

УДК 566:551.72(288.46)

НОВЫЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ВЕНДА БЕЛОГО МОРЯ, БЛИЗКИЕ К АСЦИДИЯМ

© 2012 г. М. А. Федонкин*, **, ***, П. Викерс-Рич*, ***, Б. Дж. Сволла****,
П. Траслер****, М. Холл****

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН,

**Геологический институт РАН,

*** Университет Монаш, Австралия,

**** Университет Вашингтона, США

e-mail: pat.rich@sci.monash.edu.au

Поступила в редакцию 21.04.2010 г.

Принята к печати 21.01.2011 г.

Два экземпляра, обнаруженные в позднепротерозойских мелководноморских отложениях венда северного побережья Онежского полуострова (Белое море, Россия), возможно, являются самыми древними остатками асцидий. Эти организмы, датированные примерно 555 млн. лет, и более молодые *Ausia* из группы Нама Юго-Западной Африки, вероятно, родственны беспозвоночным хордовым – оболочникам, которые по данным молекулярных исследований имеют весьма раннее происхождение.

ВВЕДЕНИЕ

В 1985 г. Г. Хан и Г. Пфлюг описали два новых рода многоклеточных – *Ausia* и *Kuibisia* – из позднепротерозойских кварцитов Квибис (*Kuibis*) группы Нама в Намибии (Hahn, Pflug, 1985). Экземпляры происходили с плато Фарм вблизи местонахождения Аус, которое известно множеством находок разнообразных неопротерозойских многоклеточных. Описанные новые формы имели небольшие размеры – видимая длина неполного фрагмента голотипа *Ausia fenestrata* – 7.5 см, а ширина – от 1.5 до 3 см.

В ходе полевых исследований вендских отложений на севере России, на р. Сюзьма Летнего берега Белого моря, западнее г. Архангельска, за последние 30 лет собраны богатые коллекции ископаемых мягкотелых многоклеточных (рис. 1). Два экземпляра, найденные в 1995 и 2003 гг., сходны в деталях строения с единственным образцом *Ausia* из группы Нама позднего неопротерозоя Намибии. В данной статье описаны новые ископаемые из России, обосновано предположение о возможном их родстве с туникатами – асцидиями, проведено сопоставление с другими группами животных.

ТИП CHORDATA

ПОДТИП UROCHORDATA

КЛАСС ASCIDIACEA

Помещение в класс *Ascidiacea* основано на том, что ископаемые организмы имеют сходную мешковидную структуру и регулярно перфорирован-

ные пояса, похожие на жаберный мешок современных туникат. Вдоль этих поясов расположены узкие продольные сосуды, что допускает сравнение организма с представителями подотряда *Phlebobranchia* отряда *Enterogona*.

СЕМЕЙСТВО AUSIIDAE HAHN ET PFLUG, 1985

Род *Burykhia* Fedonkin, Vickers-Rich, Swalla, Trusler et Hall, gen. nov.

Название рода в честь супругов Татьяны Андреевны и Тимофея Антоновича Бурых, жителей дер. Сюзьма, помогавших экспедиции.

Типовой вид – *Burykhia hunti* sp. nov.

Диагноз. Имеются отверстия вдоль поясов (возможно, больше всего похожие на продольные пояса, характерные для современных *Phlebobranchia*); эти отверстия четко отделены друг от друга плоскими участками почти равными “отверстиям” по размерам или несколько большими. “Отверстия” в поясах, расположены рядами, перпендикулярно к “продольным” поясам; недеформированные отверстия имеют эллиптическую форму. Имеются отчетливо выступающие продольные валики, вероятно, соответствующие бороздам в полости живого организма. “Продольные” валики сходятся в чередующемся порядке и в этом месте формируют зигзагообразный валик, вероятно, отвечающий эндостилу животного. Организм в целом имеет мешковидное строение, он, по-видимому, был одиночным, а не колониальным.

Видовой состав. Типовой вид.

С р а в н е н и е. *Burykhia* значительно крупнее *Ausia* (табл. I, фиг. 1–3), у *Ausia* гребни между отдельными поясами не очень выражены, тогда как у *Burykhia* они совершенно отчетливы; “отверстия” *Burykhia* значительно шире, особенно у экз. ПИН № 3992/5047, они занимают почти все пространство пояса, тогда как у *Ausia* в недеформированной части образцов, они располагаются гораздо дальше друг от друга. У голотипа, по-видимому, “отверстия” меньшей ширины, но это результат уплотнения; многие другие признаки, отличающие эти два таксона, по-видимому, являются следствием тафономических условий и поэтому не включены в сравнение.

Burykhia hunti Fedonkin, Vickers-Rich, Swalla, Trusler et Hall, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1, 2

Н а з в а н и е в и д а в честь Натана Ханта, способствовавшего прогрессу исследований неопротозоя России.

Г о л о т и п — ПИН, № 3992/5048 (табл. I, фиг. 1), сборы М.А. Федонкина, 1995 г.; Россия, правый берег реки Сюзьма, вверх по течению от устья у дер. Сюзьма; венд, верховская (Гражданкин, 2003) или усть-пинежская (Станковский и др., 1972; Станковский и др., 1985) свита, сложенная переслаиванием песчаников, алевролитов и аргиллитов (возраст несколько превышает датировку 555 ± 0.3 млн. л., полученную для пепловых прослоев зимнегорского разреза Зимнего берега Белого моря (Martin et al., 2000)).

О п и с а н и е. Соответствует диагнозу рода. Ширина валиков варьирует от 0.5 до 1 мм у обоих экземпляров. На голотипе также видна еще одна область из продольных углублений, которая прилегает к отпечатку.

Р а з м е р ы в мм. Экз. ПИН, № 3992/5047: максимальная “высота” — 135; максимальная “ширина” — 95 мм; средняя ширина перфорированных поясов (ограниченных непрерывными продольными валиками (гребнями) — 5; “длина” и “ширина” наименее деформированного “отверстия” — 10 и 5, соответственно. Голотип ПИН № 3992/5048: максимальная “ширина” — 97; максимальная “высота” — 55; “длина” и “ширина” наименее деформированного “отверстия” — 4–5 и 2, соответственно.

З а м е ч а н и я. *Burykhia* и *Ausia* представляют собой внутренние слепки мешковидных организмов, имеющих регулярные перфорированные пояса, разделенные бороздками, подобными бороздам на внутренней поверхности жаберного мешка современных асцидий (рис. 3). Подобная структура не описана ни у каких-либо иных типов животных, как вымерших, так и ныне живущих, и, таким

образом, это на редкость сложное образование — либо гомолог структуры туникат, либо замечательный пример конвергенции.

Организм был эластичным — на обоих образцах *Burykhia* гребни между поясами бывают несколько деформированы, отклоняясь от прямой линии. Образцы *Ausia* и *Burykhia* местами сдавлены так, что на одном конце экземпляров гребни располагаются плотнее, чем на другом; однако деформация в “вертикальном” направлении наблюдается не часто, лишь на экз. ПИН, № 3992/5047. На обоих экземплярах *Burykhia* “отверстия” отделены друг от друга вдоль поясов плоскими участками, почти равными максимальной длине “отверстий” или несколько большими. Недеформированные “отверстия”, по-видимому, эллиптической формы, но могут быть сжаты до щелевидных, как у *Ausia*.

Burykhia несколько отличается от *Ausia* и тем, что “отверстия” в поясах, расположены дальше друг от друга, и не столь удлинены, как у *Ausia*, хотя это может быть тафономической особенностью; “продольные” валики (гребни) у *Ausia* не столь отчетливы, как у *Burykhia*.

На голотипе *Burykhia* сохранилось гладкое сферическое образование, расположенное рядом с основной перфорированной структурой. Оно странным образом сохранилось в негативном рельефе, ограничивая область, заполненную очень тонким слоем песчаника, отличающимся от основной массы более грубой вмещающей породы; это образование может быть результатом заполнения внутренних структур, возможно, части пищеварительного тракта, оно и находится в том же месте, что и подобные структуры у ныне живущих туникат.

В дальнейшем, если в России и в Намибии будут найдены дополнительные образцы *Burichia* и *Ausia*, могут возникнуть поводы синонимизировать эти два рода. В настоящее время мы сочли обоснованным выделение новой формы, описанной выше.

М а т е р и а л. Помимо голотипа, экз. ПИН, № 3992/5047 (табл. I, фиг. 2), сборы П. Викерс-Рич, 2003.

ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И ТИП СОХРАННОСТИ

Г е о л о г и ч е с к о е п о л о ж е н и е. Вмещающие породы — тонкозернистые и очень тонкозернистые песчаники, состоящие преимущественно из угловатых и слабоокатанных, хорошо сортированных зерен кварца, с небольшим количеством зерен полевых шпатов и редкими параллельно ориентированными чешуйками биотита. Порода неслоистая (“сливная”). Встречаются очень мел-

кие зерна цирконов, а также редкие глинистые включения (примерно до 2 см в диаметре).

Отличительная особенность породы в шлифах — обилие серицита, замещающего полевой шпат. Серицит образуется при температуре ниже 200°C, возможно, начиная от 150°C. При геотермальном градиенте погружения 25–30°C/км, это среднее значение для современных обстановок, вендские толщи с окаменелостями могли быть погребены на глубине не более 5–6 км. Породы непористые, зерна кварца слегка деформированы, что указывает на приложение некоторой нагрузки и, возможно, незначительное тектоническое уплотнение.

Песчаники образованы в результате разгрузки массивного потока осадков (вероятно, штормового происхождения), и, по-видимому, заполняют подводные каналы континентального шельфа (Гражданкин, 2003).

Тип сохранности. Из типового местонахождения известны также *Pteridinium* и *Rangea* — таксоны, описанные из серии Нама в Намибии, но у них нет структур, присущих *Burykhia* ни внутри, ни снаружи. Многие окаменелости из пород Сюэминского местонахождения так же, как и *Ventogyrus* из разрезов венда на реке Онега (Иванцов, Гражданкин, 1997), были интерпретированы как внутренние и внешние песчаные слепки организмов. Трехмерная форма сохранности организмов, обычная для сюэминских и намибийских местонахождений, по-видимому, была обусловлена ранним диагенезом, осаждением пирита и, соответственно, быстрой цементацией песчаных отпечатков. В некоторых случаях органический материал на внутренней или внешней стороне организма разлагался, оставляя следы пирита, например, внутренние отпечатки *Ventogyrus*. При захоронении *Burykhia* песок мог попадать в полость тела, оставаясь отделенным от окружающего осадка стенкой тела организма, при этом циркуляция воды и удаление продуктов разложения были ограничены (Иванцов, Гражданкин, 1997). Такая изоляция могла способствовать аноксии и ранней цементации внутренних песчаных слепков. По-видимому, благодаря этому у *Ventogyrus* (Fedonkin, Ivantsov, 2007) и, вероятно, у *Burykhia* сохранились тонкие детали внутренней анатомии.

Для слепка и отпечатка поверхности *Burykhia* характерны изогнутые многослойные структуры позитивного (редко негативного—голотип) рельефа, сохранившиеся трехмерно. У *Burykhia* так же, как и у *Ausia*, наблюдается и позитивный, и негативный рельеф. Сохранившиеся поверхности могут быть либо гладкими, либо закономерно орнаментированными, во втором случае проявляется значительная, но непостоянная деформация. В целом, эти образования удивительно, в подро-

бностях напоминают внутреннюю структуру жаберного мешка асцидий, и это решительно наводит на мысль о том, что при жизни *Burykhia* представляла перфорированный, сегментированный мешок. Одно из возможных объяснений такой формы фоссилизации — быстрое заполнение жаберного мешка *Burykhia* песком во время первого удара лавины осадка. Затем организм с осадком в обширной полости (песок и глиняные фрагменты) мог быть быстро захоронен в этом штормовом слое и со временем все больше уплотняться (рис. 4, 5). Три “отверстия” на экз. ПИН, № 3992/5047 содержат глиняные включения (табл. I, фиг. 2). Они могут представлять собой обломки, вырванные лавиной со склона и перемешанные с осадком, затем попавшие в организм вместе с массой осадка и запечатавшие отверстия жаберного мешка (рис. 2, б).

Валики на образцах, согласно данной интерпретации, могли при жизни организма быть желобками, бороздками внутренней поверхности жаберного мешка. “Отверстия” могли сохраняться как дырки в песчаном слепке, так как в начале, под воздействием сжатия окружающим песчаником, вода выжималась изнутри в область между жаберным мешком и оболочкой (туникой), а потом, при уплотнении была снова вытеснена назад, в пространство жаберного мешка (табл. I, фиг. 2; рис. 2, б). Выводной сифон, обычный для туникат, мог быть заблокирован потоком осадка, поэтому вода выжималась наружу через “отверстия”, куда она увлекала заполнивший полость тела песок. Почему тогда глиняные обломки оказались лишь в некоторых “отверстиях”? Они, вероятно, могли внедриться в полость вместе с песком, поэтому распределились в осадке случайным образом. Один из обломков имеет отчетливую слоистость, следовательно, он был уже полужатвердевшим и разломанным, до того как попал в полость тела ископаемого, прежде фоссилизации “отверстия”.

ИНТЕРПРЕТАЦИЯ

Burykhia представляла собой объемный организм со сложной структурой из повторяющихся элементов ее обширной внутренней полости. Тело могло деформироваться, при этом основной план строения с перфорацией сохранялся, а отверстия могли деформироваться соответственно от эллиптических до шелевидных. Это говорит о значительной плотности стенки тканей. Заметим, что у асцидий жаберный мешок является наиболее плотным образованием. На реконструкции Хана и Пфлюга (Hahn, Pflug, 1985) предполагается, что конец со сжатыми щелями, возможно, является базальной частью *Ausia*. Однако мы с осторожностью относимся к определению сторон животного,

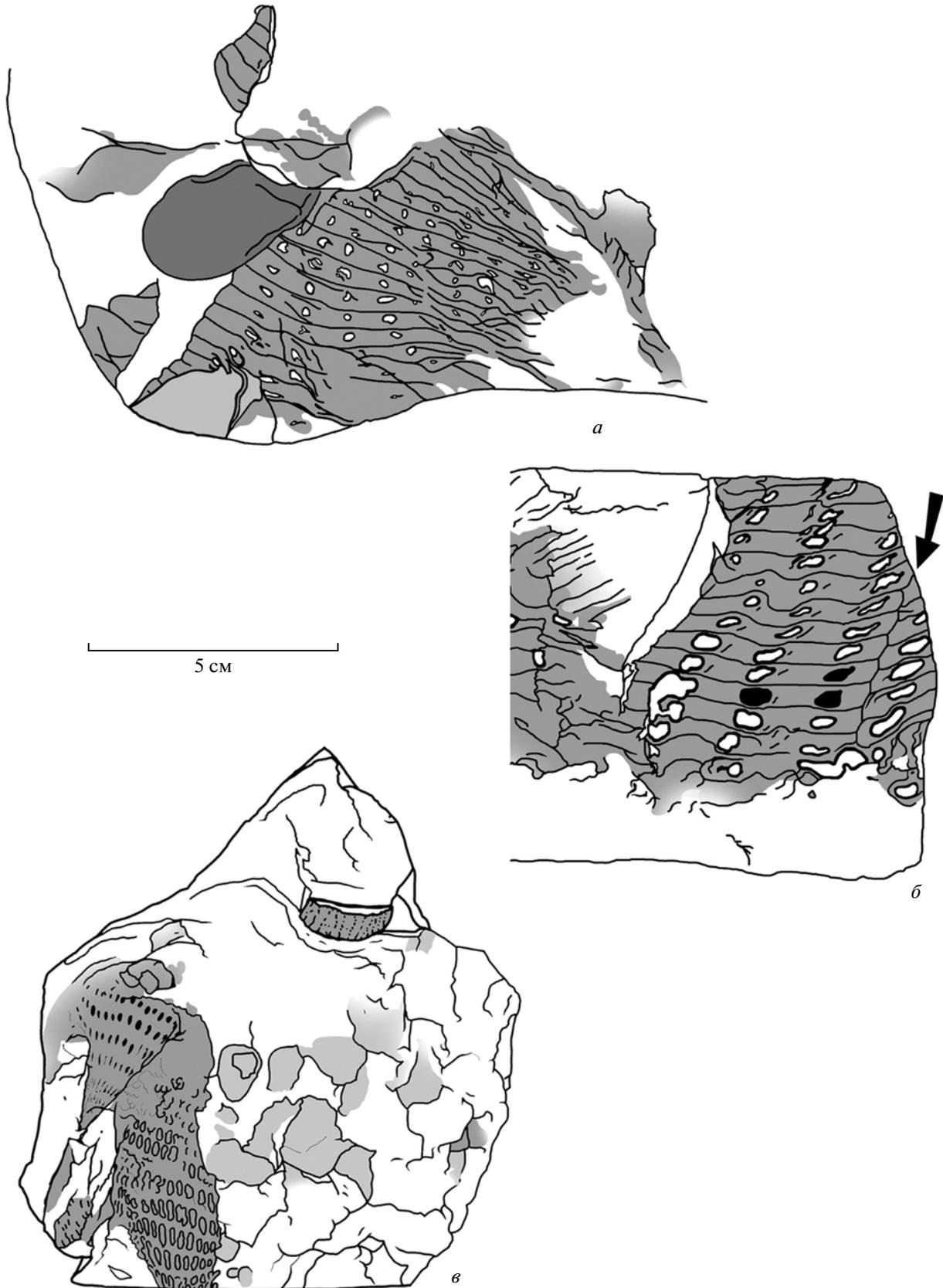


Рис. 2. Схематические прорисовки *Burykhia* и *Ausia*: *a, б* – *Burykhia hunti* gen. et sp. nov.: *a* – голотип ПИН, № 3992/5048, *б* – экз. ПИН, № 3992/5047, стрелкой помечен гребень; *в* – *Ausia*. Демонстрируется распределение осадков разного гранулометрического состава. Серым цветом показаны поверхности ископаемых, черным – глинистый матрикс, запечатывающий отверстия.

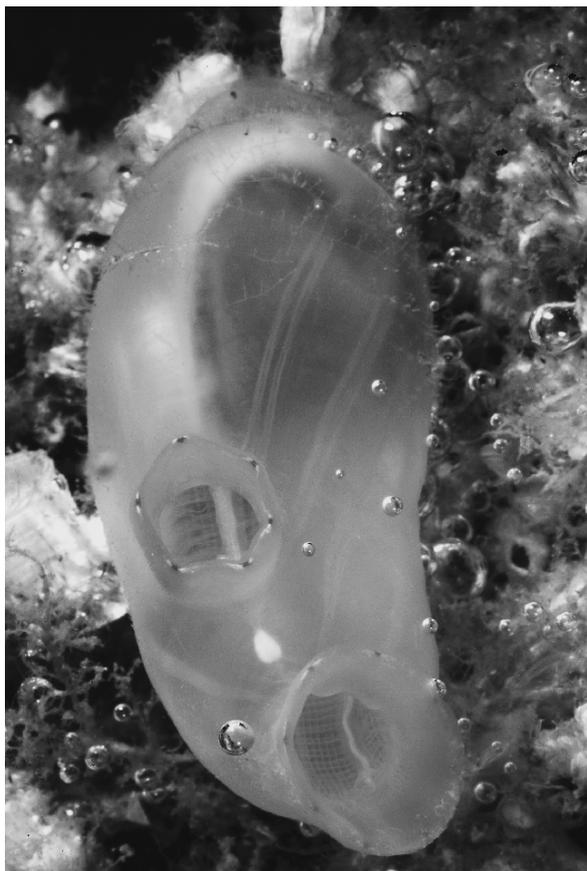


Рис. 3. Современный представитель туникат демонстрирует сходство строения жаберного мешка и структур неопротерозойских ископаемых – *Burykhia* и *Ausia*.

поэтому используем для *Burykhia* понятия “высоты” и “ширины” в кавычках, пока не найден материал более полной сохранности. Но характер расположения отверстий поразительно и однозначно подобен таковому жаберных мешков взрослых туникат (рис. 3), он не может соответствовать никаким иным структурам других типов макроорганизмов – животных, растений, грибов, прокариотов – современных или вымерших.

Одной из отличительных черт экз. ПИН, № 3992/5047, является выступающая линейная структура, сохранившаяся как гребень. С каждой стороны от этой структуры подходят пояса, несущие “отверстия”. Эти пояса сходятся к гребню не билатерально, а с симметрией скользящего отражения, типичной для многих представителей эдиакарской фауны (рис. 2, б, стрелка). Этот гребень, по-видимому, не тафономический артефакт, а возможный аналог (или даже гомолог) эндостилия туникат. Для современных взрослых туникат характерна билатеральная симметрия, а не симметрия скользящего отражения, что делает вышеназван-

ную особенность *Burykhia* весьма специфичной (если она действительно является представителем туникат). Некоторые хордовые, однако, демонстрируют симметрию скользящего отражения в процессе развития – например, полухордовые – в строении жаберного аппарата, таким образом симметрия скользящего отражения присуща не только эдиакарским организмам.

Некоторые исследователи утверждали, что *Ernietta* должна быть объединена с *Ausia*, но *Ernietta* имеет отчетливое тубулярное строение, присущее также *Pteridinium*, и не характерное ни для *Burykhia*, ни для *Ausia*. У *Ernietta* и *Pteridinium* имеются трубки, прилегающие продольно; они образуют двухслойную конструкцию, которая часто проявляется как отпечаток верхней и нижней стороны сквозь уплощенные слепки. В некоторых тафономических обстановках эти трубки заполняются осадком. Подобные трубки не наблюдаются у *Burykhia* и *Ausia* – ни в позитивном, ни в негативном рельефе.

Некоторые исследователи полагают, что *Ausia* и *Ernietta* близки к губкам, археоциатам или мшанкам, но не приводят строгих доказательств (Hahn, Pflug, 1985). Действительно, губки (*Hexactinellidae*) были установлены среди микроскопических остатков эдиакарской фауны из Южной Австралии (Gehling, Rigby, 1996). До этого сообщения самыми древними макроостатками губок считались раннекембрийские из формации Ниутитан (*Niutitang*) севера провинции Хунань (*Hunan*) Китая (Steiner et al., 1993). Несомненно, о высоком уровне дифференциации губок уже в ранние времена свидетельствуют находки спикул в нескольких раннекембрийских местонахождениях Южной Австралии, Сибири и Китая (Matthews et al., 1990; Conway Morris, 1993, 1975; Zhang, Pratt, 1994), что, наряду с биомаркерами в позднем докембрии (McCaffrey et al., 1994), указывает на значительную докембрийскую историю этой группы, как и предсказывается молекулярно-филогенетическими исследованиями (Christen et al., 1991; Wainright et al., 1993; Philippe et al., 1994). Исходя из этого, можно было бы рассмотреть потенциальное родство *Burykhia* с этой группой, но некоторые из сохранившихся морфологических признаков не позволяют объединять *Burykhia* с губками. “Отверстия” у *Burykhia* очень крупные и почти равные по размеру, принимая во внимание деформацию образцов. Эти “отверстия” в высшей степени регулярные, в отличие от расположения пор губок, у *Burykhia* они образуют геометрическую правильную систему, точную регуляцию роста геномом, более характерную для *Eumetazoa* (двухслойных и трехслойных). Обычно губки не имеют такой высокой степени точности роста. У губок также нет

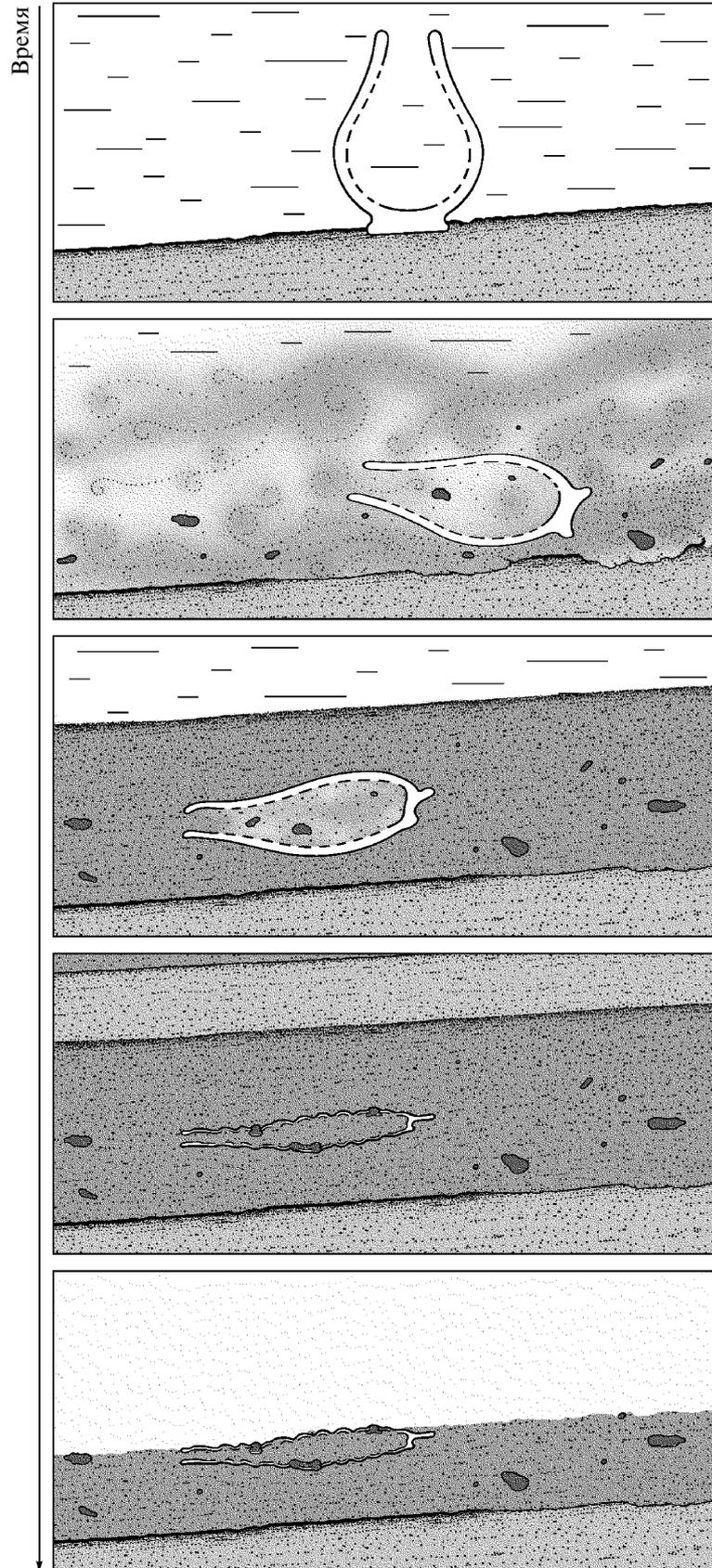


Рис. 4. Предполагаемый тафономический сценарий fossilизации Burykhia.

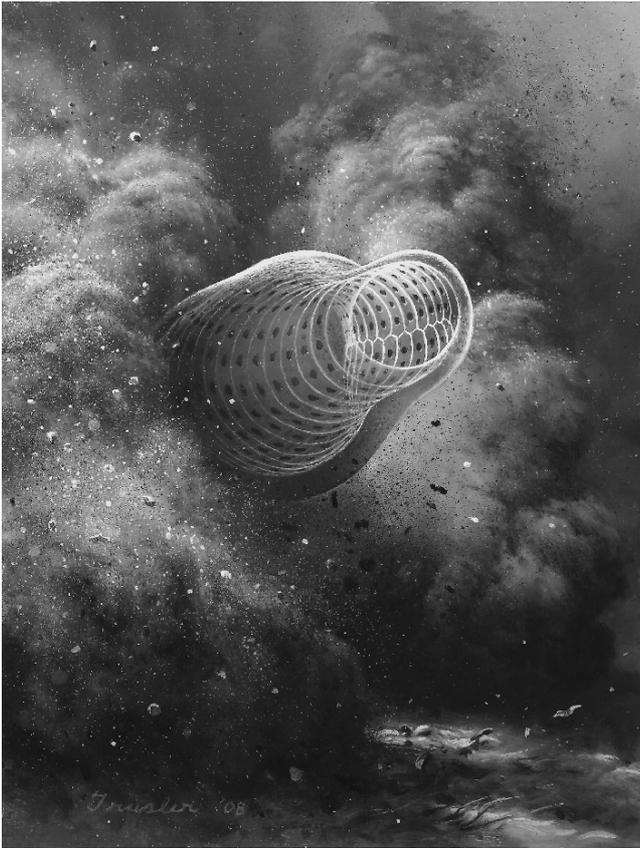


Рис. 5. Реконструкция захоронения *Burykhia* под лавиной осадков штормового происхождения на прибрежном шельфе.

системы правильных гребней (или желобков). Внешне похожее расположение отверстий можно видеть в скелете некоторых современных стеклянных губок (*Euplectella* — “корзинка Венеры”), но здесь отверстия очень крупные, хотя и соединены почти как у *Burykhia*; тем не менее, у данных губок нет четкой структуры в виде поясов — в этом и состоит существенное отличие *Burykhia*. Скелеты губок обычно не деформируются, имеют кубковидную форму. На остатках *Burykhia* и *Ausia* заметны значительные проявления эластичности и упругой деформации, а трещины и разрывы отсутствуют. У *Burykhia* и *Ausia* нет признаков какой-либо минерализации, спикул или склеритов. Хотя спикулы есть в оболочках современных асцидий, они не обнаружены в их перфорированных жаберных мешках.

Археоциаты отличаются от *Burykhia* менее упорядоченными порами (или “отверстиями”), которые имеют ячеистое расположение; у археоциат не обнаруживается четких поясов. Часто поры археоциат имеют разный размер; и это не следствие деформации (Hill, 1972), т.е. они совсем не так регулярны, как у *Burykhia* и *Ausia* и меньше по размеру.

Устья мшанок, как и поры археоциат, распределены менее закономерно. У мшанок нет четких поясов (Boardman et al., 1983), и в основном эти колонии гораздо мельче, чем *Burykhia*.

Еще одна группа, с которой можно сравнить *Burykhia* и *Ausia* — мягкие кораллы пеннатулярии, специализированная ветвь восьмилучевых кораллов (Jenkins, 1992). У таких форм, как *Echinoptilum macintoshii* (Williams, 1990) — типичного представителя этой группы — один большой полип при боковом почковании стенок тела дает начало вторичным зооидам колонии, которые относятся, по крайней мере, к двум, иногда к трем различным типам. У современных форм самые большие — питающие полипы, а более мелкие участвуют в циркуляции воды и других метаболических функциях. У *Burykhia* и *Ausia* есть только крупные отверстия, и нет следов более мелких, что бы свидетельствовало о расположении полипов каких-либо других типов; при этом в раннем палеозое уже существовали сложные колониальные книдарии. “Морские перья”, такие как *Thaumaptilon*, известны из кембрийской фауны Беджесс; существование настоящих морских перьев в кембрии еще более убедительно подтверждают находки спикул, похожих на спикулы современных восьмилучевых кораллов (Conway Morris, 1993). Кроме того, схема расположения рядов отверстий *Ausia* и *Burykhia* не повторяется ни у каких представителей пеннатулярий.

По ряду признаков наиболее убедительно сравнивать *Burykhia* с туникатами — асцидиями, представителями типа хордовых (Zeng, Swalla, 2005; Swalla, Smith, 2008). Туникат сегодня относят к беспозвоночным хордовым; они имеют личиночную форму, очень близкую к хордовым, которая претерпевает метаморфоз, в результате взрослая форма удивительно не соответствует плану строения хордовых. Взрослые туникаты по большей части седентарные, некоторые живут внутри осадка, некоторые — на поверхности, и лишь немногие — в пелагиали (Zeng, Swalla, 2005; Swalla, Smith, 2008). Основную часть тела туникат занимает крупная мешковидная глотка (жаберный мешок), перфорированный четкими рядами глоточных щелей (отверстий), с ресничками по краям, которые производят течение, засасывающее морскую воду в полость из вводного сифона (Pennachetti, 1984). Пища захватывается ресничками и концентрируется на участках слизи, которая течет в высланные ресничками желобки вдоль основания глотки. Затем “отфильтрованная” вода выходит через второе отверстие, часто с боковой стороны животного (Buchsbaum et al., 1985; Kott, 2001).

Глоточные щели современных туникат, хотя и различаются в деталях и количестве, располагаются почти горизонтальными и вертикальными пра-

вильными рядами. Это базовое расположение перфорированных поясов в виде двух серий удивительно точно повторяет структуру, наблюдаемую у *Burykhia* и *Ausia*, кроме того, размер отверстий некоторых живых туникат равен размеру отверстий *Burykhia*. Некоторые современные туникаты имеют тот же размерный диапазон, что и *Burykhia*.

Такие таксоны, как *Palaeobotryllus taylori* из позднего кембрия Невады или *Shankouclava* из раннего кембрия Китая, были интерпретированы ранее как древнейшие туникаты, хотя эти сообщения оспаривались и требуют более подробного рассмотрения (Müller, 1977; Shu et al., 2001; Chen et al., 2003).

ОБСУЖДЕНИЕ

Учитывая, что туникаты находятся среди самых примитивных хордовых — согласно принципам общей морфологии и биологии развития (Garstang, 1928; Satoh, 1994) и результатам молекулярного анализа (Wada, 1998; Wada, Satoh, 1994; Cameron et al., 2000), предполагается, что отделение протохордат от других групп беспозвоночных могло произойти на рубеже 900 млн. л. н. Некоторые исследователи оспаривают эту датировку (Peterson et al., 2004; Wang et al., 1999; Nei et al., 2001), помещая вышеназванное событие в интервал около 794 млн. л. н. (Blair, Hedges, 2005). В действительности свидетельства существования туникат, вероятно, имеются в раннем кембрии Китая (Chen et al., 2003). Поэтому обнаружение структур, очень похожих на таковые у эпифаунных туникат, в ископаемой летописи древнее этих кембрийских местонахождений не является неожиданным и, при дальнейших исследованиях, неопротерозойские находки *Burykhia* и *Ausia* могли бы стать весьма важными для калибровки “молекулярных часов” (Philippe et al., 1994; Ayala et al., 1998; Peterson et al., 2004).

По недавним результатам филогенетического анализа геномов некоторые исследователи переместили туникат из ряда самых низших представителей хордовых, как это предполагалось, в ряд ближайших к беспозвоночным родственников позвоночных (Blair, Hedges, 2005; Delsuc et al., 2006). Эта гипотеза содержит убедительные доказательства в пользу предположения о червеподобной предковой форме вторичноротых (Cameron et al., 2000). Напротив, по результатам анализа геномов митохондриальных и рибосомальных РНК цефалохордаты представляются как близкая сестринская группа позвоночных, а не туникат (Wada, Satoh, 1994; Cameron et al., 2000; Zeng, Swalla, 2005; Swalla, Smith, 2008). Недавно, когда к базе данных анализа генома ядра клетки были добавлены сведения о

последовательности геномов иглокожих и полухордовых, появилось новое древо с кладограммой, включающей позвоночных, цефалохордат и туникат; при этом отношения внутри группы пока остались неопределенными (Bourlat et al., 2006). Таким образом, по результатам анализа геномов предполагается, что туникаты и позвоночные являются сестринскими группами, а митохондриальный анализ свидетельствует об их родстве с цефалохордатами (Zeng, Swalla, 2005; Swalla, Smith, 2008).

В результате находок таких необычных форм как *Burykhia* и *Ausia* пополняются сведения о разнообразии мягкотелых многоклеточных, существовавших до взрыва жизни в первые 20 млн. лет кембрийского периода. Эти новые, близкие к аузидам многоклеточные обитали, по меньшей мере, в двух частях света — в Намибии и в России, между 555 и 543 млн. л. (намибийские датировки по последним сведениям — от 549 до 543 млн. л. н.).

Интересен факт, что некоторые мешковидные ископаемые других эдиакарских таксонов также прежде рассматривались как туникаты (Соколов, 1972). *Yarnemia ascidiformis* из вендских отложений среднего течения р. Онеги (Россия) была формально описана как вероятный представитель асцидий (туникат) (Чистяков и др., 1984). Предполагалось, что *Inkrylovia* также является возможным представителем туникат (Fedonkin et al., 2007). Одно из косвенных доказательств в пользу этой интерпретации — высокое содержание ванадия в осадке, окружающем *Inkrylovia* — в одном и том же местонахождении его содержание в десять раз выше в фоссиленосных слоях по сравнению с нефоссиленосными. Органические соединения ванадия, такие как протеины, содержащие ванадиевые хромофены, обычно концентрируются в телах живых асцидий. Какова роль этих соединений в жизни асцидий — пока не ясно (Render, 1991, 1992). Примечательно, что концентрация ванадия в крови асцидий может быть в сотни раз выше, чем в морской воде.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Докембрийские свидетельства существования туникат имеют очевидную ценность для возможных эволюционных и палеоэкологических построений. Во-первых, они могли бы подтвердить модели молекулярных часов, показывающие быструю радиацию филогенетических линий многоклеточных в позднем неопротерозое, в частности, стремительное изменение генома “у раннего предка позвоночных” (Nakatani et al., 2007). Эти данные продолжили бы летопись туникат в неопротерозой, что сделает ее одной из немногих, известных с это-

го времени и оставившей потомство в фанерозое. Во-вторых, туникаты могли быть в числе первых активных фильтраторов. В противоположность губкам и другим пассивным фильтраторам, туникаты (и седентарные, и пелагические) сегодня являются фильтраторами активными. Недавно, например, было подсчитано, что плотная масса специфических фильтрующих оболочников, *Salpa aspera*, может покрывать около 100 000 км² поверхности моря и поглощать из верхней фотической зоны этой области до 74% фитопланктона в день, при этом погружающиеся фекальные пеллеты увлекают с собой в водные глубины и донные осадки более 4000 тонн углерода в день (Madin, Fremer, 2006). Когда-то появившись, туникаты — активные фильтраторы — могли бы существенно изменить трофические связи в океане. Все это — потенциальные направления исследований, если авторы настоящей статьи правы в своих предположениях о природе *Burikhia* и *Ausia*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы должны поблагодарить Л. Вэйл и Э. Хоггитт — сотрудников исследовательской станции о. Лизэрд (Lizard Island Research Station), Квинсленд, персонал аквариума Мэнли (Manley) в Сиднее за предоставленную возможность наблюдать живых и отпрепарированных туникат, работников опытной станции Ширахама (Shirahama Field Station) Университета Киото, оказавших помощь П. Викерс-Рич в исследовании живых асцидий. Мы также благодарны Монашскому Университету за предоставленный П. Викерс-Рич длительный оплачиваемый отпуск, а также Японскому Обществу — за помощь в получении финансирования. Проф. Т. Оно во многом способствовал выполнению данного исследования, Н. Сато и К. Накашима позволили ознакомиться с коллекциями современных колониальных туникат, помогли их препарировать. Мы благодарны Международной программе геологической корреляции ЮНЕСКО (UNESCO, IGCP Project 493) и Российской академии наук за помощь в организации полевой экскурсии на Белое море в 2003 г., в результате которой был собран новый материал, описанный в данной статье. Финансирование полевых работ было обеспечено грантом РФФИ 05-05-64825, грантом Президента Российской Федерации по поддержке ведущих научных школ, авиакомпанией Квонтэс (Qantas Airways), компанией Бландстоун Бутс (Blundstone Boots). Фотографии образцов подготовили А. Мазин, М. Леонов и Э. Савацци, графические работы выполнила Д. Гелт, информационную поддержку предоставил М. Леонов; Е. Сержникова оказала большую помощь в подготовке русской и английской версий

статьи. Мы благодарим А. Симонетта, Т.Х. Рич и П. Комаровера за критическое чтение и помощь в подготовке рукописи. Искренняя признательность Г. Шнайдер и К.-Х. Хоффманну за возможность познакомиться с коллекциями Геологической службы Намибии в Виндхуке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гражданкин Д.В.* Строение и условия осадконакопления вендского комплекса в Юго-Восточном Беломорье // Стратигр. Геол. корреляция. 2003. Т. 11. № 4. С. 3–23.
- Иванцов А.Ю., Гражданкин Д.В.* Новый представитель петалоном из верхнего венда Архангельской области // Палеонтол. журн. 1997. № 1. С. 3–18.
- Соколов Б.С.* Докембрийская биосфера в свете палеонтологических данных // Вестн. АН СССР. 1972. № 8. С. 48–54.
- Станковский А. Ф., Веричев Е.М., Добейко М.П.* Венд Юго-Восточного Беломорья // Вендская система. Т. 2. Стратиграфия и геол. процессы. М.: Наука, 1985. С. 67–76.
- Станковский А.Ф., Синицын А.В., Шинкарев Н.Ф.* Погребенные траппы Онежского полуострова Белого моря // Вестн. ЛГУ. 1972. № 18. С. 12–20.
- Чистяков В.Г., Калмыкова Н.А., Несов Л.А., Суслов Г.А.* О наличии вендских отложений в среднем течении р. Онеги и возможном существовании оболочечников (Tunicata: Chordata) в докембрии // Вестн. ЛГУ. 1984. № 6. С. 11–19.
- Ayala F.J., Rzhetsky A., Ayala F.J.* Origin of the metazoan phyla: molecular clocks confirm paleontological estimates // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1998. V. 95. P. 606–611.
- Bengtson S.* Spicules // Early Cambrian fossils from South Australia / Eds. S. Bengtson et al. Mem. Assoc. Australas. Palaeontol. 1990. V. 9. P. 24–37.
- Blair J.E., Hedges S.B.* Molecular phylogeny and divergence times of deuterostome animals // Mol. Biol. Evol. 2005. V. 22. № 11. P. 2275–2284.
- Boardman R.S., Cheetham A.H., Blake D.B et al.* Bryozoa // Treatise on invertebrate paleontology. V. 1. 1. Pt G. / Ed. R.A. Robison. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1983. P. 1–625.
- Bourlat S.J., Juliusdottir T., Lowe C.J. et al.* Deuterostome phylogeny reveals monophyletic chordates and the new phylum Xenoturbellida // Nature. 2006. V. 447. № 7115. P. 85–88.
- Buchsbaum R., Buchsbaum M., Pearse J., Pearse V.* Animals without backbone. 3 ed. Chicago: Univ. Chicago Press, 1985. 533 p.
- Cameron C.B., Garey J.R., Swalla B.J.* Evolution of the chordate body plan: new insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2000. V. 97. P. 4469–4474.
- Chen J.-Y., Huang D.-Y., Peng Q.-Q. et al.* The first tunicate from the Early Cambrian of south China // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2003. V. 100. № 14. P. 8314–8318.
- Christen R., Ratto A., Baroin A. et al.* An analysis of the origin of metazoans, using comparisons of partial sequences of

- the 28S RNA, reveals an early emergence of triploblasts // *EMBO Journ.* 1991. V. 10. P. 499–503.
- Conway Morris S.* Ediacaran-like fossils in Cambrian Burgess shale-type faunas of North America // *Palaeontology.* 1993. V. 36. P. 593–635.
- Delsuc F., Brinkmann K., Chourrout D., Philippe H.* Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates // *Nature.* 2006. V. 439. № 7079. P. 965–968.
- Fedonkin M.A., Gehling J.G., Grey K. et al.* The rise of animals. Evolution and diversification of the Kingdom Animalia. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2007. 344 p.
- Fedonkin M.A., Ivantsov A.Yu.* Ventogyrus, a possible siphonophore-like trilobozoancoelenterate from the Vendian Sequence (late Neoproterozoic), northern Russia // *The rise and fall of the Ediacaran biota* / Eds. P. Vickers-Rich, P. Komarower. L., 2007. P. 187–194 (*Geol. Soc. Spec. Publ.* № 286).
- Garstang W.* The morphology of the Tunicata and its bearing on the phylogeny of the Chordata // *J. Microscopy Soc.* 1928. V. 72. P. 51–87.
- Gehling J.G., Rigby J.K.* Long expected sponges from the Neoproterozoic Ediacara fauna of South Australia // *J. Paleontol.* 1996. V. 70. № 2. P. 185–195.
- Hahn G., Pflug H.D.* Polypenartige Organismen aus dem Jung-Präkambrium (Nama-Gruppe) von Namibia // *Geol. et Palaeontol.* 1985. V. 19. P. 1–13.
- Hill D.* *Archaeocyatha* // *Treatise on invertebrate paleontology.* Pt E. 2 ed. / Ed. T. C. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1972. P. 1–158.
- Jenkins R.F.* Functional and ecological aspects of Ediacaran assemblages // *Origin and early evolution of the Metazoa* / Eds. J.H. Lipps, P. W. Signor. N.Y.: Plenum Press, 1992. P. 131–176.
- Kott P.* The Australian Ascidiacea. Part 4, Aplousobranchia (3), Didemnidae // *Mem. Queensland Mus.* 2001. V. 47. № 1. P. 1–407.
- Madin L., Fremer P.* Jellyfish-like creatures may play major role in fate of CO₂ in the ocean // <http://www.phys.org/news71148175.html> (2006).
- Martin M.W., Grazhdankin D.V., Bowring S.A. et al.* Age of Neoproterozoic bilaterian body and trace fossils, White Sea, Russia: Implications for Metazoan evolution // *Science.* 2000. V. 288. P. 841–845.
- Matthews S.C., Missarzhevsky V.V.* Small shelly fossils of Late Precambrian and early Cambrian age: a review of recent work // *Quart. J. Geol. Soc.* 1975. V. 131. P. 289–304.
- McCaffrey M.A., Moldowan J.M., Lipton P.A. et al.* Paleoenvironmental implications of novel C30 steranes in Precambrian to Cenozoic age petroleum and bitumens // *Geochim. Cosmochim. Acta.* 1994. V. 58. P. 529–532.
- Müller K.J.* Palaeobotryllus from the Upper Cambrian of Nevada – a probable ascidian // *Lethaia.* 1977. V. 10. № 2. P. 107–118.
- Nakatani Y., Takeda K., Kohara Y., Morishita S.* Reconstruction of the vertebrate ancestral genome reveals dynamic genome reorganization in early vertebrates // *Genome Res.* 2007. V. 17. P. 1254–1265.
- Nei M., Xu P., Glazko G.* Estimation of divergence times from multiprotein sequences for a few mammalian species and several distantly related organisms // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2001. V. 98. P. 2497–2502.
- Pennachetti C.A.* Functional morphology of the branchial basket of *Ascidia paratropa* (Tunicata, Ascidiacea) // *Zoomorphology.* 1984. V. 104. P. 216–222.
- Peterson K.V., Lyons J.B., Nowak K.S. et al.* Estimating metazoan divergence times with a molecular clock // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2004. V. 101. P. 6536–6541.
- Philippe K., Chenuil A., Adoutte A.* Can the Cambrian explosion be inferred through molecular phylogeny? // *Development.* 1994. Suppl. P. 15–25.
- Rehder D.* The bioinorganic chemistry of vanadium // *Angewandte Chemie.* 1991. V. 30. P. 148–167.
- Rehder D.* Structure and function of vanadium compounds in living organisms // *BioMetals.* 1992. V. 5. P. 3–12.
- Satoh N.* *Developmental biology of ascidians.* N.Y.: Cambridge Univ. Press, 1994. 234 p.
- Shu D.-G., Chen L., Han J., Zhang S.-L.* An Early Cambrian tunicate from China // *Nature.* 2001. V. 411. P. 472–473.
- Steiner M., Mehl D., Reitner J., Erdtmann B.-D.* Oldest entirely preserved sponges and other fossils from the lowermost Cambrian and a new facies reconstruction of the Yangtze platform (China) // *Berl. Geowiss. Abh. E.* 1993. Bd 9. S. 293–329.
- Swalla B.J., Smith A.B.* Deciphering deuterostome phylogeny: molecular, morphological and palaeontological perspectives // *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B.* 2008. V. 363. № 1496. P. 1557–1568.
- Wada H.* Evolutionary history of free-swimming and sessile lifestyles in urochordates as deduced from 18S rDNA molecular phylogeny // *Mol. Biol. Evol.* 1998. V. 15. P. 1189–1194.
- Wada H., Satoh N.* Details of the evolutionary history from invertebrates to vertebrates, as deduced from the sequences of 18S rDNA // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1994. V. 91. P. 1801–1804.
- Wainright P.O., Hinkle G., Sogin M.L., Stickel S.K.* Monophyletic origins of the Metazoa: an evolutionary link with fungi // *Science.* 1993. V. 260. P. 340–342.
- Wang D., Kumar Y.-C., Hedges S.B.* Divergence time estimates for the early history of animal phyla and the origin of plants, animals and fungi // *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B.* 1999. V. 266. P. 163–171.
- Williams G.C.* The Pennatulacea of southern Africa (Coelenterata, Anthozoa) // *Ann. S. Afr. Museum.* 1990. V. 99. P. 31–119.
- Zeng L.Y., Swalla B.J.* Molecular phylogeny of the protochordates: Chordate evolution // *Canad. J. Zool.* 2005. V. 83. № 1. P. 24–33.
- Zhang X., Pratt B.R.* New and extraordinary early Cambrian sponge spicule assemblage from China // *Geology.* 1994. V. 22. P. 43–46.

Объяснение к таблице I

Фиг. 1, 2. *Burykhia hunti* gen. et sp. nov: 1 – голотип ПИН, № 3992/5048, 2 – экз. ПИН, № 3992/5047.

Фиг. 3. *Ausia fenestrata* Hahnet et Pflug, 1985, группа Нама, верхний неопротерозой, близ г. Аус, юг Намибии.

**A New Metazoan from the Vendian of the White Sea, Russia,
with Possible Affinities to the Ascidians**

M. A. Fedonkin, P. Vickers-Rich, B. J. Swalla, P. Trusler, M. Hall

Two specimens recovered from late Neoproterozoic shallow marine sediments of northern Russia may be the oldest known ascidians. Dated at around 555 Ma, these, together with the younger *Ausia* from the Nama Group in southwestern Africa, are probably relatives of these invertebrate chordates, which have a deep time origin predicted by molecular studies.

Keywords: Ediacaran, Vendian, chordate ancestor, ascidian tunicates, Russia, Namibia.

