

УДК 562:551.72(470.11)

## БАЗАЛЬНЫЕ СТРУКТУРЫ ВЕНДСКИХ ОРГАНИЗМОВ: СОХРАННОСТЬ, СТРОЕНИЕ, МОРФОТИПЫ, ВОЗМОЖНЫЙ МОРФОГЕНЕЗ

© 2013 г. Е. А. Сerezникова

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: serezhnikova@paleo.ru

Поступила в редакцию 30.06.2011 г.

Принята к печати 20.12.2011 г.

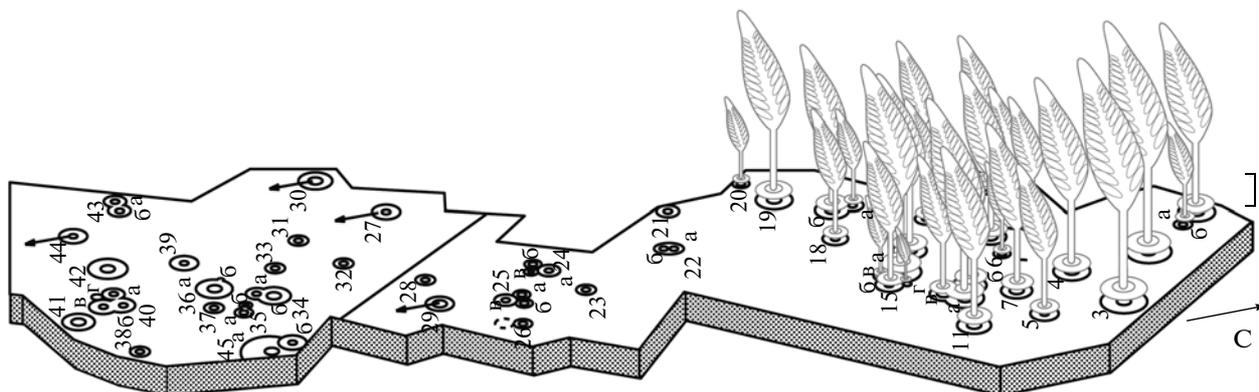
В результате исследований последних лет самые многочисленные в вендских ориктоценозах, “циклические” и радиальные фоссилии, составили сборную и проблематичную группу с сомнительной валидностью десятков родов и видов. Эта ситуация сложилась как следствие описания вариаций форм сохранности и обнаружения отпечатков прикрепительных дисков с аналогичной морфологией. Для выхода из этого положения предпринята попытка охарактеризовать основные морфотипы базальных структур на основании приемов системно-структурного анализа и обобщения известных ранее данных о тафономии и морфологии. Разнообразие морфотипов представлено в виде матричной таблицы, с основными линиями “Cyclomedusa” (диски) и “Hiemalora” (корнеподобные выросты), промежуточные ячейки заполнены переходными формами с учетом вероятной иерархичности и стратиграфической приуроченности. Реконструированы возможные морфогенетические (?) тренды в изменении базальных структур, сходные с преобразованиями корневой системы растений (или ее гомологов). Из зимнегорской свиты венда Архангельской области описан новый проблематичный бентосный организм – *Flavostratum incrustatum* gen. et sp. nov. – с базальной частью в форме пленки, инкрустирующей поверхность осадка.

DOI: 10.7868/S0031031X13030082

### ВВЕДЕНИЕ

В год двухсотлетнего юбилея Чарльза Дарвина акад. Б.С. Соколов напомнил, что палеонтология докембрия открыла удивительную ретроспективу докембрийской эволюции и истории жизни на Земле, но еще не ответила на вопросы о путях эволюции живых существ (Соколов, 2009). В этом контексте исследование нетривиальной эдиакарской “фауны” должно возбуждать особый интерес: большинство докембрийских форм настолько отличается от современных, что, с легкого пера А. Зейлахера, вендский период нередко сравнивают с миром другой планеты (Seilacher, 1989). Необычные для современных животных морфологические признаки и не характерные для фанерозоя формы сохранности вендских ископаемых позволяют весьма вольно подходить к реконструкции их облика и систематического положения. Легко проследить “метаморфозы” в интерпретации некоторых представителей эдиакарской “фауны” – от настоящих многоклеточных до простейших, лишайников, грибов и микробиальных колоний (напр., Glaessner, 1984; Seilacher, 1989; Grazhdankin, Gerdes, 2007). При реконструкции вендских организмов и их сообществ Зейлахер обратил внимание на самые характерные черты докем-

брийских обстановок: были описаны остатки бактериальных структур – биопленок, матов, устилавших поверхности дна вендских морей; именно эти структуры стабилизировали осадок и, возможно, были важным фактором для жизни и эволюции вендских организмов (Seilacher, 1989). Говоря об особенностях бентали позднедокембрийских морей, часто упоминают также низкую степень сортировки осадка, слабую переработку грунта донными организмами, следствием чего был резкий переход от аэрированной среды в толще воды к бескислородным обстановкам внутри осадка (напр., Gehling, 1999). Подобные условия, в целом, не характерны для обитания большинства современных эукариот; однако очень трудно обсуждать палеосообщества без некоторой “актуализации”. Интересной задачей поэтому представляется поиск закономерностей в системе “организм–субстрат” в вендских биотопах: очевидно, что фиксация на поверхности и взаимодействие с субстратом важны не только для выяснения морфологии и экологии прикрепленных организмов, но и для понимания структуры и развития геобиоценоза. Закономерности в системе “организм–субстрат” предпочтительнее искать на массовом материале из классических вендских местонахождений,



**Рис. 1.** Схематическая реконструкция поселения первовидных организмов с прикрепительными дисками. Плита с отпечатками *Ediacaria flindersi* Sprigg, 1947 происходит из верховской свиты верхнего венда Зимнего берега Белого моря. Масштабный отрезок 10 см.

именно прикрепительные органы наиболее многочисленны в вендских ориктоценозах и нередко они — единственные свидетельства жизни некогда пышных сообществ (рис. 1). Чаще всего эти структуры сохраняются *in situ*, что позволяет установить место организмов в биотопе, охарактеризовать изменения в сообществах, подобрать возможные параллели в фанерозое. По аналогии с современными формами, органы прикрепления древних макроорганизмов должны быть весьма точными маркерами экологических обстановок. Одним из перспективных подходов может стать исследование процессов формообразования прикрепительных органов — описание структурных элементов, их комбинаций, выделение на этой основе морфотипов, изучение стратиграфической и фациальной приуроченности этих морфотипов, а затем — построение рядов их изменчивости. Б.В. Преображенский (1982) блестяще показал преимущества такой методики, его работа о табулятоморфных кораллах и навела на мысль о приложении приемов системно-структурного анализа для уточнения морфологии и экологии вендских организмов. Следует признать, что рассматривать прикрепительные структуры в пределах единой группировки и строить при этом какие-либо ряды переходов не всегда корректно. Иногда мы лишь догадываемся, а иногда и вовсе ничего не знаем о строении вышерасположенных частей. С другой стороны, морфологическое разнообразие известных на сегодняшний день верхних частей не столь велико, а прикрепительные структуры весьма изменчивы. Кроме того, наши рассуждения не окажутся уж столь противоречивыми, если мы будем восстанавливать схему развития органа — в нашем случае органа прикрепления, как результат реализации в вендских обстановках неких общих стратегий формообразования.

### СИСТЕМАТИЗАЦИЯ “ЦИКЛИЧЕСКИХ ФОРМ”: КРАТКИЙ ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР

В изучении эдиакарской “фауны” видны две главные тенденции, которые обсуждают Б.В. Преображенский и И.С. Арзамасцев (1985), описывая ситуацию в изучении морфологии животных и растений в целом: (1) исследование деталей строения организмов, сопоставление этих деталей и их группировок для восстановления картины эволюционного развития мира; при этом считается *a priori*, что сходство форм определяется их родством и наоборот; (2) выяснение причинно-следственной природы морфологической изменчивости, установление границ морфологических модификаций; это направление (каузальное) связано с общей теорией формообразования, с теорией симметрии, с общей теорией систем, структурных уровней.

Как известно, эдиакарские “циклические” отпечатки удивительно похожи на ископаемых медуз из юры Золенгофена Германии. Поскольку не было сомнений в том, что золенгофенские отпечатки представляют собой остатки древних медуз, то и обнаруженные в середине XX в. в Австралии загадочные округлые фоссилии, *Ediacaria*, *Cyclomedusa*, *Protodipleurosoma* и др., также были интерпретированы как медузы. Причем сходство казалось настолько очевидным, что некоторые формы были включены Р. Сприггом в состав современных отрядов *Hydroidea*, *Trachylinae*, *Setaeostomeae* и т.д. (Sprigg, 1947, 1949). Действительно, на отпечатках легко угадываются “манубриум” и “гонады”, которые изображены на реконструкциях в процитированных выше работах. Повидимому, именно из-за внешнего морфологического сходства с медузами была установлена традиция — систематизировать эдиакарские орга-

низмы в пределах существующих типов, относить большинство из них к медузам, а поздний докембрий считать временем процветания кишечнополостных. Отражением этой концепции явилась фундаментальная работа М. Глесснера (Glaessner, 1984).

Новый подход к исследованию эдиакарской “фауны” зародился после обоснования акад. Соколовым в 1950-х годах терминального периода докембрия, венда, как особого этапа в истории Земли (Соколов, 1972, 1997), и открытия в 60–70-х гг. прошлого века новых богатейших местонахождений докембрийских организмов в Подолии и на побережье Белого моря (напр., Заика-Новацкий и др., 1968; Федонкин, 1985 и др.). Так, изучив морфологию “циклических форм”, В.С. Заика-Новацкий и В.М. Палий исключили их из состава известных классов кишечнополостных – по сравнению с современными животными вендские организмы кажутся слишком просто устроенными (Палий, 1976). При исследовании огромных коллекций разнородного беломорского материала М.А. Федонкин (1985) также пришел к выводу, что большая часть групп не находит себе места в современной системе кишечнополостных, поэтому возникла необходимость классифицировать вендский материал на иной основе, без прямого сопоставления с более поздними многоклеточными. Оказалось, что для вендских ископаемых наиболее объективным может быть проморфологический метод В.Н. Беклемишева (1964), основанный на учении о симметрии как наиболее универсальном методе архитектоники. В результате многие ранее выделенные таксоны были систематизированы по-новому, а некоторые бывшие пелагические организмы реконструированы как седентарные формы. Например, кишечнополостные, докембрийские *Radialia* по типу симметрии разделились на три группы: (1) с осью симметрии бесконечно большого порядка, (2) с конечным, но неопределенным числом радиальных элементов, (3) с жестко фиксированным порядком симметрии (Федонкин, 1985).

На основании изучения типов симметрии вендских организмов и комбинации морфологических признаков Ю.А. Гуреев (1987) предложил еще одну оригинальную систему “циклических форм”, выделив их в новый тип *Vendia* Gureev, 1985. Для таксономических построений он использовал ряд морфологических признаков, набор которых у циклических организмов весьма ограничен: форма тела (в плане – округлая, в разрезе – субцилиндрическая – полусферическая – ступенчато-коническая – уплощенная); концентрический рисунок; концентрическая зональность; центральный бугорок; радиальная морщинистость. В результате этого исследования циклические формы были разбиты на два класса – *Protocycloida* Gureev, 1987 и *Cyclozoa* Fedonkin,

1983, поделенные, в свою очередь, на отряды и семейства: это отразило понимание автором филогенеза нового типа *Vendia*.

Принципы структурной морфологии с учетом “триады” – филогенетической, функциональной и морфогенетической компонент – использовал Зейлахер (Seilacher, 1989). Согласно этим принципам, большинство вендских организмов следует рассматривать как результат неудавшегося эволюционного эксперимента: эдиакарские вендозои – обитатели своеобразных докембрийских обстановок – были устроены весьма экзотически, их тела состояли из “кирпичиков” – модулей. Зейлахер разделил всех вендозой на три группы: радиальные, биполярные и униполярные. Поскольку ротовых отверстий и пищеварительных каналов у вендозой не обнаружено, способ питания реконструирован как симбиотрофный, на основе фотосинтеза или хемосимбиоза. Большинство вендских организмов в этой интерпретации – вымершие гигантские многоядерные простейшие, причем некоторые формы несут черты сходства с представителями современной группы *Xenophyphoria* (Seilacher et al., 2003).

В последнее десятилетие выяснилось, что очень многие вендские циклические окаменелости представляют отпечатки прикрепительных дисков различных проблематичных организмов (Gehling et al., 2000; Сережникова, 2005а, б, 2007а, б; Hofmann et al., 2008 и др.). На основании исследования тафономических особенностей крупных выборок *Aspidella terranova* Billings, 1972 из местонахождений Авалонского п-ова Дж. Гелинг с соавторами (Gehling et al., 2000) предложили объединить почти все ранее выделенные таксоны с концентрическим строением в единственный род *Aspidella*, имеющий исторический приоритет.

Таким образом, в результате исследований последних лет “циклические” организмы стали сборной и проблематичной группой, а валидность более чем двух десятков их родов и видов оказалась весьма сомнительной. Кроме того, эти многочисленные фоссилии, считавшиеся раньше остатками целых животных, интерпретированы лишь как небольшие части организмов (прикрепительные образования). Это означает, что некоторые морфологические и таксономические построения, сделанные в результате анализа организации *Eoropita*, *Ediacaria*, *Cyclomedusa* и др., нужно рассматривать как-то иначе. Как известно, симметрия отдельных органов может сильно отличаться от симметрии организма в целом, а строение прикрепительных образований – мало говорить о строении организма. Очень разные существа часто имеют сходные прикрепительные адаптации и, наоборот, близкие формы могут сильно различаться по особенностям прикрепле-

ния к субстрату, поэтому нужно искать новые подходы к исследованию.

### “ЦИКЛИЧЕСКИЕ” ОТПЕЧАТКИ: АССОЦИАЦИИ С PETALONAMAE И ДРУГИМИ ОРГАНИЗМАМИ

Очевидно, что трудности в интерпретации “циклических” отпечатков возникают из-за разобщения организмов в процессе захоронения. Фоссилии, ассоциированные с прикрепительными дисками, сохраняются не очень часто, лишь на острове Ньюфаундленд их можно увидеть множество: это *Charniodiscus* с дисковидными органами прикрепления (напр., LaFlamme et al., 2004) и единичные *Primoscandelabrum* с ризоидоподобными (Hofmann et al., 2008). Отдельные, подробно сохранившиеся, отпечатки с дисковидными базальными структурами известны, например, из докембрийских отложений Великобритании, Чарнвуд (Ford, 1958, 1999; Wilby et al., 2011), России, Юго-Восточного Беломорья (Федонкин, 1985), Канады, территория Юкон, горы Вернеке (Narbonne, Hofmann, 1987) и десятки экземпляров из Австралии, хр. Флиндерс (Jenkins, Gehling, 1978; Glaessner, 1984). Следует отметить, что при описании рода *Charnia* Т. Форд (Ford, 1958) рассматривал эту форму как верхнюю часть *Charniodiscus*, но при детальном исследовании были установлены существенные отличия в морфологии этих двух родов (Jenkins, Gehling, 1978). Развитие прикрепительных дисков у *Charnia* в виде небольших лукович предполагалось в некоторых реконструкциях (Laflamme, Narbonne, 2008), и это подтвердили недавние находки в Чарнвуде (Wilby et al., 2011). Кроме того, возможно, прикрепительные диски были развиты и у других перовидных форм — *Rangea* и *Swartpuntia*, но в ассоциации с отпечатками они пока не найдены. Наконец, еще один своеобразный перовидный организм — *Rambikalbae* — с весьма неотчетливым луковичеобразным прикрепительным диском описан недавно в Австралии, хр. Флиндерс (Jenkins, Nedin, 2007).

Прикрепительные диски также были развиты у мешковидных организмов *Vaveliksia* (Федонкин, 1985), описанных в Подольском Приднестровье и в Юго-Восточном Беломорье (Иванцов и др., 2004). Разнообразные растительные формы и губкоподобные организмы биоты Миаохе Южного Китая также иногда сохраняются с прикрепительными структурами (напр., Xiao et al., 2002). Наконец, остатки прикрепительных дисков со стеблями, сдавленными или заполненными породой (без “перьев” или каких-либо других верхних частей), обнаружены во множестве в Юго-Восточном Беломорье (Сережникова, 2005б, 2007а).

Таким образом, организмы, у которых были развиты прикрепительные диски или которые можно ассоциировать с дисками, не отличаются особым разнообразием. Большинство из них принято включать в единую проблематичную группу *Petalonamae*, хотя недавние исследования показали существенные отличия в морфологии петалодиумов и петалоидов докембрийских “перьев”, что наводило на мысль о конвергентном развитии группы (Laflamme, Narbonne, 2008).

Ниже приведен список видов, описанных за годы исследования эдиакарской “фауны”, морфотип которых так или иначе может соответствовать морфотипу базальных структур (далеко не все перечисленные формы следует интерпретировать как органы прикрепления: сравнение морфологии остатков без восстановления тафономических переходов и онтогенеза для вендских форм не всегда убедительно; очень трудно доказать на разрозненных плоских циклических отпечатках, были ли они микробными колониями, поверхностями прикрепительных дисков или какими-либо другими организмами):

**(1) дисковидные “циклические”, в том числе и с радиальными структурами:** (?) *Paramedusium africanum* Gurich, 1930, *Beltanella gilesi* Sprigg, 1947, *Cyclomedusa davidi* Sprigg, 1947, *C. radiata* Sprigg, 1947, *Ediacaria flindersi* Sprigg, 1947, *Cyclomedusa gigantea* Sprigg, 1949, *Madigania annulata* Sprigg, 1949, *Medusina (Medusinites) asteroides* Sprigg, 1949, *M. (Medusinites) mawsoni* Sprigg, 1949, *Protoniobea wadea* Sprigg, 1949, *Tateana inflata* Sprigg, 1949, *Charniodiscus concentricus* Ford, 1958, *Cyclomedusa plana* Glaessner et Wade, 1966, *C. serebrina* Palij, 1969, *Medusinites patellaris* Sokolov, 1972, *Planomedusites grandis* Sokolov, 1972, (?) *Bronicella podolica* Zaika-Novatsky, 1976, *Tirasiana disciformis* Palij, 1976, *Cyclomedusa minuta* Fedonkin, 1979, *Paliella patelliformis* Fedonkin, 1980, (?) *Pomorja corolliformis* Fedonkin, 1980, *Cyclomedusa delicata* Fedonkin, 1981, *Nimbia occlusa* Fedonkin, 1981, *Irridinitus multiradiatus* Fedonkin, 1983, *Nimbia dniesteri* Fedonkin, 1983, *Spriggia (Madigania) annulata* Jenkins, 1984, *Evmiaksia aksionovi* Fedonkin, 1984, *Kaisalia mensae* Fedonkin, 1984, *Tirasiana cocarda* Bekker, 1985, *T. centralis* Bekker, 1985, (?) *Mawsonites randellensis* Sun, 1986, *Spriggia wadea* Sun, 1986, (?) *Nadalina yukonensis* Narbonne et Hofmann, 1987, *Glaessneria imperfecta* Gureev, 1987, *G. plana* Gureev, 1987, *Kaisalia levis* Gureev, 1987, (?) *Medusinites paliji* Gureev, 1987, *M. sokolovi* Gureev, 1987, *Nimbia paula* Gureev, 1987, *Pollukia serebrina* Gureev, 1987, *P. shulgae* Gureev, 1987, (?) *Sekwia kaptarenko* Gureev, 1987, *Vendella haelenicae* Gureev, 1987, *V. sokolovi* Gureev, 1987, (?) *Cyclomedusa cliffi* Boynton et Ford, 1995, *Askinica dimerus* Bekker, 1996, *Jampolium wyrzykowski* Bekker, 1996, *Medusinites applanatus* Bekker, 1996, *Garania petali* Bekker, 1996, *Barmia lobatus* Bekker, 1996;

(2) **дисковидные бирадиальные:** *Aspidella terranovica* Billings, 1872, *Protodipleurosoma wardi* Sprigg, 1949, *P. paula* Bekker, 1977, *P. rugulosum* Fedonkin, 1980, (?) *Sekwia excentrica* Hofmann, 1981, *Vendella larini* Gureev, 1987, *Anabylia improvisa* Vodanjuk, 1989, *Aspidella costata* Vodanjuk, 1989, *A. hatyspytia* Vodanjuk, 1989, *Protodipleurosoma asymmetrica* Bekker, 1996;

(3) **дисковидные радиальные с элементами “цикличности”:** *Mawsonites spriggi* Glaessner et Wade, 1966, *Eoporpita medusa* Wade, 1972, *Bonata septata* Fedonkin, 1980, *Elasenia asevae* Fedonkin, 1983, *E. uralica* Bekker, 1996;

(4) **дисковидные 3–4–...-многолопастные:** (?) *Triforillonia costellae* Gehling, Narbonne et Anderson, 2000, *Conomedusites lobatus* Glaessner et Wade, 1966, (?) *Staurinidia crucicula* Fedonkin, 1985, *Inaria karli* Gehling, 1988;

(5) **дисковидные радиальные с элементами симметрии другого порядка:** (?) *Rugoconites enigmaticus* Glaessner et Wade, 1966, (?) *R. tenuirugosus* Wade, 1972, *Palaeophragmodictya reticulata* Gehling et Rigby, 1996, *P. spinosa* Serezhnikova, 2007;

(6) **дисковидные “бесструктурные”:** *Flavostratum incrustatum* gen. et sp. nov.;

(7) **радиальные:** *Medusina filamentus* Sprigg, 1949, *Pseudorhizostomites howchini* Sprigg, 1949 (pars), *Pseudorhopilema chapmani* Sprigg, 1949, *Himelora (Pinegia) stellaris* Fedonkin, 1980, *H. pleiomorphus* Vodanjuk, 1989.

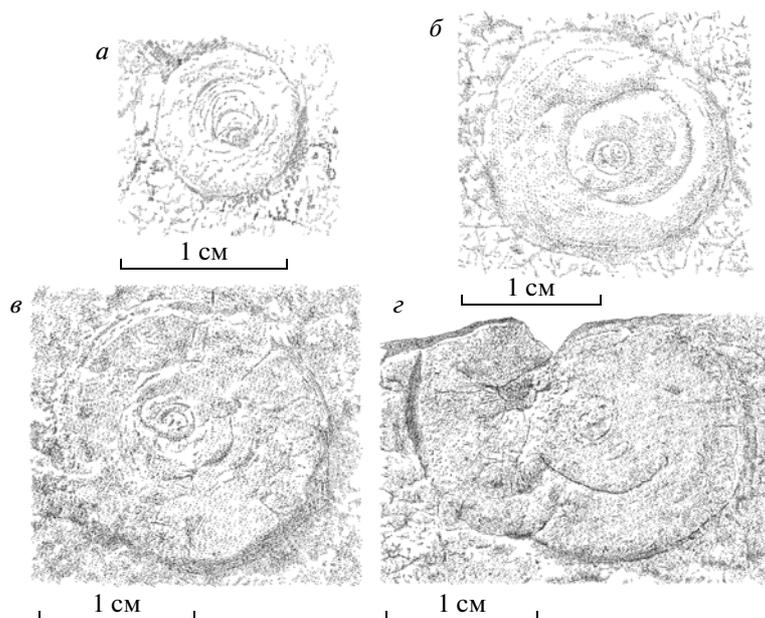
Таким образом, при относительно небольшом разнообразии представителей *Petalonamae* и других возможных “дискофорных” организмов, таксономическое разнообразие описанных таксонов вероятных отпечатков базальных структур (даже если далеко не все перечисленные формы окажутся таковыми) непомерно высоко.

#### МЕТОДИКА. ФОРМЫ СОХРАННОСТИ И СТРОЕНИЕ БАЗАЛЬНЫХ СТРУКТУР

Из-за значительной тафономической изменчивости вендских организмов их систематика сложна и запутана. Для преодоления подобного положения в палеоботанике С.В. Мейеном (1966) использовался метод монотопных рядов — рядов сохранности организмов из единого фоссиленосного слоя. Очевидно, что для обоснования достоверности реконструкций необходим массовый материал, который добывается в ходе широкомасштабных раскопок; на вендских местонахождениях эту методику впервые применил А.Ю. Иванцов в конце прошлого века. Раскопки больших поверхностей хороши тем, что можно подобрать целый ряд форм сохранности, а это особенно ценно для исследования неминерализованных остатков. В анатомии давно известна методика изготовления послойных тонких срезов замороженных органов

и организмов, по которым затем можно получить 3D-реконструкцию. Оказывается, что вендские остатки бывают фоссилизированы в виде своеобразных каменных “срезов”, по которым иногда удается составить представление об облике ископаемого (Сережникова, 2007а). Разница лишь в том, что реконструкция собирается не из одного организма, а из нескольких. Так, например, прикрепительный диск *Cyclomedusa* из верхневендских отложений Зимнего берега Белого моря, в зависимости от характера фоссилизации, либо округлый уплощенный с концентрическими бороздками, на отдельных экземплярах могут быть радиальные структуры, лишь изредка плоскость фоссилизации “пересекает” внутреннюю часть диска — в этом случае мы не видим концентрических областей — развиты лишь грубые радиальные складки, продолжающиеся в вышерасположенную часть стебля (рис. 2). Таким образом, наблюдаются признаки, характерные, по крайней мере, для трех родов вендских ископаемых. Эта иллюстрация подтверждает мнение Гелинга с соавторами из процитированной выше работы о значительной тафономической пластичности вендских фоссилий, а также наглядно демонстрирует опасность их классификации на основании единичных находок. Но можно ли сводить морфологическое разнообразие большинства дисков лишь к тафономическим вариациям?

Попробуем отделить тафономические артефакты от морфологических признаков. Для анализа структуры объекта необходимо определить элемент и закон его комбинирования (Преображенский, 1982). Самыми очевидными элементами морфологии прикрепительных структур являются концентрические и радиальные структуры. По-видимому, они универсальны для большинства типов органов прикрепления, независимо от их формы. Радиальные структуры — это тонкие волосовидные тяжи, идущие вдоль ископаемых остатков; они могут сливаться и разрастаться, вплоть до образования корневых выростов (табл. I, фиг. 2, 5, см. вклейку). Концентрические области выглядят как широкие полосы, ограниченные тонкими тяжами; иногда в расположении этих структур наблюдается зональность — запись жизненных ритмов организма, может быть, в ряде случаев, в ответ на флуктуации среды (табл. I, фиг. 1, 4); по-видимому, основным структурным элементом здесь служит эластичная мембрана, разграничивающая примыкающие к ней области с разным давлением. Очевидно, что от характера расположения в пространстве основных структур и типа роста зависит форма прикрепительного органа. Так, при преимущественном развитии концентрических мембран получится диск, уплощенный в той или иной степени, а при разрастании радиальных элементов — система корневых выростов [два аналогичных краевых морфопр-



**Рис. 2.** Формы сохранности прикрепительных дисков *Cyclomedusa* – *Ediacaria*. Прорисовки образцов по фотографиям: *a* – экз. ПИН, № 3993/6586, *б* – экз. ПИН, № 3993/6597, *в* – экз. ПИН, № 3993/6599, *г* – экз. ПИН, № 3993/6605; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, зимнегорская свита.

странства типизирует Зейлахер при описании конкреций как самоорганизующихся систем – это дендриты и кольца Лизеганга (Seilacher, 2001)]. Помимо этих “чистых” вариантов вероятен и целый ряд промежуточных. Таким образом, теоретически предсказуем некоторый набор морфотипов базальных структур. Что можно видеть в реальности, на ископаемых остатках?

### МОРФОТИПЫ БАЗАЛЬНЫХ СТРУКТУР

В результате изучения прикрепительных адаптаций вендских организмов были охарактеризованы основные формы базальных структур (Сережникова, 2007б) и описаны разные способы закрепления организмов в субстрате. Согласно тафономическим наблюдениям и морфологическим особенностям, при жизни эти структуры располагались и на поверхности бактериальных матов, и в толще осадков, иногда довольно рыхлых. Благодаря накоплению нового материала предложенную ранее схему можно основательно детализировать. Как известно, при установлении жизненных форм растений принимается в расчет лишь совокупность взрослых особей, поскольку в онтогенезе жизненные формы могут изменяться (Биологический..., 1989). Поэтому при выделении морфотипов вендских базальных органов сначала следует учесть таксоны, описанные на массовом материале, которые легко интерпретировать именно как базальные структуры:

(1) *простые дисковидные*, *Aspidella*, *pars*, по данным Gehling et al., 2000, описаны на Авалонском п-ове о-ва Ньюфаундленд;

(2) *дисковидные с концентрическим строением*, незакономерным или упорядоченным, уплощенные в той или иной степени:

(а) *Aspidella*, *pars*, по данным Gehling et al., 2000, Авалонский п-ов о-ва Ньюфаундленд, формация Фермез (*Fermeuse*);

(б) *Ediacaria*, по данным Сережниковой, 2005б, Юго-Восточное Беломорье, верховская свита;

(3) *луковицеобразные с преимущественным развитием радиальных структур*:

(а) *Inaria carli* Gehling, 1988, Южная Австралия, кварциты Паунд (*Paund*); были интерпретированы как кишечнополостные уровня актиний (Gehling, 1988);

(б) “*Inaria*” *limicola*, по данным Grazhdankin, 2000, Юго-Восточное Беломорье, лямицкая свита; были интерпретированы как инфантные губки;

(4) *дисковидные с массивными радиальными выростами, не выходящими за пределы диска*, e.g., *Eoropita* Wade, 1972, Южная Австралия, кварциты Паунд (*Paund*), были интерпретированы как медузы;

(5) *дисковидные с длинными радиальными выростами, располагающимися вдоль поверхности осадка*, e.g. *Niemalora pleiomorphus* Vodanjuk, 1989, *pars* (интерпретированы автором как медузы), *Niemalora*, *pars*, по данным Сережниковой, 2005а;

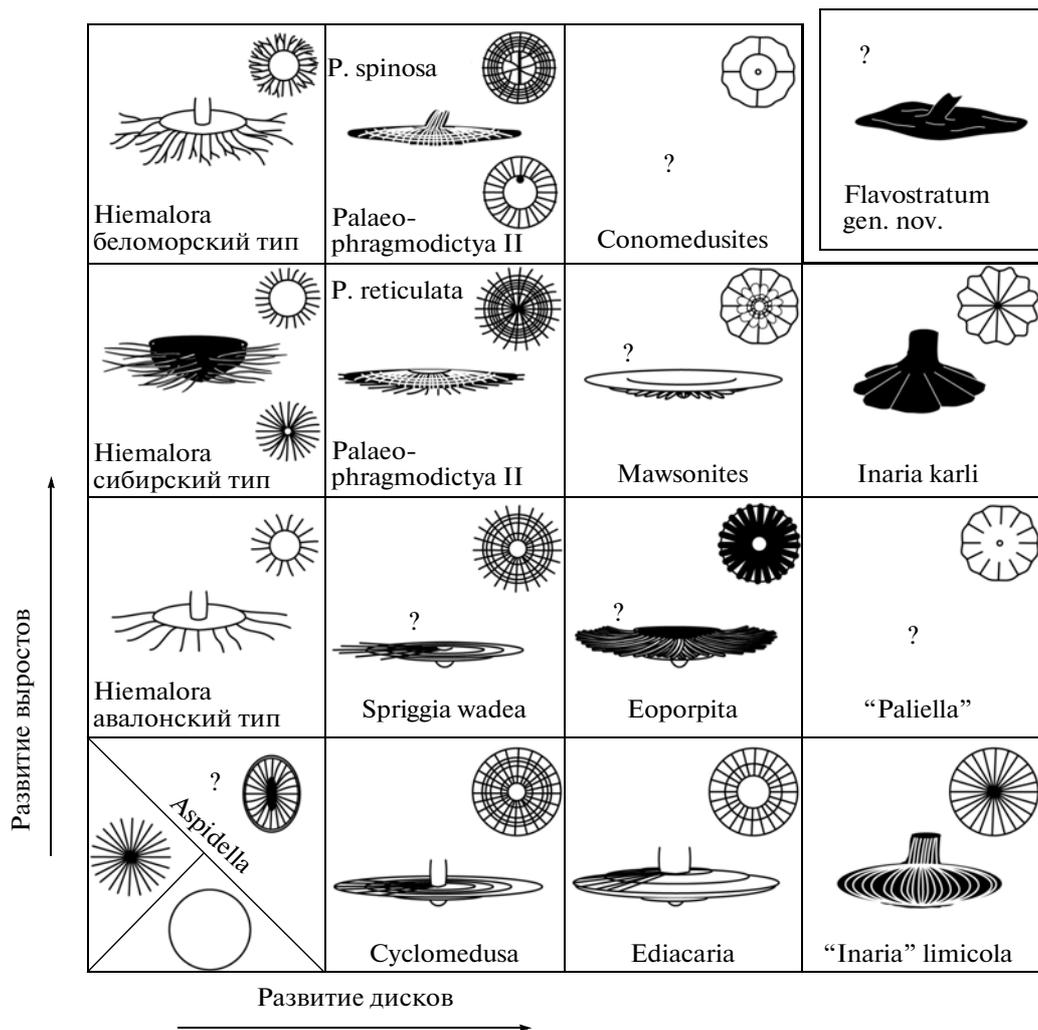


Рис. 3. Основные морфотипы вендских прикрепительных структур.

Оленекское поднятие Сибирской платформы, хатыспытская свита; *Primocandelabrum hiemalogramum* Hofmann, O'Brian et King, 2008 = *Hiemalora*, pars, п-ов Бонависта о-ва Ньюфаундленд, группы Концепшн (Conception) и Сейнт-Джонс (St. John's);

(6) *дисковидно-конусовидные с удлиненными радиальными выростами, уходящими вглубь осадка*, *Hiemalora pleiomorphus* Vodanjuk, 1989, pars (интерпретированы автором как медузы), *Hiemalora*, pars, по данным Сережниковой, 2005а; Оленекское поднятие Сибирской платформы, хатыспытская свита;

(7) *полусферические, с разнообразными скелетными элементами – радиальными игловидными и ретикулярными*, *Palaeophragmodictya reticulata* Gehling et Rigby, 1989, Южная Австралия, кварциты Паунд (Paund), были интерпретированы как губки; *Palaeophragmodictya spinosa* Serezhnikova,

2007; Юго-Восточное Беломорье, верховская свита;

(8) *уплощенные бесструктурные диски-пленки*, *Flavostratum incrustatum* gen. et sp. nov., Юго-Восточное Беломорье, зимнегорская свита.

Исчерпывается ли все разнообразие планов строения лишь приведенными формами? Попробуем расположить названные выше морфотипы в ячейках матрицы, где вдоль горизонтальной оси будут формы с преимущественным развитием дисков, а вдоль вертикальной – с корневыми выростами: это две линии “чистых” форм (рис. 3). Очевидно, что расположение должно подчиняться общим представлениям об иерархичности объектов одного ряда, например, возможности преобразования формы более низкого уровня в более высокий и т.д. Так, в первом вертикальном столбце наиболее вероятно сначала ожидать появления радиальных отростков в плоскости, далее проникновения этих отростков на глубину, а затем их

**Таблица 1.** Измерения *Flavostratum incrustatum* gen. et sp. nov.

№ п/п	№ образца	d, см	D, см	d/D
1	3993/6609	1.7	5.4	0.31
2	3993/6618	0.6	3.1	0.20
3	3993/6619	0.9	3.4	0.26
4	3993/6621	1.0	4.4	0.23
5	3993/9473	0.8	3.9	0.21
6	3993/6623	1.0	5.3	0.19
7	3993/6624	1.2	5.6	0.21
8	3993/6625	1.1	4.3	0.26
9	3993/6626	0.7	4.3	0.16
10	3993/6628	0.4	2.9	0.14
11	3993/6629	1.5	4.8	0.31
12	3993/6630	1.9	6.1	0.31
13	3993/6631	2.2	6.1	0.36
14	3993/6632 (голотип)	1.4	7.8	0.18

D — диаметр отпечатка, d — диаметр центральной части отпечатка.

разрастания и ветвления. В первом горизонтальном ряду сначала должны появиться нерегулярные концентрические формы, строение которых постепенно будет упорядочиваться: подобная тенденция в развитии циклических форм предполагается, например, в построениях Федонкина (1985) и Гуреева (1987). Для промежуточных ячеек выберем морфотипы с преобладающими для данного уровня признаками, в результате этих несложных комбинаций получатся параллельные ряды с определенным структурным шагом. Пустующие ячейки заполним реально описанными формами, которые могли бы соответствовать обозначенным трендам. Следует оговориться, что большинство из подбираемых на свободные места форм не были интерпретированы как прикрепительные диски. Например, *Mawsonites spriggi* Glaessner et Wade, 1966 из кварцитов Паунд Южной Австралии очень напоминает *Eoropita medusa* Wade, 1972, с той разницей, что его радиальные выросты в периферических частях сливаются в крупные лопасти, а диск более массивный. Аналогичные сравнения и преобразования проведем для других групп — матрица заполнилась некими формальными таксонами. Таким образом, мы получили целый ряд таксонов, а поскольку мы имеем дело лишь с фрагментами организмов, при их описании разумно применять принципы формальной номенклатуры, как это было сделано с палеоботаническими объектами (Мейен, 1966). Быть может в дальнейшем удастся собрать более “естественные” систематические группировки — сейчас в большинстве случаев это невозможно из-за неполноты данных.

При анализе матрицы морфотипов (рис. 3) оказалось, что наиболее простые и наименее раз-

нообразные прикрепительные органы встречаются в авалонских последовательностях, средние ряды занимают сибирские формы, а наиболее сложные и разнообразные — эдиакарские и беломорские. Таким образом, в развитии прикрепительных органов седентарного бентоса из вендских отложений разных регионов мира удается реконструировать морфогенетические (?) тренды на протяжении сравнительно небольшого интервала времени (существование эдиакарской “фауны” — 575–542 млн. лет), что может существенно повысить биостратиграфический потенциал этих ископаемых остатков.

## СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

### ТИП INCERTAE SEDIS

#### Род *Flavostratum* Serezhnikova, gen. nov.

**Название рода** от *flavus* *лат.* — желтый и *stratum* *лат.* — слой (цвет продуктивного слоя в вендских отложениях зимнегорской свиты Зимнего Берега Белого моря).

**Типовой вид** — *Flavostratum incrustatum* sp. nov.

**Диагноз.** Проблематичные донные организмы, базальная часть которых имеет форму пленки, инкрустирующей поверхность субстрата. Располагаются чаще поодиночке, не образуя крупных скоплений. Сохраняются в виде низкорельефных, позитивных отпечатков прикрепительного диска с двухзональным строением — центральной части, округлой, в некоторых случаях с концентрическим строением, и периферической, с изометрическими очертаниями и неотчетливыми внешними границами.

**Видовой состав.** Типовой вид.

**Сравнение.** От описанных в вендских отложениях прикрепительных органов отличается расплывчатой формой, изометрическими контурами диска, отсутствием четких внешних границ, радиальных и концентрических структур в периферической части.

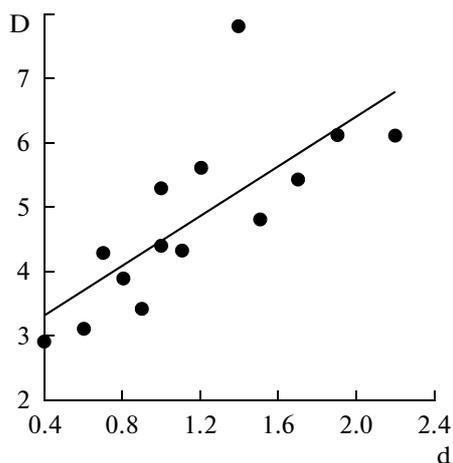
#### *Flavostratum incrustatum* Serezhnikova, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1–5 (см. вклейку)

**Название вида** от *incrusto* *лат.* — покрывать корой, слоем, облицовывать.

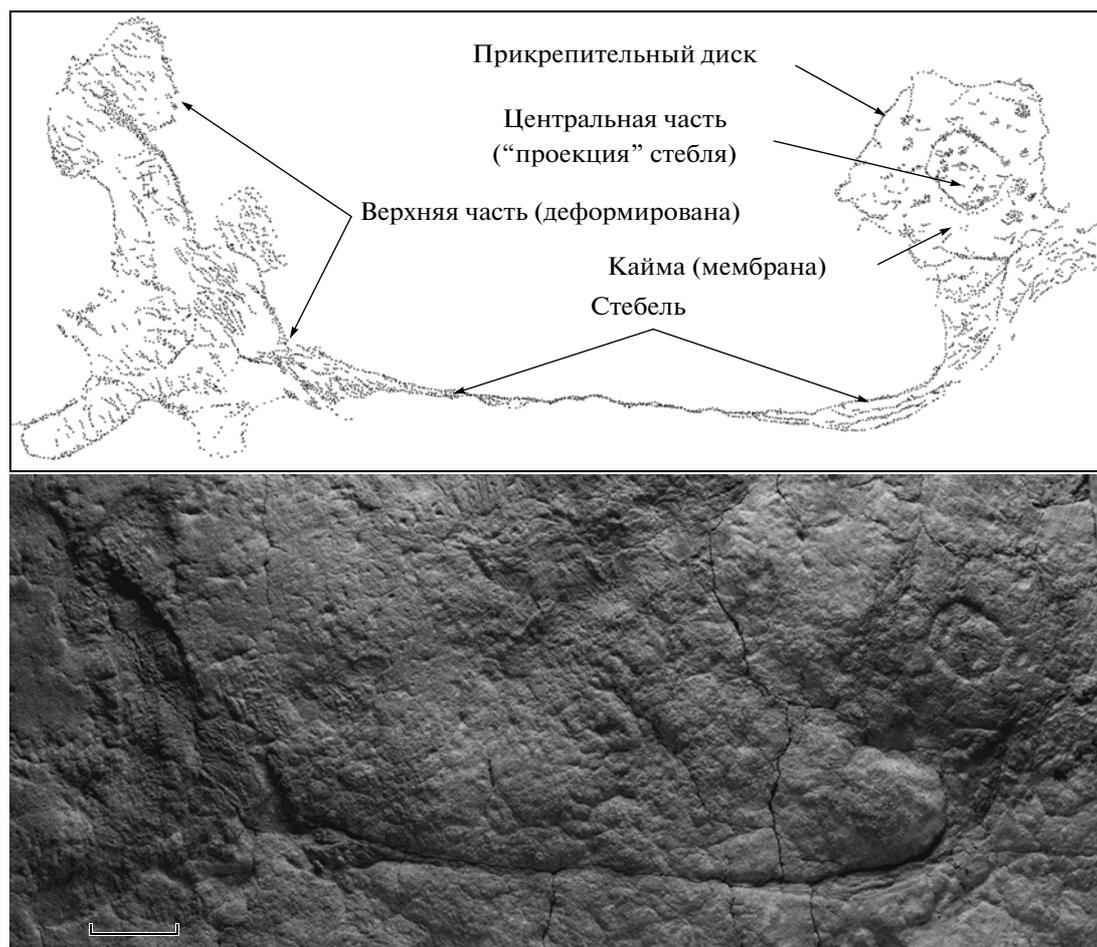
**Голотип** — ПИН, № 3993/6632; Архангельская область, Зимний берег Белого моря; верхний венд, зимнегорская свита.

**Описание.** Прикрепительные диски некрупных размеров, до 8 см в диаметре, чаще около 4 см (см. табл. 1), имеют форму инкрустирующей эластичной пленки с неровными изометрическими краями, иногда сливающимися с поверхностью вмещающего осадка. Нижняя часть диска обладает двухзональным строением. Внутренняя



**Рис. 4.** Диаграмма рассеяния параметров *Flavostratum incrustatum* gen. et sp. nov., где D – диаметр отпечатка, d – диаметр внутренней зоны.

область примерно в два–три раза меньше внешней (см. табл. 1 и рис. 4), округлая, иногда овальная или изометрическая, с четкими внешними контурами, изредка с незакономерными концентрическими структурами, расположенными на расстоянии около 1 мм и меньше друг от друга; чаще сохраняется в позитивном рельефе; в случае обратного рельефа выглядит как неглубокая воронка (фрагмент вышерасположенного стебля), иногда со множеством мелких структур вдоль внешней границы. Периферическая область отличается от поверхности осадка гладким рельефом, почти плоская, незакономерно изометрических очертаний, иногда округлая, чаще вытянутая вдоль произвольных горизонтальных осей – одной, двух или нескольких, внешние контуры иногда расплывчаты, какие-либо структуры на поверхности незаметны. Очень редко сохраняется верхняя часть – относительно длинный стебель с тонкими вертикальными тяжами и верхняя часть проблематичного облика – в виде смятых неотчетливых мешковидных (?) выростов (рис. 5).



**Рис. 5.** *Flavostratum incrustatum* gen. et sp. nov. и его схематическая прорисовка; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, зимнегорская свита.

Материал. Кроме голотипа, паратипы ПИН, №№ 3993/6609, 6618, 6619, 9473, 6621–6631, 9470 из типового местонахождения (сборы А.Ю. Иванцова и автора).

Искренняя признательность Б.С. Соколову, М.А. Федонкину, А.Ю. Иванцову (ПИН РАН) за предоставленный в распоряжение уникальный материал и консультации, А.Г. Пономаренко за обсуждение рукописи, А.В. Мазину за фотосъемку образцов. Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ, проекты №№ 08-05-00801, 11-05-00960, программы Научные школы Российской Федерации НШ-5191.2012.5.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. М.: Наука, 1964. 432 с.
- Биологический энциклопедический словарь. 2-е изд. / Ред. М.С. Гиляров. М.: Сов. энциклопедия, 1989. 864 с.
- Гуреев Ю.А.* Морфологический анализ и систематика вендиат. Киев: ИГН АН УССР, 1987. 54 с.
- Заика-Новацкий В.С., Великанов В.А., Коваль А.П.* Первый представитель эдиакарской фауны в венде Русской платформы // Палеонтол. журн. 1968. № 2. С. 132–134.
- Иванцов А.Ю., Малаховская Я.Е., Серезникова Е.А.* Некоторые проблематики из вендских отложений Юго-Восточного Беломорья // Палеонтол. журн. 2004. № 1. С. 3–9.
- Мейен С.В.* Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение). М.: Наука, 1966. 184 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 150).
- Палий В.М.* Остатки бесскелетной фауны и следы жизнедеятельности из отложений верхнего докембрия и нижнего кембрия Подолии // Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской платформы. Киев: Наук. думка, 1976. С. 63–77.
- Преображенский Б.В.* Морфология и палеоэкология табулятоморфных кораллов. М.: Наука, 1982. 157 с.
- Преображенский Б.В., Арзамасцев И.С.* Жизненные формы колониальных склерактиний // Палеонтол. журн. 1985. № 4. С. 5–11.
- Серезникова Е.А.* Новая интерпретация ископаемых отпечатков *Nemaloga* из вендских отложений Оленекского поднятия (северо-восток Сибирской платформы) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2005а. Т. 80. Вып. 3. С. 26–32.
- Серезникова Е.А.* Вендские эдиакарии Зимнего берега Белого моря: новые находки и новые реконструкции // Палеонтол. журн. 2005б. № 4. С. 46–55.
- Серезникова Е.А.* *Palaeophragmodictya spinosa* sp. nov. – новый билатеральный седентарный организм из венды Юго-Восточного Беломорья // Палеонтол. журн. 2007а. № 4. С. 16–24.
- Серезникова Е.А.* Прикрепительные диски вендских организмов как симбиотрофные структуры // Рассвет и закат вендской (эдиакарской биоты). Происхождение современной биосферы. Труды Междунар. конф. по проекту 493 МПГК, 20–31 августа 2007 г. / Ред. М.А. Семихатов. М.: ГЕОС, 2007б. С. 28–33.
- Соколов Б.С.* Вендский этап в истории Земли // XXIV сессия МГК. Доклады сов. геологов. 1972б. С. 114–124.
- Соколов Б.С.* Очерки становления венды. М.: КМК, 1997. 154 с.
- Соколов Б.С.* Биохроностратиграфия и эволюция биосферы. К 200-летию стратиграфической палеонтологии // Палеонтология и совершенствование стратиграфической основы геологического картографирования. Тез. докл. LV сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб., 2009. С. 3–8.
- Федонкин М.А.* Систематическое описание вендских Metazoa // Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование. Т. 1. Палеонтология. М.: Наука, 1985. С. 70–106.
- Ford T.D.* Precambrian fossils from the Charnwood Forest // Proc. Yorkshire Geol. Soc. 1958. V. 31. Pt 3. P. 211–217.
- Ford T.D.* The Precambrian fossils of Charnwood Forest // Geology Today. 1999. V. 15. P. 230–234.
- Gehling J.G.* A cnidarian of actinian-grade from the Ediacaran Pound Subgroup, South Australia // Alcheringa. 1988. V. 12. P. 299–314.
- Gehling J.G.* Microbial mats in terminal Proterozoic siliciclastics: Ediacaran death masks // Palaios. 1999. V. 14. № 1. P. 40–57.
- Gehling J.G., Narbonne G.M., Anderson M.M.* The first named Ediacaran body fossil, *Aspidella terranovica* // Palaeontology. 2000. V. 43. Pt 3. P. 427–456.
- Glaessner M.F.* The Dawn of Animal Life. Cambridge: Univ. Press, 1984. P. 1–244.
- Grazhdankin D.V.* The Ediacaran genus *Inaria*: a taphonomic/morphodynamic analysis // N. Jb. Geol. Paläontol., Abh. 2000. V. 216. P. 1–34.
- Grazhdankin D., Gerdes G.* Ediacaran microbial colonies // Lethaia. 2007. V. 40. P. 201–210.
- Hofmann H.J., O'Brien S.J., King A.F.* Ediacaran biota on Bonavista peninsula, Newfoundland, Canada // J. Paleontol. 2008. V. 82. № 1. P. 1–36.
- Jenkins R.J.F., Gehling J.G.* A review of the frond-like fossils of the Ediacaran assemblage // Rec. S. Austral. Mus. 1978. V. 17. P. 347–359.
- Jenkins R.J.F., Nedin C.* The provenance and palaeobiology of a new multi-vened, chambered frondose organism from the Ediacaran (later Neoproterozoic) of South Australia // The Rise and Fall of the Ediacaran Biota / Eds. P. Vickers-Rich, P. Komarow. L., 2007. P. 195–222 (Geol. Soc. Spec. Publ. V. 286).
- Laflamme M., Narbonne G.M.* Ediacaran Fronds // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2008. V. 258. № 3. P. 162–179.
- LaFlamme M., Narbonne G.M., Anderson M.M.* Morphometric analysis of the Ediacaran frond *Charniodiscus* from the Mistaken Point Formation, Newfoundland // J. Paleontol. 2004. V. 78. № 5. P. 827–837.
- Narbonne G.M., Hofmann H.J.* Ediacaran biota of the Wearnecke Mountains, Yukon, Canada // Palaeontology. 1987. V. 30. P. 647–676.
- Seilacher A.* Vendozoa: organismic constructions in the Proterozoic biosphere // Lethaia. 1989. V. 22. P. 229–239.

*Seilacher A.* Concretion morphologies reflecting diagenetic and epigenetic pathways // *Sedimentary Geol.* 2001. № 143. P. 41–57.

*Seilacher A., Grazhdankin D., Legouta A.* Ediacaran biota: the dawn of animal life in the shadow of giant protists // *Palaeontol. Res.* 2003. V. 7. № 1. P. 43–54.

*Sprigg R.C.* Early Cambrian ? jellyfishes from the Flinders Ranges, South Australia // *Trans. Roy. Soc. S. Austr.* 1947. № 71. P. 221–224.

*Sprigg R.C.* Early Cambrian ? jellyfishes of Ediacara, South Australia, and Mount John, Kimberley District, Western Australia // *Trans. Roy. Soc. S. Austr.* 1949. № 73. P. 72–79.

*Serezhnikova E.A.* Vendian *Hiemalora* from Arctic Siberia reinterpreted as holdfasts of benthic organisms // *The Rise and Fall of the Ediacaran Biota* / Eds. P. Vickers-Rich, P. Komarow. L., 2007. P. 331–337 (*Geol. Soc. Spec. Publ.* V. 286).

*Wilby P.R., Carney J.N., Howe M.P.A.* A rich Ediacaran assemblage from eastern Avalonia: Evidence of early widespread diversity in the deep ocean // *Geology.* 2011. V. 39. № 7. P. 655–658.

*Xiao S., Yuan X., Steiner M., Knoll A.* Macroscopic carbonaceous compressions in a Terminal Proterozoic shale: a systematic reassessment of the Miaohu biota, South China // *J. Paleontol.* 2002. V. 76. № 2. P. 347–376.

### Объяснение к таблице I

Фиг. 1. *Cyclomedusa* sp., экз. ПИН, № 3993/6597; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, зимнегорская свита.

Фиг. 2. *Hiemalora pleiomorphus* Vodanjuk, 1989, экз. ПИН, № 3995/251 (кровля слоя); Северо-Восток Сибирской платформы, Оленекское поднятие; венд, хорбусуонкская серия, хатыспытская свита.

Фиг. 3. *Palaeorhagmodictya spinosa* Serezhnikova, 2007, экз. ПИН, № 4853/415; Архангельская обл., Онежский п-ов, р. Солза; верхний венд, верховская свита.

Фиг. 4. *Ediacaria flindersi* Sprigg, 1947, экз. ПИН, № 3993/5287; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, верховская свита.

Фиг. 5. *Hiemalora stellaris* Fedonkin, 1980, экз. ПИН, № 3993/8879; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, ергинская свита.

Фиг. 6. *Eooropita medusa* Wade, 1972, экз. ПИН, № 3993/6444; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд.

Масштабный отрезок 1 см.

### Объяснение к таблице II

Фиг. 1–5. *Flavostratum incrustatum* gen. et sp. nov.: 1 – экз. ПИН, № 3993/6618; 2 – экз. ПИН, № 3993/6619; 3 – экз. ПИН, № 3993/6623; 4 – экз. ПИН, № 3993/6621; 5 – голотип ПИН, № 3993/6632; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, зимнегорская свита.

Масштабный отрезок 1 см.

## Attachments of Vendian Fossils: Preservation, Morphology, Morphotypes and Possible Morphogenesis

E. A. Serezhnikova

A recent study has revealed the problematic nature of “cyclic” and “radial” fossils which represent a mixed group of organisms and are most abundant in the Vendian. As a result, the validity of dozens of genera and species has become ambiguous. The situation has emerged after descriptions of variation in fossil preservation and discovery of attachment discs which have the same morphology as “cyclic” and “radial” imprints. In this paper we attempt to describe basic morphotypes of the attachments using system-structural analysis and summarizing previously known taphonomic and morphological data. The morphotypes are arranged in a matrix table with basic lines such as “*Cyclomedusa*” (discs) and “*Hiemalora*” (rootlike offshoots). Members of main matrix points are selected according to the basic features of the attachment discs, a possible hierarchy of these objects and the stratigraphic position of the specimens. The reconstructed pattern (morphogenetic(?) trends) appears to be similar to that in the root system of plants (or homologous parts). *Flavostratum incrustatum* gen. et sp. nov., a new benthic organism with a substrate-encrusting filmlike attachment is described from the Zimnegory Formation (Upper Vendian of the Arkhangelsk Region).

**Keywords:** Precambrian, Vendian, Ediacaran biota, taphonomy, taxonomy

