

УДК 551.72:56.016:593.7

НАХОДКИ В РИФЕЙСКОЙ БИОТЕ НОВОЙ ГРУППЫ ГУБКОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ

© 2012 г. Т. Н. Герман, В. Н. Подковыров

Институт геологии и геохронологии докембрия РАН, Санкт-Петербург

e-mail: vpodk@mail.ru

Поступила в редакцию 16.05.2011 г.

Принята к печати 10.06.2011 г.

Новые микрофоссилии, возможно, губковой ступени организации, обнаружены в пограничных мезо-неопротерозойских отложениях лахандинской серии рифея (р. Мая, Учуро-Майский регион, Ю.-В. Сибирь). Они долгое время оставались невидимыми среди обилия зеленых водорослей, на поверхности отдельных акритарх, в ассоциациях с нематодоподобными организмами, с зиготами и суспензорами грибных микрофоссилий из-за своих микроскопических размеров. Находки обнаружены во время переизучения типового материала *Annulusia annulata* Timofeev et Hermann, 1979, зафиксированного на биопленках. Биопленки показали присутствие многочисленных колониальных, исключительно мелких организмов, представленных агрегатами клеток, тесно связанных в тканевую структуру. По морфологическим признакам, образу жизни, находкам спикулообразных структур, симметрии их тела с центральным каналом, расположенным в вершине и интерпретируемым здесь как оскулюм, предполагается их сходство с губками *Demospongia* и *Hexactinellida*. Микрофоссилии с синцитием и коллагено-фибровой сетью (аморфное тело) напоминают губок класса *Hexactinellida*.

ВВЕДЕНИЕ

Для палеонтологических объектов важнейшим критерием родственной близости является морфологическое сходство. Основная задача данной работы заключалась в привлечении внимания к микрофоссилиям, которые по ряду признаков, вероятно, близки губкам — специфической группе организмов, которая, по мнению многих авторов, представляет собой ключ к выяснению важной проблемы происхождения животной жизни.

Палеонтологическая летопись показывает, что самые ранние находки (в основном спикул губок) фиксируются в вендских и кембрийских отложениях Австралии, Китая, Монголии и Беломорья (Gehling, Rigby, 1996; Brasier et al., 1997; Li et al., 1998; Yin, Gao, 2000; Serezhnikova, Ivantsov, 2007). Самая древняя находка демоспонгиевых губок известна из отложений Невады с возрастом 750 млн. лет (Reitner, Worheide, 2002).

Массовое появление на рубеже венд-кембрий разнообразных остатков скелетной фауны представляет собой одно из самых ярких событий в развитии жизни на нашей планете. Расшифровка биологических событий, сопряженных с появлением скелетной фауны, предусматривает широкий комплекс исследований. Среди специалистов самых разных научных дисциплин: палеонтология, геология, эволюционной биологии, экологии, популяционной генетики, палеогео-

графии и молекулярной филогенетики, повышенный интерес вызывает загадочная группа губок в связи с проблемой происхождения Metazoa и определением последнего общего предка многоклеточных животных. Предполагается, что такой предок мог иметь губковый уровень организации, и несомненные его корни должны существовать в докембрийское время (Müller, 2003; Müller et al., 2006, 2007, 2009; Gaidos et al., 2007; Sperling et al., 2010; Maloof et al., 2010; Laflamme et al., 2010). Однако до настоящего времени существуют разные точки зрения на происхождение многоклеточных животных и на венд — кембрийскую экспансию метазоа (Иванов, 1968; Федонкин, 1987; Fedonkin, 2003; Degnan, Degnan 2006; Gaidos et al., 2007; Sperling et al., 2009 и др.).

Особый интерес к губкам, вызван тем, что эти животные обладают целым рядом специфических свойств, известных как “tool-kit”. У них существует сегрегированность репродуктивных клеток, их плюропотентные клетки могут формировать как репродуктивные, так и соматические клетки, регенерация клеток позволяет быть половому и бесполому размножению. Клетки могут превращаться в сложные соматические клетки особым способом, что часто имеет место в эмбриогенезе, в преобразовании от зиготы к взрослой особи (Gaidos et al., 2007). Это древнейшая ветвь организмов, развившихся в водной среде, насыщенной продуктами выветривания пород,

сложенных силикатами, которые, растворяясь, высвобождают кремний (SiO_2).

Под воздействием атмосферного CO_2 (Walker, 2003) часть из продуктов выветривания пассивно преобразовывалась в новые минералы осадочных пород. Другая часть минералов претерпевала биогенное осаждение. В природе существует обширная группа организмов, концентрирующих в себе минеральные вещества, которые входят в состав внеклеточных структур, образованных сложными композитными веществами — биоминералами. В жизнедеятельности многих организмов биоминералы выполняют опорные и защитные функции, показывая высокую устойчивость к действию многих факторов внешней среды. Ярким примером организмов, в основе метаболизма которых лежит процесс биоминерализации, являются губки. Способность губок к синтезированию кремний-органических соединений имело важные последствия в эволюции от Protozoa к Metazoa (Müller et al., 2009; Sperling et al., 2010).

Находки в отложениях миллиардного возраста микроскопических микрофоссилий с признаками, близкими губкам, не столь удивительны, принимая во внимание, что маркеры неизвестных демоспонг недавно обнаружены в доэдиакарских отложениях с возрастом 713 млн. лет (Love et al., 2009). Из неопротерозойской биоты формации Винниат (Wynniat Fm), С.-З. Канада, отмечен экземпляр акритархи, поверхность которой имеет сеть крестообразных структур, интерпретируемых как мелкие органостенные спиккулы (stauacts) возможных гексактинеллид (Butterfield, 2009), а из отложений возрастом 1.8 млрд. лет известны находки специфических для демоспонг хемофоссилий (McCaffrey et al., 1994).

ИСТОРИЯ ОТКРЫТИЯ РИФЕЙСКИХ ГУБКОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Голотипы из лахандинской микробиоты были пересняты в лаборатории палеонтологии Института нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН (г. Новосибирск) с использованием современной фотооптики и биологического микроскопа нового поколения. Пользуясь случаем, выражаем большую благодарность Константину Наговицину за выполненные фотографии. Качество микросъемки позволило обнаружить притаившуюся и затерявшуюся “мелочь” совершенно случайно. Произошло это при изучении фотоотпечатков голотипа и типового материала *Annulusia annulata* (Тимофеев, Герман, 1979). Эти органические остатки неизвестной систематической принадлежности имеют темный цвет, необычную С-образную или кольцевидную форму и зафиксированы на био пленках (табл. I,

фиг. 1, см. вклейку). Чтобы лучше понять темную структуру поверхности микрофоссилий *A. annulata*, фотографии были напечатаны большим форматом 19 × 18 см. Внимание же сразу привлекала шероховатая и неоднородно гранулированная структура поверхности био пленки. При небольшом увеличении структура пленки выглядит грубо-шагреневого (рис. 1, а). Рассматривая увеличенную фотографию с помощью лупы, удалось увидеть, что био пленка образована популяцией мельчайших организмов, связанных друг с другом настолько тесно, что это сильно затрудняло определение их морфологии (табл. I, фиг. 3, ба; рис. 1, б, в). При изучении других фотографий, также напечатанных с большим увеличением, были обнаружены колонии организмов, форма тела которых представлена в виде микроскопических розеток с неровным контуром, с кольцевидным отверстием в центре тела, которое подводило к мысли о возможных находках организмов, обладающих специфической жизненной моделью — микрофоссилий из группы Porifera, имеющих фильтрационную систему (табл. II, фиг. 2, см. вклейку). При последующем просмотре материала губкоподобные организмы были обнаружены на крупных акритархах (рис. 2, б), микрофоссилиях *Yacutianema solubila* (рис. 1, а), на зеленых улотриковых нитях *Lomentunella vaginata* (табл. I, фиг. ба, бб), в ассоциации с микрофоссилиями *Rugosoopsis tenuis* (табл. II, фиг. 3), с органическими остатками грибной природы (табл. II, фиг. 2).

ПРИЧИНЫ ПОЗДНЕГО ОБНАРУЖЕНИЯ ГУБКОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Специфические, давно извлеченные из породы органические остатки не привлекали внимание по ряду следующих причин.

1. В середине 50-х гг. прошлого столетия (период становления палеонтологии докембрия) редко кто из палеонтологов допускал иную, чем растительную природу древних микрофоссилий. Только позднее стало понятно, что органический мир докембрия включает представителей царств монер, протистов, грибов, растений, животных.

2. Изменение стандартной методики обработки осадочных глинистых пород позволило извлекать крупные фрагменты сапропелевидных пленок, не разрушенных мелким дроблением породы (Герман, 1974). На пленках сохранялись органические остатки разнообразной морфологии, необычно крупные по своим размерам. На изучение микрофоссилий, ранее не известных для докембрия, потребовалось время (Тимофеев и др., 1976; Герман, 1979, 1981, 1990; Тимофеев, Герман, 1979; Герман, Тимофеев, 1985).

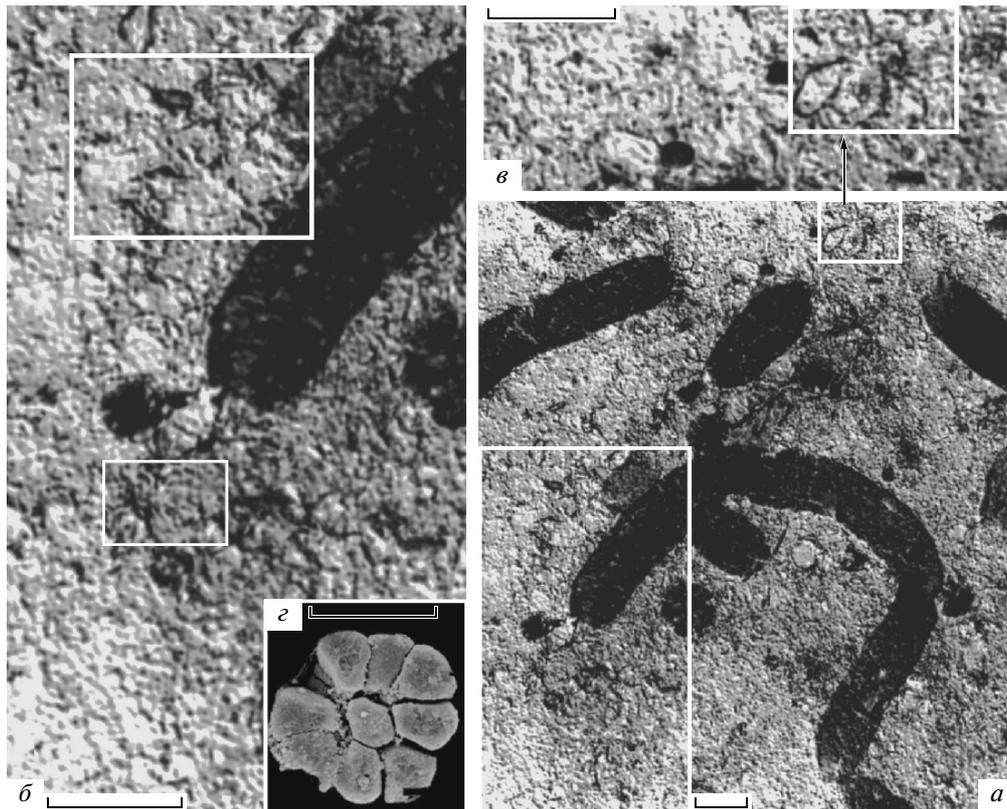


Рис. 1. Биопленка, образованная тесным расположением популяции рифейских губкоподобных микроорганизмов: *a* – экз. № 20–74, фрагмент биопленки с микрофоссилиями *Jacutianema solubila* Timofeev et Hermann, 1979; *б, в* – увеличенные участки поверхности биопленки отражают сложную многокомпонентную структуру поверхности; выделенные квадраты показывают радиально направленное расположение ископаемых структур, подобно расположению бластул у современных губок; *z* – бластула современной губки (из Leys, Ereskovsky, 2006). Масштаб линейки = 50 мкм.

3. Оптическая микроскопия 70-х гг. имела определенные ограничения. Изучение морфологии микроскопических микрофоссилий на стандартном микроскопе требует использования объективов большого увеличения $\times 40$ и $\times 100$ с масляной иммерсией). Из-за малой глубины резкости таких объективов при толщине предметного стекла около 0.3 мкм только незначительная часть площади изучаемого объекта имеет резкость, а поле зрения микроскопа достаточно сужено.

4. При фотографировании микрофоссилий использовалось маленькое увеличение для демонстрации многочисленности экземпляров, например, *Annulusia annulata*. Резкость изображения наводилась на крупные микрофоссилии (табл. I, фиг. 1), при этом структура биопленки выпадала из поля зрения. К сожалению, микроскопические губкоподобные организмы не видны при просмотре на биологическом микроскопе Ergaval и трудно распознаются при печати фотографий с невысоким разрешением.

МЕСТОПОЛОЖЕНИЕ МИКРОФОССИЛИЙ, МАТЕРИАЛ

Микрофоссилии обнаружены в глинистых отложениях лахандинской серии (Нужнов, 1967; Семихатов, Серебряков, 1983), развитой в среднем течении р. Май, правого притока р. Алдан (юго-восточная часть Сибирской платформы). Стратиграфически серия расположена на границе мезо-неопротерозоя, возраст отложений 1015–1025 млн. лет (Семихатов, 2000). Палеоэкологическая характеристика лахандинского палеобассейна, условия среды осадконакопления и минеральный состав пород, насыщенных органическими остатками, рассматриваются в специальных работах (Скляров, 1981; Подковыров, 2008; Podkovyrov, 2009).

Фрагменты биопленок, на которых обнаружены губки, выделены щадящим методом мацерации глинистых пород в плавиковой кислоте с использованием минимального ее количества так, чтобы кислота только покрывала поверхность аргиллитовой плиточки толщиной 0.5–1 см. Рас-

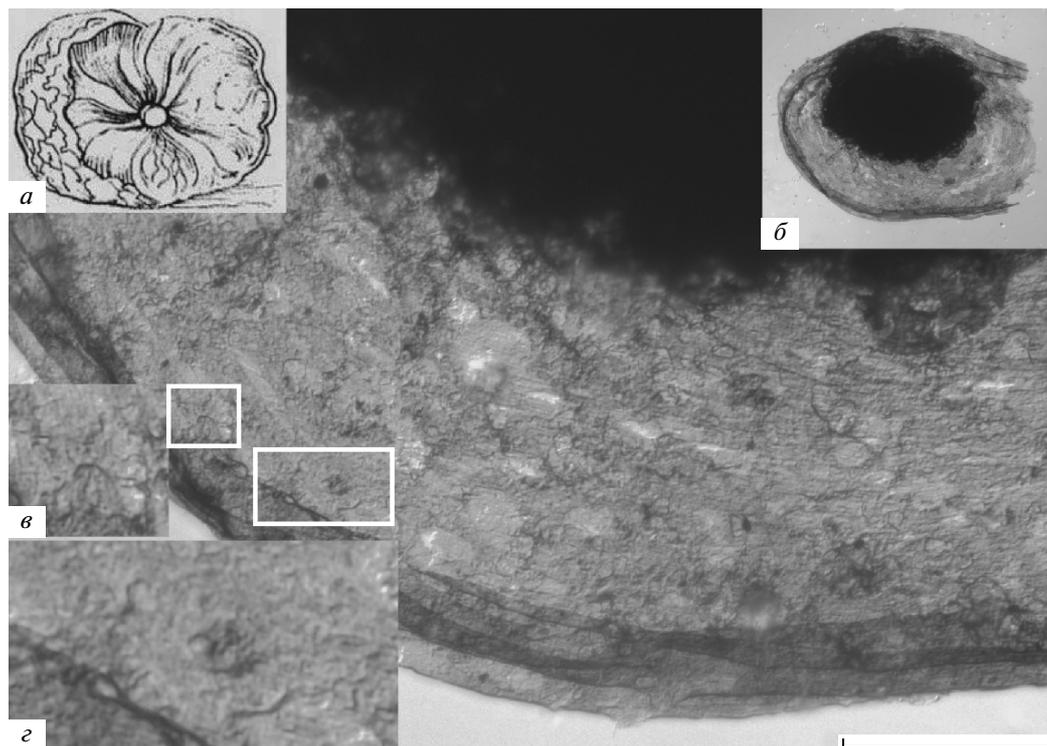


Рис. 2. Тип сохранности губкоподобных микрофоссилий, расположенных на поверхности акритархи: *a* – изображение мягкотелой губки из старинной работы (Gesner, 1558); *б* – экз. № 5767, рифейская акритарха *Pterospermopsisomorpha* sp. с поселениями губкоподобных фоссилий; *в* – плоский от диагенеза ископаемый экземпляр, сохранивший разделение на предполагаемые blastomeres; *г* – экземпляр особи, у которой blastomeres слились. Масштаб линейки = 50 мкм.

творение таких пород происходит достаточно быстро, и нет необходимости долго держать растворившийся осадок в кислоте. Раствор переливался в отдельный стакан с добавлением дистиллированной воды для нейтрализации от кислоты. К оставшейся части породы добавлялась новая порция кислоты. Процесс растворения такой плиточки может закончиться к концу рабочего дня. Отмытый от кислоты осадок просматривался под бинокляром. Органические пленки с большими предосторожностями, с помощью препаровальной иглы, под биноклярной лупой, переносились в каплю дистиллированной воды на предметное стекло, осторожно расправлялись и слегка подсушивались для изготовления постоянных препаратов.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ НАХОДОК

Морфологию микроскопических организмов трудно охарактеризовать однозначно, поскольку их исключительно мелкие размеры, сильная уплощенность, стертость морфологических деталей строения в большой мере ограничивают возможность реконструкции точного внешнего об-

лика губкоподобных организмов и последовательности их развития. Вопросы морфогенеза таких микрофоссилий могут обсуждаться лишь в форме предположений, но как общую закономерность необходимо отметить следующее. Присутствие в колониях скоплений мельчайших клеток размером 2–3 мкм (табл. I, фиг. 2) и клеток, имеющих тенденцию к радиальной аранжировке (табл. I, фиг. 3; табл. II, фиг. 2 – правый верхний квадрат; табл. II, фиг. 4). Радиальное расположение отдельных особей губковидных организмов наблюдается при образовании отдельных колоний и при слиянии в более крупные колонии (табл. II, фиг. 5).

Примечательно то, что в старинной работе (Gesner, 1558, с. 1144) приведено изображение объемной мягкотелой губки (рис. 2, *a*), которое, по представлениям авторов, морфологически соответствует плану строения рифейских организмов, претерпевших диагенез. Рисунок тела губки удивительно сходен с рисунком ископаемого тела, разделенного на blastomeres (?) (рис. 2, *в*), которые, очевидно, могли сливаться (рис. 2, *г*). Отмеченное сходство не кажется случайным. Регулярно повторяющиеся лахандинские находки имеют радиальное расположение клеток (рис. 1, *б*, *в*,

см. квадраты), близкое к строению бластулы современных демоспонг *Halisarca dujardini* (рис. 1, *с* — фото по Leys, Ereskovsky, 2006).

Следует отметить сложную многокомпонентную, биоморфную структуру пленок. Они часто многослойные и показывают наложение друг на друга отдельных стадий развития древних организмов, возможно, разных поколений (табл. I, фиг. 3, фиг. 6б).

Целесообразно представить фрагмент рифейской био пленки (табл. II, фиг. 2), образованной колонией слегка минерализованных организмов, приобретающих в определенной фазе их развития (при старении?) специфический белый цвет. Форма тела сферическая с неровным краевым контуром, видимым у трех экземпляров ископаемых организмов (табл. II, фиг. 2, нижний квадрат). Часть ископаемых микрофоссилий в этой колонии показывает сформированное в центре тела темное пятно или кольцевидное устье, которое морфологически сходно с оскулюмом губок. Оно может быть закрытым или открытым. Морфология и размеры одиночных губковидных экземпляров изменчивы, диаметр от 10–20 до 100 мкм. Молодые особи мелкие, темного цвета, вероятно, мягкие в начале онтогенеза. Взрослые особи, более светлые по окраске, достигали более крупных размеров. Наблюдаемый тип формирования рифейской колонии и внешняя форма слагающих ее губкоподобных организмов (табл. II, фиг. 2) кажутся тождественными современным губкам, строящим биогермы на мелководье (табл. I, фиг. 1; фото из Denning, 2003).

Многokrратно наблюдаемые клетки овальной формы, похоже, дифференцированы на передний — задний концы, что позволяет допускать сравнение рифейских организмов с потенциальными личинками. У личинок современных губок задний конец всегда помечен выселением темноокрашенных клеток, организованных в виде кольца (табл. II, фиг. 2). Процесс образования такого кольца состоит из двух фаз. Он изучен на примере эмбриогенеза современных демоспонг *Repagia*. Вначале пигментные клетки, покрывающие всю поверхность эмбриона, мигрируют к будущему заднему концу и образуют темное пятно. После этого клетки из пятна двигаются наружу и перестраиваются в кольцо (Degnan, Degnan, 2006). Претерпевающая метаморфоз, личинки превращаются в молодые губки, всегда расположенные оскулюмом наружу (табл. II, фиг. 4).

Жизненный цикл, связанный с образованием личиночной фазы, известен в классе *Demospongia* (Degnan, Degnan, 2006). Однако критерием принадлежности губок к определенной группе является наличие спикул. Изучая экземпляр микро-

фоссилий *Annulusia annulata* (табл. I, фиг. 5а), нельзя было не обратить особого внимания на поверхность экземпляра, испещренного массой коротких палочковидных структур (табл. I, фиг. 5б). Представляется вполне вероятным, что старые губкоподобные организмы разрушались, и от них сохранились мельчайшие скелетные остатки. Такие же структуры в большом количестве наблюдались и на био пленке (табл. I, фиг. 1), невидимые при небольшом увеличении.

Отсутствие ископаемых кремнистых спикул в интервале от креогения до эдиакария вызывает сомнения в правильности данных молекулярной филогении о древности кремнистых губок (Gaidos et al., 2007). Оставляя за рамками данной статьи сложный вопрос образования спикул у демоспонг и гексактинеллид, важно отметить, что синтез спикул этих губок начинается внутриклеточно и управляется посредством энзимов силикотэйна (Müller et al., 2007). Известно, что спикулы гексактинеллид эффективно пропускают свет (Müller et al., 2006, 2007), их просто можно не заметить.

При сравнении и предположении о близости рифейских организмов губкам приходится иметь в виду своеобразие этой группы организмов. Хорошо известна специфика строения современных губок, состоящих из разных пластов клеток, способных к дифференциации. На определенном этапе жизненного цикла происходит образование пор, каналов и спикул. В ископаемом состоянии можно предполагать менявшиеся фазы развития древних организмов, рассматривая группу однозначно родственных друг другу четырех сферических тел, зафиксированных на определенных стадиях морфогенеза, выраженного в разном рисунке морфологии организмов (табл. I, фиг. 4). Особенно показательна в этом отношении морфология губкоподобного организма меньшего диаметра. В нижней части этого экземпляра видны мельчайшие клетки-пузырьки; непосредственно несколько выше пузырьков заметны более крупные радиально аранжированные клетки. С этой сферой соприкасается сфера, несущая крестовидную сеть. Особь, расположенная в центре фотографии, сохранила пентактиновую спикулу.

Значительная часть рифейских организмов не имеют кроющего эпителия и представлены рыхлой сетью тонких нитевидных перемычек — синцитием, соединяющим между собой все части тела. Радиально направленные нитевидные коллагеновые структуры образуют связанную сеть, когда редуцируется мезоглея (табл. II, фиг. 6–8). Выяснение образования синцития, свойственного гексактинеллидам, даже у современных представителей требует детальных ультраструктурных

исследований, включая их эмбрионы и личинки (Leys et al., 2006). Выше уже отмечалось, что наблюдаемое отсутствие ископаемых кремнистых спикул в интервале от криогения до эдиакария вызывает сомнения в правильности данных молекулярной филогении о древности кремнистых губок (Gaidos et al., 2007). Однако, если сами спикулонесущие организмы были микроскопическими, то трудно ожидать такие находки спикул на породах. Несмотря на разные точки зрения по поводу находок ископаемых спикул, есть мнения о пропущенном докембрийском интервале существования губок (Wray et al., 1996; Conway Morris, 1997; Budd, Jensen, 2000).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Открытие новой группы микрофоссилий в рифейских отложениях лахандинской серии представляет интерес как фактический и оригинальный материал, долгое время оставшийся скрытым по отмеченным выше причинам. Обнаруженный тафоценоз включает остатки организмов, захороненных на различных стадиях онтогенеза, причем каждая стадия обнаруживает еще некоторую изменчивость. Организмы характеризуются развитием новой специализации, представленной наличием в центре тела устья с узлом радиально направленных тяжей, близких по морфологии спонгиновым фибрам гексактинеллид. Устье рассматривается в качестве центрального водного канала, характерного для губок. Сохранились организмы благодаря небольшому прижизненному объему их тела, вероятной упругости их субстанции.

Находки рифейских микрофоссилий в ассоциациях с организмами разной природы указывают на адаптивную их пластичность, устойчивость к стрессовым ситуациям, включая неоднократные оледенения. Установлено, что современные губки очень хорошо относятся к симбиозу с бактериями, создающими для них питательную среду и способствующими быстрой минерализации мягких тканей губок (Reitner, Worheide, 2002). Возможности установления новых взаимоотношений и взаимовлияний (симбиоза) могли сопровождаться неизбежными изменениями путей метаболизма, а сами процессы симбиогенеза оказали большое влияние на эволюцию органической жизни в докембрии (Маргелис, 1983; Марков, Юлдышев, 2009).

Оценка вышеотмеченных признаков микрофоссилий определяет их предполагаемую родственность губкам класса Demospongia и Hexactinellida. Сохранившиеся мельчайшие остатки скелетных структур и находка пятилучевой прозрачной спикулы представляется уникальным событием, обусловленным быстрым

захоронением органических остатков тонкодисперсным глинистым материалом.

Концентрация и растворимость биогенного кремнезема в современных океанах контролируется в основном поступлением обломочного силикокластического материала (Van Cappellen, Qiu, 1997; Dixit et al., 2001). Показано, что инкорпорирование иона Al^{+3} на поверхности кремнистых минералов предотвращает воздействие гидроксил-ионов, которые катализируют растворение и распад кремнезема спикул губок (Per, 1973; Van Bennekom et al., 1991). В лахандинский бассейн поступал материал каолинитовых кор химического выветривания. Именно этот богатый алюминием глинистый материал способствовал сохранности немногочисленных спикулообразных структур, обнаруженных, пусть и в незначительных количествах, после деликатной мацерации породы в HF. Можно предположить, что именно богатые глиноземом тонкодисперсные глины лахандинской серии постепенно приоткрывают столь редкое для начала верхнего рифея тафономическое окно для поисков действительных спикул губок Hexactinellida и Desmospongia.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Герман Т.Н. Из опыта извлечения крупных растительных остатков и микрофоссилий с помощью химического растворения пород // Микрофоссилии СССР. Новосибирск: Наука, 1974. С. 97–99.
- Герман Т.Н. Находки грибов в рифее // Палеонтология докембрия и раннего кембрия. Л.: Наука, 1979. С. 129–136.
- Герман Т.Н. Нитчатые микроорганизмы лахандинской серии р. Мая // Палеонтол. журн. 1981. № 2. С. 126–131.
- Герман Т.Н. Органический мир миллиард лет тому назад. Л.: Наука, 1990. 50 с.
- Герман Т.Н., Тимофеев Б.В. Eosolenides – новая группа проблематических организмов позднего докембрия // Проблематики позднего докембрия и палеозоя. Новосибирск: Наука, 1985. С. 37–40 (Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 632).
- Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных. Л.: Наука, 1968. 288 с.
- Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир, 1983. 352 с.
- Марков А.В., Юлдышев Ю.Н. Сотрудничество в эволюции (О некоторых фундаментальных движущих силах эволюции) // Экология и жизнь. 2009. № 7–8. С. 90–99.
- Нужнов С.В. Рифейские отложения юго-востока Сибирской платформы. М.: Наука, 1967. 175 с.
- Подковыров В.Н. Палеоэкология и тафономия лахандинской микробиоты верхнего рифея Сибири // Проблемы зарождения и эволюции биосферы. М.: Книжный дом “Либроком”, 2008. С. 531–540.
- Семихатов М.А., Серебряков С.Н. Сибирский гипостратотип рифея. М.: Наука, 1983. 224 с.

- Семихатов М.А.* Уточнение оценок изотопного возраста нижних границ верхнего рифея, венда, верхнего венда и кембрия // Дополнения к стратиграфическому кодексу России. СПб.: ВСЕГЕИ, 2000. С. 95–107.
- Скляр Р.Я.* Палеогеография позднего докембрия юго-восточной части Сибирской платформы в кумалинское время // Геология и металлогения докембрия Дальнего Востока. Л.: Наука, 1981. С. 77–84.
- Тимофеев Б.В., Герман Т.Н.* Докембрийская микробиота лахандинской свиты // Палеонтология докембрия и раннего кембрия. Л.: Наука, 1979. С. 137–147.
- Тимофеев Б.В., Герман Т.Н., Михайлова Н.С.* Микрофоссилии докембрия, кембрия и ордовика. Л.: Наука, 1976. 106 с.
- Федонкин М.А.* Бескелетная фауна венда и ее место в эволюции метазоа. М.: Наука, 1987. 176 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 226).
- Butterfield N.J.* Modes of pre-Ediacaran multicellularity // Precambrian Res. 2009. V. 173. P. 201–211.
- Brasier M., Green O., Shields G.* Ediacarian sponge spicule clusters from southwestern Mongolia and the origins of the Cambrian fauna // Geology. 1997. V. 25. № 4. P. 303–306.
- Budd G.E., Jensen S.* A critical reappraisal of the fossil record of the bilateria phyla // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 2000. V. 75. P. 253–295.
- Conway Morris S.* Molecular clocks: Defusing the Cambrian “explosion”? // Current Biol. 1997. V. 7. P. 71–74.
- Fedonkin M.A.* The origin of the Metazoa in the light of the Proterozoic fossil record // Paleontol. Res. 2003. V. 7. P. 9–41.
- Degnan S.M., Degnan B.M.* The origin of the pelagobenthic metazoan life cycle; what’s sex got to do with it? // Integr. Compar. Biol. 2006. V. 46. № 6. P. 683–690.
- Denning D.* Branches on the tree of life: Sponges // Biology of Sponges/DVD guide. BioMEDIA association. 2003 [http:// www.ebiomedia.com/Branches-on-the-Tree-of-Life-The-Biology-of/The-Biology-of-Sponges/flypage-video.tpl.html](http://www.ebiomedia.com/Branches-on-the-Tree-of-Life-The-Biology-of/The-Biology-of-Sponges/flypage-video.tpl.html).
- Dixit S., Van Cappellen P., Van Bennekom A.J.* Processes controlling solubility of biogenic silica and pore water build-up of silicic acid in marine sediments // Marine Chem. 2001. V. 73. P. 333–352.
- Gaidos E., Dubuc T., Dunford M. et al.* The Precambrian emergence of animal life: a geobiological perspective // Geobiology. 2007. V. 5. № 4. P. 351–373.
- Gehling J.G., Rigby J.K.* Long expected sponges from the Neoproterozoic Ediacara fauna of South Australia // J. Paleontol. 1996. V. 70. P. 185–195.
- Gesner C.* Historiae animalium. V. III (4). Qui est de piscium et aquatiliu animalium natura. Tiguri (Zürich): Gulielmi Rondeletii et Petri Bellonii, 1558. P. 1–38, 1–1297.
- Iler R.K.* Effect of adsorbed alumina on solubility of amorphous silica in water // J. Colloid and Interface Sci. 1973. V. 43. P. 399–408.
- Laflamme M., Schiffbauer J.D., Narbonne G., Briggs D.G.* Microbial biofilms and the preservation of the Ediacara biota // Lethaia. 2011. V. 44. Iss. 2. P. 203–213.
- Leys S.P., Cheung E., Boury-Esnault N.* Embryogenesis in the glass sponge *Oopsacas minuta*: Formation of syncytia by fusion of blastomeres // Integr. Compar. Biol. 2006. V. 46. P. 104–117.
- Leys S.P., Ereskovsky A.V.* Embryogenesis and larval differentiation in sponges // Can. J. Zool. 2006. V. 84. P. 262–287.
- Li C.-W., Chen J.-Y., Hua T.-E.* Precambrian sponges with cellular structures // Science. 1998. V. 279. P. 879–882.
- Maloof A.C., Porter S.M., Moore J.L. et al.* The earliest Cambrian record of animals and ocean geochemical change // GSA Bull. 2010. V. 122. № 11–12. P. 1731–1774.
- Müller W.E.G.* The origin of metazoan complexity: Porifera as intergraded animals // Integr. Compar. Biol. 2003. V. 43. P. 3–10.
- Müller W.E.G., Belikov S.I., Tremel W. et al.* Siliceous spicules in marine demosponges (example *Suberites domuncula*) // Micron. 2006. V. 37. P. 107–120.
- Müller W.E.G., Li J., Schroder H.C. et al.* The unique skeleton of siliceous sponges (Porifera; Hexactinellida and Demospongiae) that evolved first from the Urmetazoa during the Proterozoic: a review // Biogeosciences. 2007. V. 4. P. 219–232.
- Müller W.E.G., Wang X., Cui F.-Z. et al.* Sponge spicules as blueprints for the biofabrication of inorganic–organic composites and biomaterials // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2009. V. 83. P. 397–413.
- Podkovyrov V.N.* Mesoproterozoic Lakhanda lagerstätte, Siberia: paleoecology and taphonomy of the microbiota // Precambrian Res. 2009. V. 173. № 1–4. P. 146–153.
- Reitner J., Worheide G.* Non-lithistid Demospongiae – origins of their palaeobiodiversity and highlights in history of preservation // Systema Porifera. A Guide to the Classification of Sponges. V. 1 / Eds. J.N.A. Hooper, R.W.M. van Soest. N.Y.: Kluwer Acad./Plenum Publ., 2002. P. 52–70.
- Serezhnikova E.A., Ivantsov A.Yu.* *Fedomia mikhaili* – a new spicule-bearing organism of sponge grade from the Vendian (Ediacaran) of the White Sea, Russia // Palaeoworld. 2007. V. 16. № 4. P. 319–324.
- Sperling E.A., Peterson K.J., Pisani D.* Phylogenetic-signal dissection of nuclear housekeeping genes supports the paraphyly of sponges and the monophyly of Eumetazoa // Mol. Biol. Evol. 2009. V. 26. № 10. P. 2261–2274.
- Sperling E.A., Robinson J.M., Pisani D., Peterson K.J.* Where’s the glass? Biomarkers, molecular, and microRNAs suggest a 200-Myr missing Precambrian fossil record of siliceous sponge spicules // Geobiology. 2010. V. 8. P. 24–36.
- Van Bennekom A.J., Buma A.G.J., Nolting R.F.* Dissolved aluminum in the Weddell-Scotia confluence and effect of Al on the dissolution kinetics of biogenic silica // Marine Chem. 1991. V. 35. P. 423–434.
- Van Cappellen P., Qiu L.Q.* Biogenic silica dissolution in sediments of the Southern Ocean. 1. Solubility // DeepSea Research Pt II: Topical Studies in Oceanography. 1997. V. 44. Iss. 5. P. 1109–1128.
- Walker G.* Snowball Earth: the story of the great global catastrophe that spawned life as we know it. N.Y.: Crown Publ., 2003. 269 p.
- Wray G.A., Levinton J.S., Shapiro L.H.* Molecular evidence for deep Precambrian divergences among metazoan phyla // Science. 1996. V. 274. P. 568–573.
- Yin C., Gao L.* The microfossils in phosphate deposit in Doushantuo stage Sinian System, Weng’an, Guizhou Province // Chinese Sci. Bull. 2000. V. 45. № 3. P. 279–284.

Объяснение к таблице I

Фиг. 1. Экз. № 5572, биопленка с микрофоссилиями *Annulusia annulata* при увеличенном масштабе показала многокомпонентную структуру (см. фиг. 3, 6б).

Фиг. 2. Экз. № 5838, скопление мельчайших клеток.

Фиг. 3. Экз. № 18–2010, радиальное расположение мельчайших клеток.

Фиг. 4. Экз. № 5805, разные фазы морфогенеза губок, сферическое тело (в центре фото) сохранило пентактиновую спикулу.

Фиг. 5. Экз. № 5775: 5а – кольцевидное образование *Annulusia annulata*; 5б – увеличенный фрагмент, показывающий наличие губкоподобных организмов с многочисленными предполагаемыми скелетными остатками, создающими тонкоиспещренную поверхность микрофоссилии.

Фиг. 6. Экз. № 5800: 6а – в мате из зеленых водорослей с цианобактериями присутствует сферическое тело, поверхность которого несет крестообразную сеть; 6б – увеличенное тело с крестообразной сетью на биопленке, показывающей сложную ее структуру.

Масштаб линейки: фиг. 1 = 200 мкм, 2 = 5 мкм, 3, 4 = 10 мкм, 5а = 100 мкм, 5б = 30 мкм, 6а = 50 мкм, 6б = 20 мкм.

Объяснение к таблице II

Фиг. 1. Биогерм современных губок, из (Denning, 2006).

Фиг. 2. Экз. № 15832, биопленка с рифейскими организмами, которые по типу образования колонии и по форме отдельных особей (см. квадраты) морфологически близки губкам, изображенным на табл. I, фиг. 1.

Фиг. 3. Экз. № 6–2/12.4.77, фрагмент *Rugosoopsis tenuis* с поселениями губкоподобных фоссилий.

Фиг. 4. Экз. № 20–1974, радиальное расположение потенциальных личинок губкоподобных организмов.

Фиг. 5. Экз. № 18–1974, радиальное формирование колоний отдельными особями.

Фиг. 6–8. Фрагменты биопленок, показывающих сеть редуцированной мезоглеи, с крестовидными структурами (?stauracts): 6, 7 – экз. № 4585; 8 – экз. № 18–2010.

Масштаб линейки: фиг. 2 = 100 мкм, 3, 5, 6–8 = 50 мкм, 4 = 10 мкм.

Records of a New Spongelike Group in the Riphean Biota

T. N. German, V. N. Podkovyrov

New microfossils of presumably sponge organization grade have been recorded in the Meso–Neoproterozoic boundary beds of the Riphean Lakhanda Formation (Maya River, Uchur–Maya Region, southeastern Siberia). Because of the microscopic size, they remained invisible for a long time among abundant green algae on the surface of individual acritarchs in associations with nematode-like organisms and zygotes and suspensors of fungal microfossils. The specimens were found during a reexamination of the type material of *Annulusia annulata* Timofeev et Hermann, 1979, fixed on biofilms. The biofilms have shown the presence of very small, abundant, colonial organisms represented by aggregations of cells tightly connected in a soft tissue structure. In morphological characters, mode of life, occurrence of spicule-like structures, symmetry of their body, with a central canal positioned at the apex and interpreted here as an osculum, they are considered to be similar to the sponges Demospongiae and Hexactinellida. The microfossils with a syncytium and collagen–fibrous network (amorphous body) resemble the sponge class Hexactinellida.

Keywords: eukaryotic microfossils, spongelike organisms, biofilms, benthic lifestyle, Lakhanda Microbiota, Late Precambrian, southeastern Siberia.

