitology International. 2018. V. 76. № 2. P. 237–244.
164. Kaneki S., Kouketsu Y. An automatic peak deconvolution method for Raman spectra of terrestrial carbonaceous material for application to the geothermometers of Kouketsu et al. (2014) // Island Arc. 2022. V. 31. № 1. P. e12467.
165. Kaufman A.J., Peek S., Martin A.J., et al. A shorter fuse for the Cambrian explosion? // Geological Society of America Abstracts with Programs. 2012. V. 44. № 7. P. 326.
166. Kaya M., Mujtaba M., Ehrlich H., et al. On chemistry of γ -chitin // Carbohydrate Polymers. 2017. V. 176. P. 177–186.
167. Kesidis G., Slater B.J., Jensen S., Budd G.E. Caught in the act: priapulid burrowers in early Cambrian substrates // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2019. V. 286. № 1894. P. 20182505.
168. Kihm J.-H., Smith F.W., Kim S., et al. Cambrian lobopodians shed light on the origin of the tardigrade body plan // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2023. V. 120. № 28. P. e2211251120.
169. Kimmig J., Strotz L.C., Kimmig S.R., et al. The Spence Shale Lagerstätte: an important window into Cambrian biodiversity // Journal of the Geological Society. 2019. V. 176. № 4. P. 609–619.

170. *Klingenberg C.P.* How Exactly Did the Nose Get That Long? A Critical Rethinking of the Pinocchio Effect and How Shape Changes Relate to Landmarks // *Evolutionary Biology*. 2021. V. 48. P. 115–127.
171. *Knight-Jones P.* Behaviour, Setal Inversion and Phylogeny of Sabellida (Polychaeta) // *Zoologica Scripta*. 1981. V. 10. № 3. P. 183–202.
172. *Knoll A.H., Swett K.* Micropaleontology across the Precambrian-Cambrian boundary in Spitsbergen // *Journal of Paleontology*. 1987. V. 61. № 5. P. 898–926.
173. *Knoll A.H., Grotzinger J.P., Kaufman A.J., Kolosov P.* Integrated approaches to terminal Proterozoic stratigraphy: An example from the Olenek Uplift, northeastern Siberia // *Precambrian Research*. 1995. V. 73. P. 251–270.
174. *Kontorovich A.E., Kontorovich V.A., Korovnikov I.V., et al.* Cambrian section in the east of the West Siberian geosyncline (based on data from Vostok 4 well) // *Russian Geology and Geophysics*. 2012. V. 53. № 10. P. 972–981.
175. *Korkutis V.* Late Precambrian and Early Cambrian in the East European Platform // *Precambrian Research*. 1981. V. 15. P. 75–94.
176. *Kouchinsky A., Alexander R., Bengtson S., et al.* Early–middle Cambrian stratigraphy and faunas from northern Siberia // *Acta Paleontologica*. 2022. V. 67. № 2. P. 341–464.
177. *Kouchinsky A., Bengtson S., Landing E., et al.* Terreneuvian stratigraphy and faunas from the Anabar Uplift, Siberia // *Acta Paleontologica*. 2017. V. 62. № 2. P. 311–440.
178. *Kouchinsky A., Bengtson S., Runnegar B., et al.* Chronology of early Cambrian biomineralization // *Geological Magazine*. 2011. V. 149. № 2. P. 221–251.
179. *Kovář V., Fatka O.* The first record of Hallucigenia-like lobopodians from the lower Jince Formation (Cambrian, Miaolingian) of the Příbram–Jince Basin // *Swiss Journal of Palaeontology*. 2025. V. 144. № 1. P. 38.
180. *Kristensen R.M.* Generic revision of the Echiniscidae (Heterotardigrada), with a discussion of the origin of the family // *Biology of Tardigrades* / Bertolani R. Modena: Mucchi. 1987. P. 261–335.
181. *Kushim E.A., Golubkova E.Y., Plotkina Y.V.* Biostratigraphy of the Vendian–Cambrian of South Ladoga Area // *Vestnik VGU. Ser. Geol.* 2016. V. 4. P. 18–22.
182. *Lartillot N., Philippe H.* Improvement of molecular phylogenetic inference and the phylogeny of Bilateria // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2008. V. 363. № 1496. P. 1463–1472.

183. *Laumer C.E., Fernandez R., Lemer S., et al.* Revisiting metazoan phylogeny with genomic sampling of all phyla // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2019. V. 286. № 1906. P. 20190831.
184. *Lemburg C.* Ultrastructure of the introvert and associated structures of the larvae of *Halicryptus spinulosus* (Priapulida) // *Zoomorphology*. 1995. V. 115. № 1. P. 11–29.
185. *Lepot K., Compère P., Gérard E., et al.* Organic and mineral imprints in fossil photosynthetic mats of an East Antarctic lake // *Geobiology*. 2014. V. 12. № 5. P. 424–450.
186. *Lerosey-Aubril R.* Overview of the Cambrian exceptionally-preserved biotas of the House Range of Utah // *Conference 11th North American Paleontological /Riverside: Convention University of California*. 2019. P. 1–22 p.
187. *Lerosey-Aubril R., Zhu X., Ortega-Hernández J.* The *Vicissicaudata* revisited – insights from a new aglaspidid arthropod with caudal appendages from the Furongian of China // *Scientific Reports*. 2017. V. 7. № 1. P. 11117.
188. *Li L., Chen H.-X., Amin O.M., Yang Y.* Morphological variability and molecular characterization of *Pomphorhynchus zhoushanensis* sp. nov. (Acanthocephala: Pomphorhynchidae), with comments on the systematic status of *Pomphorhynchus Monticelli*, 1905 // *Parasitology International*. 2017. V. 66. № 5. P. 693–698.
189. *Li L., Zhang X., Fu D.* Reconstructing the ancestral annelid // *Reconstructing the ancestral annelid*. China, Shangxi province, Xian, 2025. Conference poster.
190. *Li Y., Chen X., Yao H., et al.* Chitinozoan biostratigraphy across the Aeronian–Telychian boundary (Silurian, Llandovery) in the Middle Yangtze region of China // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2021. V. 290. P. 104424.
191. *Liang Y., Tang P., Wang G.-X., et al.* Middle–Late Ordovician chitinozoans from Songliang of Qiaojia, western South China, and their biostratigraphic implications // *Palaeoworld*. 2023. V. 32. № 2. P. 287–302.
192. *Liu M., Xian X., Zhang H., et al.* New ecdysozoan fossil embryos from the basal Cambrian of China // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2025. V. 659. P. 112635.
193. *Liu Y., Carlisle E., Zhang H., et al.* *Saccorhytus* is an early ecdysozoan and not the earliest deuterostome // *Nature*. 2022. V. 609. P. 541–546.
194. *Liu Y., Qin J., Wang Q., et al.* New armoured scalidophorans (Ecdysozoa, Cycloneuralia) from the Cambrian Fortunian Zhangjiagou Lagerstätte, South China // *Papers in Palaeontology*. 2019. V. 5. № 2. P. 241–260.

195. *Liu Y., Xiao S., Shao T., et al.* The oldest known priapulid-like scalidophoran animal and its implications for the early evolution of cycloneuralians and ecdysozoans // *Evolution & Development*. 2014. V. 16. № 3. P. 155–165.
196. *Loron C.C., François C., Rainbird R.H., et al.* Early fungi from the Proterozoic era in Arctic Canada // *Nature*. 2019. V. 570. № 7760. P. 232–235.
197. *Loy A.* Morphometrics and theriology homage to Marco Corti // *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. 2008. V. 18. № 2. P. 115–136.
198. *Luo C., Parry L.A., Boudinot B.E., et al.* A Jurassic acanthocephalan illuminates the origin of thorny-headed worms // *Nature*. 2025. V. 641. P. 674–680.
199. *Ma X., Aldridge R.J., Siveter D.J., et al.* A New Exceptionally Preserved Cambrian Priapulid From The Chengjiang Lagerstätte // *Journal of Paleontology*. 2014. V. 88. № 2. P. 371–384.
200. *Maas A., Waloszek D.* Cambrian Derivatives of the Early Arthropod Stem Lineage, Pentastomids, Tardigrades and Lobopodians An ‘Orsten’ Perspective // *Zoologischer Anzeiger (A Journal of Comparative Zoology)*. 2001. V. 240. № 3. P. 451–459.
201. *Maas A., Waloszek D., Haug J.T., Muller K.J.* Loricata larvae (Scalidophora) from the Middle Cambrian of Australia // *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists*. 2009. V. 37. P. 281–302.
202. *Mandal F.B.* Invertebrate Zoology. PHI Learning Pvt. Ltd. 2012. 360 p.
203. *Mángano M.G., Buatois L.A.* Decoupling of body-plan diversification and ecological structuring during the Ediacaran–Cambrian transition: evolutionary and geobiological feedbacks // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2014. V. 281. № 1780. P. 20140038.
204. *Mángano M.G., Buatois L.A.* The Cambrian revolutions: Trace-fossil record, timing, links and geobiological impact // *Earth-Science Reviews*. 2017. V. 173. P. 96–108.
205. *Mángano M.G., Buatois L.A.* Cambrian Explosion // *Encyclopedia of Geology (Second Edition)*. Ed. Alderton D., Elias S.A. Oxford: Academic Press. 2021. P. 583–602.
206. *Mapalo M., Ortega-Hernández J.* A middle Cambrian macroscopic tardigrade ancestor // Preprint (Version 1) available at Research Square 2026.
207. *Mapalo M.A., Robin N., Boudinot B.E., et al.* A tardigrade in Dominican amber // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2021. V. 288. № 1960. P. 20211760.
208. *Margulis L., Chapman M.J.* Kingdoms & Domains: An Illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth. 4th edition. W. H. Freeman and Company. 2009. 711 p.

209. Marletaz F., Peijnenburg K.T.C.A., Goto T., et al. A New Spiralian Phylogeny Places the Enigmatic Arrow Worms among Gnathiferans // *Current Biology*. 2019. V. 29. № 2. P. 312–318.
210. Martín-Durán J.M., Hejnol A. The study of *Priapulus caudatus* reveals conserved molecular patterning underlying different gut morphogenesis in the Ecdysozoa // *BMC Biology*. 2015. V. 13. № 1. P. 29.
211. Martín-Durán J.M., Wolff G.H., Strausfeld N.J., Hejnol A. The larval nervous system of the penis worm *Priapulus caudatus* (Ecdysozoa) // *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2016. V. 371. № 1685. P. 20150050.
212. Mccall C.R. A hypothetical reconstruction of *Hallucigenia* // *PeerJ Preprints*. 2019. V. 7. P. e27551v1.
213. Mccoy V.E., Wiemann J., Lamsdell J.C., et al. Chemical signatures of soft tissues distinguish between vertebrates and invertebrates from the Carboniferous Mazon Creek Lagerstätte of Illinois // *Geobiology*. 2020. V. 18. № 5. P. 560–565.
214. Mcilroy D., Szaniawski H. A lower Cambrian protoconodont apparatus from the Placentian of southeastern Newfoundland // *Lethaia*. 2000. V. 33. № 2. P. 95–102.
215. McMenamin M.A.S. The Cambrian Explosion: macroevolution and biomineralization // *Academia Biology*. 2023. V. 1. P. 1–7.
216. Mikuláš R., Gilíková H., Vavrdová M. Late Proterozoic to Early Palaeozoic platform deposits of Southern Moravia (Czech Republic) // *Geological Quarterly*. 2008. V. 52. № 4. P. 335–348.
217. Moczyłowska M. Acritarch biostratigraphy of the Lower Cambrian and the Precambrian-Cambrian boundary in southeastern Poland // *Lethaia*. 1991. V. 29. P. 1–127.
218. Moczyłowska M. The Ediacaran microbiota and the survival of snowball Earth conditions // *Precambrian Research*. 2008a. V. 167. P. 1–15.
219. Moczyłowska M. New records of late Ediacaran microbiota from Poland // *Precambrian Research*. 2008b. V. 167. P. 71–92.
220. Moczyłowska M., Budd G.E., Agic' H. Ecdysozoan-like sclerites among Ediacaran microfossils // *Geological Magazine*. 2015. V. 152. № 6. P. 1145–1148.
221. Muller K.J., Walossek D., Zakharov A. 'Orsten' type phosphatized soft-integument preservation and a new record from the Middle Cambrian Kuonamka Formation in Siberia // *N.Jb. Geol. Palaont. Abh.* 1995. V. 197. № 1. P. 101–118.

222. *Mussini G., Butterfield N.J.* Exotic cuticular specializations in a Cambrian scalidophoran // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2025a. V. 292. № 2040. P. 20242806.
223. *Mussini G., Butterfield N.J.* A microscopic Burgess Shale: small carbonaceous fossils from a deeper water biota and the distribution of Cambrian non-mineralized faunas // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2025b. V. 292. № 2041. P. 20242948.
224. *Mussini G., Butterfield N.J.* Two exceptionally preserved biotas from North Dakota reveal cryptic Ordovician shelf ecologies // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2025c. V. 122. № 46. P. e2520246122.
225. *Mussini G., Hagadorn J.W., Miller A.E., et al.* Evolutionary escalation in an exceptionally preserved Cambrian biota from the Grand Canyon (Arizona, USA) //. 2025a. V. 11. P. eadv6383.
226. *Mussini G., Veenma Y.P., Butterfield N.J.* A peritidal Burgess-Shale-type fauna from the middle Cambrian of western Canada // *Palaeontology*. 2025b. V. 68. № 1. P. e70001.
227. *Nagovitsin K.E.* Macrofossils and microfossils in the Kessyusa Formation from boreholes drilled in the Molodo River area (Arctic region, Siberian Craton) // *Macrofossils and microfossils in the Kessyusa Formation from boreholes drilled in the Molodo River area (Arctic region, Siberian Craton)*. Novosibirsk: Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences. 2011. P. 63–64.
228. *Nagovitsin K.E., Rogov V.I., Marusin V.V., et al.* Revised Neoproterozoic and Terreneuvian stratigraphy of the Lena-Anabar Basin and north-western slope of the Olenek Uplift, Siberian Platform // *Precambrian Research*. 2015. V. 270. P. 226–245.
229. *Nanglu K., Caron J.-B.* A New Burgess Shale Polychaete and the Origin of the Annelid Head Revisited // *Current Biology*. 2017. V. 28. № 2. P. 319–326.
230. *Nasser N.A., Patterson R.T.* *Conicocassis*, a new genus of Arcellinina (testate lobose amoebae) // *Palaeontologia Electronica*. 2015. V. 79. № 2. P. 1–10.
231. *Nelson D.R., Guidetti R., Rebecchi L., et al.* Chapter 15 - Phylum Tardigrada // *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (Fourth Edition)*. Ed. Rogers D.C., Damborenea C., Thorp J. Academic Press. 2020. P. 505–522.
232. *Neves R.C., Kristensen R.M.* A new type of loriciferan larva (Shira larva) from the deep sea of Shatsky Rise, Pacific Ocean // *Organisms Diversity & Evolution*. 2014. V. 14. № 2. P. 163–171.

233. *Neves R.C., Reichert H., Sørensen M.V., Kristensen R.M.* Systematics of phylum Loricifera: Identification keys of families, genera and species // *Zoologischer Anzeiger (A Journal of Comparative Zoology)*. 2016. V. 265. P. 141–170.
234. *Nicholas W.L.* The Biology of the Acanthocephala // *Advances in Parasitology*. 1967. V. 5. P. 205–246.
235. *Nicholas W.L.* The Biology of the Acanthocephala // *Advances in Parasitology*. 1973. P. 671–706.
236. *Nielsen C.* Proposing a solution to the Articulata–Ecdysozoa controversy // *Zoologica Scripta*. 2003. V. 32. № 5. P. 475–482.
237. *Nielsen C.* Animal Evolution. Interrelationships of the Living Phyla. 3rd Edition. Oxford: Oxford University Press. 2012. 421 p.
238. *Ortega-Hernández J., Brena C.* Ancestral patterning of tergite formation in a centipede suggests derived mode of trunk segmentation in trilobites // *PLoS ONE*. 2012. V. 7. № 12. P. e52623.
239. *Ortega-Hernández J., Janssen R., Budd G.E.* The last common ancestor of Ecdysozoa had an adult terminal mouth // *Arthropod Structure & Development*. 2019. V. 49. P. 155–158.
240. *Palacios T., Jensen S., Barr S.M., et al.* New biostratigraphical constraints on the lower Cambrian Ratcliffe Brook Formation, southern New Brunswick, Canada, from organic-walled microfossils // *Stratigraphy*. 2011. V. 8. № 1. P. 45–60.
241. *Palacios T., Jensen S., Barr S.M., et al.* Organic-walled microfossils from the Ediacaran–Cambrian boundary stratotype section, Chapel Island and Random formations, Burin Peninsula, Newfoundland, Canada: Global correlation and significance for the evolution of early complex ecosystems // *Geological Journal*. 2018. V. 53. № 5. P. 1728–1742.
242. *Pang K., Tang Q., Wu C., et al.* Raman spectroscopy and structural heterogeneity of carbonaceous material in Proterozoic organic-walled microfossils in the North China Craton // *Precambrian Research*. 2020. V. 346. P. 105818.
243. *Paps J., Baguñà J., Riutort M.* Bilaterian phylogeny: a broad sampling of 13 nuclear genes provides a new Lophotrochozoa phylogeny and supports a paraphyletic basal acoelomorpha // *Mol Biol Evol*. 2009. V. 26. № 10. P. 2397–406.
244. *Park T.-Y.S., Nielsen M.L., Parry L.A., et al.* A giant stem-group chaetognath // *Science Advances*. 2024a. V. 10. № 1. P. eadi6678.
245. *Park T.-Y.S., Nielsen M.L., Parry L.A., et al.* A giant stem-group chaetognath // *Science Advances*. 2024b. V. 10. P. eadi6678.

246. *Parkhaev P.Y., Demidenko Y.E.* Zooproblematica and mollusca from the Lower Cambrian Meishucun section (Yunnan, China) and taxonomy and systematics of the Cambrian small shelly fossils of China // *Paleontological Journal*. 2010. V. 44. № 8. P. 883–1161.
247. *Parkhaev P.Y., Karlova G.A.* Taxonomic revision and evolution of Cambrian mollusks of the genus *Aldanella* Vostokova, 1962 (Gastropoda: Archaeobranchia) // *Paleontological Journal*. 2011. V. 45. № 10. P. 1145–1205.
248. *Parry L., Vinther J., Edgecombe G.D.* Cambrian stem-group annelids and a metameric origin of the annelid head // *Biology Letters*. 2015. V. 11. № 10. P. 20150763.
249. *Parry L.A., Boggiani P.C., Condon D.J., et al.* Ichnological evidence for meiofaunal bilaterians from the terminal Ediacaran and earliest Cambrian of Brazil // *Nature Ecology & Evolution*. 2017. V. 1. P. 1455–146.
250. *Patterson R.T., Dalby A., Kumar A., et al.* Arcellaceans (thecamoebians) as indicators of land-use change: settlement history of the Swan Lake area, Ontario as a case study // *Journal of Paleolimnology*. 2002. V. 28. № 3. P. 297–316.
251. *Peel J.S.* A Corset-Like Fossil from the Cambrian Sirius Passet Lagerstätte of North Greenland and Its Implications for Cycloneuralian Evolution // *Journal of Paleontology*. 2010. V. 84. № 2. P. 332–340.
252. *Peel J.S.* Extending the diversity of grasping spines in middle Cambrian stem-group Chaetognathifera // *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*. 2025. V. 49. № 1. P. 17–29.
253. *Peel J.S., Stein M., Kristensen R.M.* Life Cycle and Morphology of a Cambrian Stem-Lineage Loriciferan // *PLoS ONE*. 2013. V. 8. № 8. P. e73583.
254. *Peel J.S., Streng M., Geyer G., et al.* “*Ovatoryctocara granulata*” assemblage (Cambrian Series 2-Series 3 boundary) of Løndal, North Greenland // *Australasian Palaeontological Memoirs*. 2016. № 49. P. 241–282.
255. *Peel J.S., Willman S.* The Buen Formation (Cambrian Series 2) biota of North Greenland // *Papers in Palaeontology*. 2018. V. 4. № 3. P. 381–432.
256. *Pelechaty S.M., Kaufman A.J., Grotzinger J.P.* Evaluation of $\delta^{13}\text{C}$ chemostratigraphy for intrabasinal correlation; Vendian strata of Northeast Siberia // *Geological Society of America Bulletin*. 1996. V. 108. № 8. P. 992–1003.
257. *Philippe H., Lartillot N., Brinkmann H.* Multigene Analyses of Bilaterian Animals Corroborate the Monophyly of Ecdysozoa, Lophotrochozoa, and Protostomia // *Molecular Biology and Evolution*. 2005. V. 22. № 5. P. 1246–1253.

258. *Piper R.* Animal Earth: The Amazing Diversity of Living Creatures. London: Thames and Hudson Ltd. 2013. 320 p.
259. *Pisani D., Carton R., Campbell L., et al.* An Overview of Arthropod Genomics, Mitogenomics, and the Evolutionary Origins of the Arthropod Proteome // *Arthropod Biology and Evolution*. Ed. Minelli A., Boxshall G., Fusco G. Berlin: Springer. 2013. P. 41–61.
260. *Plyuscheva M., Martin D., Britayev T.* Population ecology of two sympatric polychaetes, *Lepidonotus squamatus* and *Harmothoe imbricata* (Polychaeta, Polynoidae), in the White Sea // *Invertzoology*. 2004. V. 1. P. 65–73.
261. *Polly P.D., Lawing A.M., Fabrec A.-C., Goswami A.* Phylogenetic Principal Components Analysis and Geometric Morphometrics // *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. 2013. V. 24. № 1. P. 33–41.
262. *Popova O.V., Mikhailov K.V., Nikitin M.A., et al.* Mitochondrial Genomes of Kinorhyncha: trnM Duplication and New Gene Orders within Animals // *PLoS One*. 2016. V. 11. № 10. P. e0165072.
263. *Qin J., Liu Y., Shao T., et al.* Three Indeterminate Forms of Scalidophoran Worms from the Cambrian Fortunian of South China // *Acta Geologica Sinica*. 2023. V. 97. P. 1026–1037.
264. *Rebecchi L., Altiero T., Eibye-Jacobsen J., et al.* A new discovery of *Novechiniscus armadilloides* (Schuster, 1975) (Tardigrada, Echiniscidae) from Utah, USA with considerations on non-marine Heterotardigrada phylogeny and biogeography // *Organisms Diversity & Evolution*. 2008. V. 8. № 1. P. 58–65.
265. *Richards A.G., Richards P.A.* The cuticular protuberances of insects // *International Journal of Insect Morphology and Embryology*. 1979. V. 8. № 3–4. P. 143–157.
266. *Rogozin I.B., Wolf Y.I., Carmel L., Koonin E.V.* Ecdysozoan Clade Rejected by Genome-Wide Analysis of Rare Amino Acid Replacements // *Molecular Biology and Evolution*. 2007. V. 24. № 4. P. 1080–1090.
267. *Rohlf F.J.* The tps series of software // *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. 2015. V. 26. № 1. P. 9–12.
268. *Rohlf F.J., Marcus L.F.* A Revolution in Morphometrics // *Trends in Ecology & Evolution*. 1993. V. 8. № 4. P. 1299–1132.
269. *Rota-Stabelli O., Daley Allison c., Pisani D.* Molecular Timetrees Reveal a Cambrian Colonization of Land and a New Scenario for Ecdysozoan Evolution // *Current Biology*. 2013. V. 23. № 5. P. 392–398.

270. *Rota-Stabelli O., Kayal E., Gleeson D., et al.* Ecdysozoan mitogenomics: evidence for a common origin of the legged invertebrates, the Panarthropoda // *Genome Biol Evol.* 2010. V. 2. P. 425–40.
271. *Ru S.-S., Rehman A.U., Chen H.-X., et al.* Morphology and molecular characterization of *Acanthogyrus (Acanthosentis) bilaspurensis* Chowhan, Gupta & Khera, 1987 (Acanthocephala: Gyracanthocephala: Quadrigyridae) from the common carp *Cyprinus carpio* Linnaeus (Cypriniformes: Cyprinidae) in Pakistan // *Parasitology International.* 2022a. V. 90. P. 102608.
272. *Ru S.-S., Yang R.-J., Chen H.-X., et al.* Morphology, molecular characterization and phylogeny of *Bolbosoma nipponicum* Yamaguti, 1939 (Acanthocephala: Polymorphidae), a potential zoonotic parasite of human acanthocephaliasis // *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 2022b. V. 18. P. 212–220.
273. *Rubin M., Lamsdell J.C., Prendini L., Hopkins M.J.* Exocuticular hyaline layer of sea scorpions and horseshoe crabs suggests cuticular fluorescence is plesiomorphic in chelicerates // *Journal of Zoology.* 2017. V. 303. № 4. P. 245–253.
274. *Saccà A., Strüder-Kypke M.C., Lynn D.H.* Redescription of *Rhizodomus tagatzii* (Ciliophora: Spirotrichea: Tintinnida), Based on Morphology and Small Subunit Ribosomal RNA Gene Sequence // *Journal of Eukaryotic Microbiology.* 2012. V. 59. № 3. P. 218–231.
275. *Schmidt-Rhaesa A., Bartolomaeus T., Lemburg C., et al.* The position of the Arthropoda in the phylogenetic system // *Journal of Morphology.* 1998. V. 238. P. 263–285.
276. *Scholtz G.* The Articulata hypothesis – or what is a segment? // *Organisms Diversity & Evolution.* 2002. V. 2. № 3. P. 197–215.
277. *Scholtz G.* Segmentation: a zoological concept of seriality // *Cellular Processes in Segmentation.* Ed. Chipman A. CRC Press. Boca Raton: Taylor & Francis Group. 2020. 314 p.
278. *Schopf J.W., Kudryantsev A.B.* Three-dimensional Raman imagery of precambrian microscopic organisms // *Geobiology.* 2005. V. 3. P. 1–12.
279. *Schopf J.W., Kudryavtsev A.B.* Three-dimensional Raman imaging of Precambrian microfossils Three-dimensional Raman imagery of precambrian microscopic organisms // *Geobiology.* 2005. V. 3. P. 1–12.
280. *Schram F.R.* Pseudocelomates and a nemertine from the Illinois Pennsylvanian // *Journal of Paleontology.* 1973. V. 47. № 5. P. 985–989.

281. *Selifonova Z.P.* Outbreaks of Alien Tintinnid Ciliates *Rhizodorus tagatzi* Strelkow & Wirketis, 1950 and *Amphorellopsis acuta* (Schmidt, 1902) (Ciliophora, Tintinnida) in the Port of Taman, Black Sea // Russian Journal of Marine Biology. 2024. V. 50. № 6. P. 335–341.
282. *Servais T., Mette W.* The messaoudensis^tridum acritarch assemblage (Ordovician: late Tremadoc-early Arenig) of the Barriga Shale Formation, Sierra Morena (SW-Spain) // Review of Palaeobotany and Palynology. 2000. V. 113. P. 145–163.
283. *Shan L., Harvey T.H.P., Yan K., et al.* Palynological recovery of small carbonaceous fossils (SCFs) indicates that the late Cambrian acritarch Goniomorpha Yin 1986 represents the teeth of a priapulid worm // Palynology. 2023. V. 47. № 3. P. 2157504.
284. *Shao T.-Q., Liu Y.-H., Wang Q., et al.* New material of the oldest known scalidophoran animal *Eopriapulites sphinx* // Palaeoworld. 2016. V. 25. № 1. P. 1–11.
285. *Shao T.Q., Wang Q., Liu Y.H., et al.* A new scalidophoran animal from the Cambrian Fortunian Stage of South China and its implications for the origin and early evolution of Kinorhyncha // Precambrian Research. 2020. V. 349. P. 105616.
286. *Shcherbakov D.E.* Ecdysozoa are descendants of Articulata // Invertebrate Zoology. 2025. V. 22. № 1. P. 168–177.
287. *Shu D., Conway Morris S., Han J., et al.* Multi-jawed chaetognaths from the Chengjiang Lagerstätte (Cambrian, Series 2, Stage 3) of Yunnan, China // Palaeontology. 2017. V. 60. P. 763–772.
288. *Shu D.G., Luo H.L., Conway Morris S., et al.* Lower Cambrian vertebrates from South China // Nature. 1999. V. 402. № 6757. P. 42–46.
289. *Silva-Briano M., Martínez-Hernández S.L., Adabache-Ortíz A., et al.* Ultrastructural analysis and identification of membrane proteins in the free-living amoeba *Diffugia corona* // Biocell. 2007. V. 31. № 2. P. 225–228.
290. *Slater B.J.* Cambrian ‘sap-sucking’ molluscan radulae among small carbonaceous fossils (SCFs) // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2023. V. 290. № 1995. P. 20230257.
291. *Slater B.J.* Cambrian carbonaceous protoconodonts and the early fossil record of the Chaetognatha // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2025. V. 292. № 2041. P. 20242386.
292. *Slater B.J., Bohlin M.S.* Animal origins: The record from organic microfossils // Earth-Science Reviews. 2022. V. 232. P. 104107.

293. Slater B.J., Harvey T.H.P., Guilbaud R., J. B.N. A cryptic record of Burgess Shale-Type diversity from the Early Cambrian of Baltica // *Palaeontology*. 2017. V. 60. № 1. P. 117–140.
294. Slater B.J., Harvey T.P., Butterfield N.J. Small carbonaceous fossils (SCFs) from the Terreneuvian (Lower Cambrian) of Baltica // *Palaeontology*. 2018a. V. 61. № 3. P. 417–439.
295. Slater B.J., Willman S. Early Cambrian small carbonaceous fossils (SCFs) from an impact crater in western Finland // *Lethaia*. 2019. V. 52. № 4. P. 570–582.
296. Slater B.J., Willman S., Budd G.E., Peel J.S. Widespread preservation of small carbonaceous fossils (SCFs) in the early Cambrian of North Greenland // *Geology*. 2018b. V. 46. № 2. P. 107–110.
297. Smith M.R., Caron J.B. *Hallucigenia*'s head and the pharyngeal armature of early ecdysozoans // *Nature*. 2015. V. 523. № 7558. P. 75–78.
298. Smith M.R., Harvey T.H.P., Butterfield N.J. The macro- and microfossil record of the Cambrian Priapulid *Ottoia* // *Palaeontology*. 2015. V. 58. № 4. P. 705–721.
299. Smith M.R., Ortega-Hernández J. *Hallucigenia*'s onychophoran-like claws and the case for Tactopoda // *Nature*. 2014. V. 514. P. 363–366.
300. Sørensen M., Pardos F. Kinorhynch systematics and biology-an introduction to the study of kinorhynchs, inclusive identification keys to the genera // *Meiofauna Marina*. 2008. V. 16. P. 21–73.
301. Steiner M., Hu S.X., Liu J., Keupp H. A new species of *Hallucigenia* from the Cambrian Stage 4 Wulongqing Formation of Yunnan (South China) and the structure of sclerites in lobopodians // *Bulletin of Geosciences*. 2012. V. 87. P. 107–124.
302. Steiner M., Li G., Qian Y., Zhu M. Lower Cambrian Small Shelly Fossils of northern Sichuan and southern Shaanxi (China), and their biostratigraphic importance // *Geobios*. 2004. V. 37. P. 259–275.
303. Stieglitz C.L. *Catalogus Cochlidvm Atqve Concharvm, Symmo Stvdio Collectarvm*. Verlag nicht ermittelbar. 1772. 61 p.
304. Sun Z., Zeng H., Zhao F. Occurrence of the hurdiid radiodont Cambroraster in the middle Cambrian (Wuliuan) Mantou Formation of North China // *Journal of Paleontology*. 2020. V. 94. № 5. P. 881–886.
305. Sun Z., Zhao F., Zeng H., et al. The middle Cambrian Linyi Lagerstätte from the North China Craton: a new window on Cambrian evolutionary fauna // *Natl Sci Rev*. 2022. V. 9. № 7. P. nwac069.

306. *Szaniawski H.* New evidence for the protoconodont origin of chaetognaths // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2002. V. 47. № 3. P. 405–419.
307. *Szaniawski H.* The Earliest Known Venomous Animals Recognized Among Conodonts // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2009a. V. 54. № 4. P. 669–676.
308. *Szaniawski H.* Fossil Chaetognaths from the Burgess Shale: A Reply to Conway Morris (2009) // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2009b. V. 54. № 2. P. 361–364.
309. *Taraschewski H.* Host-Parasite Interactions in Acanthocephala: a Morphological Approach // *Advances in Parasitology*. 2000. V. 41. P. 1–179.
310. *Telford M.J., Bourlat S.J., Economou A., et al.* The evolution of the Ecdysozoa // *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2008. V. 363. № 1496. P. 1529–1537.
311. *Thuesen E.V., Kogure K.* Bacterial Production of Tetrodotoxin in Four Species of Chaetognatha // *The Biological Bulletin*. 1989. V. 176. № 2. P. 191–194.
312. *Thuesen E.V., Kogure K., Hashimoto K., Nemoto T.* Poison arrow worms: A tetrodotoxin venom in the marine phylum Chaetognatha // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1988. V. 116. № 3. P. 249–256
313. *Toporski J., Dieing T., Hollricher O.* Confocal Raman Microscopy. Springer Series in Surface Sciences. Ed. Toporski J., Dieing T., Hollricher O. Berlin: Springer Cham. 2018. 596 p.
314. *Topper T., Betts M.J., Dorjnamjaa D., et al.* Locating the BACE of the Cambrian: Bayan Gol in southwestern Mongolia and global correlation of the Ediacaran–Cambrian boundary // *Earth-Science Reviews*. 2022. V. 229. P. 104017.
315. *Topper T.P., Skovsted C.B., Harper D.a.T., Ahlberg P.* A bradoriid and brachiopod dominated shelly fauna from the Furongian (Cambrian) of Västergötland, Sweden // *Journal of Paleontology*. 2016. V. 87. № 1. P. 69–83.
316. *Turk K.A., Pulsipher M.A., Mocke H., et al.* *Himatiichnus mangano* gen. et sp. nov., a scalidophoran trace fossil from the late Ediacaran of Namibia // *Royal Society Open Science*. 2024. V. 11. № 10. P. 240452.
317. *Tuxen S.L.* Taxonomists glossary of genitalia of insects. Copenhagen: Munksgaard. 1970. 362 p.
318. *Van Cleave H.J.* Some Host-Parasite Relationships of the Acanthocephala, with Special Reference to the Organs of Attachment // *Experimental Parasitology*. 1952. V. 1. № 3. P. 305–330.
319. *Vannier J.* Gut Contents as Direct Indicators for Trophic Relationships in the Cambrian Marine Ecosystem // *PLOS ONE*. 2012. V. 7. № 12. P. e52200.

320. *Vannier J.* The early Cambrian *Saccorhytus* is a non-feeding larva of a scalidophoran worm // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2024. V. 291. № 2036. P. 20241256.
321. *Vannier J., Calandra I., Gaillard C., Zylinska A.* Priapulid worms: Pioneer horizontal burrowers at the Precambrian-Cambrian boundary // *Geology*. 2010. V. 38. № 8. P. 771–714.
322. *Vannier J., Steiner M., Renvoise E., et al.* Early Cambrian origin of modern food webs: evidence from predator arrow worms // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2007. V. 274. № 1610. P. 627–633.
323. *Vinther J., Parry L.A.* Bilateral Jaw Elements in *Amiskwia sagittiformis* Bridge the Morphological Gap between Gnathiferans and Chaetognaths // *Current Biology*. 2019. V. 29. № 5. P. 881–888.E1.
324. *Vinther J., Parry L.A., Lee M., et al.* A fossilized ventral ganglion reveals a chaetognath affinity for Cambrian nectocaridids // *Science Advances*. 2025. V. 11. № 30. P. eadu6990.
325. *Vodička J., Mandab Š.* A taxonomical and statistical study of chitinozoan distribution across the lundgreni Event (Wenlock, Silurian) from the Prague Basin, Czech Republic: A specific pattern driven by ecological changes // *Marine Micropaleontology*. 2019. V. 149. P. 44–63.
326. *Voyta L.L., Golenishchev F.N., Tiunov M.* Far-Eastern grey voles *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) from Medvezhyi Klyk cave Late Pleistocene–Holocene deposits, Primorskii Kray, Russia // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2019. V. 323. № 3. P. 313–346.
327. *Walcott C.D.* Cambrian Geology and Paleontology II: Abrupt appearance of the Cambrian fauna on the North American continent // *Smithsonian Miscellaneous Collections*. 1910. V. 57. P. 1–16.
328. *Walcott C.D.* Cambrian Geology and Paleontology II: Middle Cambrian annelids // *Smithsonian Miscellaneous Collections*. 1911a. V. 57. P. 109–144.
329. *Walcott C.D.* Cambrian Geology and Paleontology II: Middle Cambrian Merostomata // *Smithsonian Miscellaneous Collections*. 1911b. V. 57. P. 17–40.
330. *Walcott C.D.* Addenda to descriptions of Burgess Shale fossils // *Smithsonian Miscellaneous Collections*. 1931. V. 85. P. 1–46.
331. *Wallace R.L., Ricci C., Melone G.* A cladistic analysis of pseudocoelomate (aschelminth) morphology // *Invertebrate Biology*. 1996. V. 115. № 2. P. 104–112.

332. Wang D., Qiang Y., Guo J., *et al.* Early evolution of the ecdysozoan body plan // eLife. 2024. V. 13. P. RP94709.
333. Wang D., Vannier J., Aria C., *et al.* Tube-dwelling in early animals exemplified by Cambrian scalidophoran worms // BMC Biology. 2021a. V. 19. № 243. P. 1–20.
334. Wang D., Vannier J., Martín-Durán J.M., *et al.* Preservation and early evolution of scalidophoran ventral nerve cord // Science Advances. 2025. V. 11. № 2. P. eadr0896.
335. Wang D., Vannier J., Schumann I., *et al.* Origin of ecdysis: fossil evidence from 535-million-year-old scalidophoran worms // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2019a. V. 286. № 1906. P. 20190791.
336. Wang W., Liang Y., Lyu Q., *et al.* Chitinozoans with “skirt”: Ultrastructure and palaeoecological implications of carina in Cyathochitina Eisenack, 1955 // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 2021b. V. 570. P. 110348.
337. Wang X.-F., Stouge S., Maletz J., *et al.* Correlating the global Cambrian–Ordovician boundary: Precise comparison of the Xiaoyangqiao section, Dayangcha, North China with the Green Point GSSP section, Newfoundland, Canada // Palaeoworld. 2019b. V. 28. № 3. P. 243–275.
338. Webster B.L., Copley R.R., Jenner R.A., *et al.* Mitogenomics and phylogenomics reveal priapulid worms as extant models of the ancestral Ecdysozoan // Evol Dev. 2006. V. 8. № 6. P. 502–510.
339. Werner G., Jürgen T. Insects – successful models of evolution. Heidelberg: Springer Berlin. 2025. 230 p.
340. Wernström J.V., Slater B.J., Sørensen M.V., *et al.* Geometric morphometrics of macro- and meiofaunal priapulid pharyngeal teeth provides a proxy for studying Cambrian “tooth taxa” // Zoomorphology. 2023. V. 142. P. 411–421.
341. Wiemann J., Briggs D.E.G. Raman spectroscopy is a powerful tool in molecular paleobiology: An analytical response to Alleen *et al.* (<https://doi.org/10.1002/bies.202000295>) // BioEssays. 2022. V. 44. № 2. P. 2100070.
342. Wiemann J., Crawford J.M., Briggs D.E.G. Phylogenetic and physiological signals in metazoan fossil biomolecules // Science Advances. 2020. V. 6. № 28. P. eaba6883.
343. Wiemann J., Fabbri M., Yang T.R. Fossilization transforms vertebrate hard tissue proteins into N-heterocyclic polymers // Nature communications. 2018. V. 9. P. 4741.
344. Wiemann J., Menéndez I., Crawford J.M., *et al.* Fossil biomolecules reveal an avian metabolism in the ancestral dinosaur // Nature. 2022. V. 606. № 7914. P. 522–526.

345. Wierzbowski H., Błazejowski B. Chaetognath grasping spines from the Devonian of Poland: their structure and geochemistry // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2023. V. 68. № 1. P. 103–116.
346. Willman S., Slater B.J. Late Ediacaran organic microfossils from Finland // *Geological Magazine*. 2021. V. 158. № 12. P. 2231–2244.
347. Wolf Y.I., Rogozin I.B., Koonin E.V. Coelomata and not Ecdysozoa: evidence from genome-wide phylogenetic analysis // *Genome Res*. 2004. V. 14. № 1. P. 29–36.
348. Wu Y., Liu C., Wu Y., et al. A reappraisal of the early Cambrian artiopod *Acanthomeridion serratum* reveals cephalic appendages specialized for durophagy // *Journal of the Geological Society*. 2025. V. 182. № 4. P. jgs2024–156.
349. Yamasaki H., Fujimoto S. Two new species in the *Echinoderes coulli* group (Echinoderidae, Cyclorhagida, Kinorhyncha) from the Ryukyu Islands, Japan // *ZooKey*. 2014. V. 382. P. 27–52.
350. Yamasaki H., Fujimoto S., Miyazaki K. Phylogenetic position of Loricifera inferred from nearly complete 18S and 28S rRNA gene sequences // *Zoological Letters*. 2015. V. 1. № 1. P. 18.
351. Yang B., Steiner M., Li G., Keupp H. Terreneuvian small shelly faunas of East Yunnan (South China) and their biostratigraphic implications // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2014. V. 398. P. 28–58.
352. Yang J., Ortega-Hernández J., Gerber S., et al. A superarmored lobopodian from the Cambrian of China and early disparity in the evolution of Onychophora // *PNAS*. 2015. V. 112. № 28. P. 8678–8683.
353. Yin Z., Sun W., Liu P., et al. Developmental biology of *Helicoforamina* reveals holozoan affinity, cryptic diversity, and adaptation to heterogeneous environments in the early Ediacaran Wengan biota (Doushantuo Formation, South China) // *Science Advances*. 2020. V. 6. № 24. P. eabb0083.
354. Yin Z., Sun W., Reitner J., Zhu M. New holozoans with cellular resolution from the early Ediacaran Weng'an Biota, SW China // *Journal of the Geological Society*. 2022. V. 179. № 4. P. 1–24.
355. Zacaï A., Vannier J., Lerosey-Aubril R. Reconstructing the diet of a 505-million-year-old arthropod: *Sidneyia inexpectans* from the Burgess Shale fauna // *Arthropod Structure & Development*. 2016. V. 45. № 2. P. 200–220.
356. Zang W.-L., Moczydlowska M., Jago J.B. Early Cambrian acritarch assemblage zones in South Australia and global correlation // *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists*. 2007a. № 33. P. 141–177.

357. *Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L.* Geometric morphometrics for biologists: a primer. San Diego: Elsevier Academic Press. 2004. 443 p.
358. *Zeng H., Liu Q., Zhao F., et al.* A Cambrian soft-bodied biota after the first Phanerozoic mass extinction // *Nature*. 2026. V. 651. № 8106. P. 679–687.
359. *Zhang H., Xiao S., Liu Y., , , et al.* Armored kinorhynch-like scalidophoran animals from the early Cambrian // *Scientific Reports*. 2015. V. 5. P. 16521.
360. *Zhao Q., Muhammad N., Chen H.-X., et al.* Morphological and genetic characterisation of *Centrorhynchus clitorideus* (Meyer, 1931) (Acanthocephala: Centrorhynchidae) from the little owl *Athene noctua* (Scopoli) (Strigiformes: Strigidae) in Pakistan // *Systematic Parasitolog*. 2020. V. 97. P. 517–528.
361. *Zhuravlev A.Y., Vintaned J.a.G., Liñán E.* The Palaeoscolecida and the evolution of the Ecdysozoa // *International Conference on the Cambrian Explosion, Proceedings. Palaeontographica Canadiana*. 2011. V. 31. P. 177–204.
362. *Zrzavý J., Mihulka S., Kepka P., et al.* Phylogeny of the Metazoa Based on Morphological and 18S Ribosomal DNA Evidence // *Cladistics*. 1998. V. 14. № 3. P. 249–285.