

# ВЕНДСКАЯ СИСТЕМА

1



· НАУКА ·

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ОТДЕЛЕНИЕ ГЕОЛОГИИ, ГЕОФИЗИКИ И ГЕОХИМИИ

# ВЕНДСКАЯ СИСТЕМА

1

ИСТОРИКО-ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ  
И ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ  
ОБОСНОВАНИЕ

*Палеонтология*

Ответственные редакторы  
академик Б.С. СОКОЛОВ,  
доктор геолого-минералогических наук  
А.Б. ИВАНОВСКИЙ



МОСКВА  
"НАУКА" 1985





Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование. Т. 1. Палеонтология. М.: Наука, 1985.

Приведено палеонтологическое описание ископаемых остатков из вендских отложений и дано их изображение на фототаблицах.

Для палеонтологов, широкого круга геологов.

Табл. 4, ил. 37, фототабл. 88.

Рецензенты: *В.Н. Шиманский, В.В. Миссаржевский*

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Двухтомная монография "Вендская система: историко-геологическое и палеонтологическое обоснование" является итогом 30-летних исследований по одной из коренных проблем стратиграфической геологии и истории развития органического мира на пограничном рубеже докембрия и фанерозоя, приведших к выводу о необходимости выделения новой стратиграфической системы — вендской (впервые за последние 100 лет).

В первом томе рассматривается история воззрений на характер и значение геологического рубежа докембрий — кембрий, история выделения венда (в начале как комплекса, а затем как системы) и родственных ему подразделений верхнего докембрия. Затем дается детальный проморфологический анализ вендских метазоа, на основе которого обосновывается выделение ряда новых крупных таксонов многоклеточных животных; далее следует наиболее полное систематическое описание всех основных групп органического мира венда, включая уникальную фауну бесскелетных многоклеточных животных (из самых богатых в мире местонахождений Зимнего и Летнего берегов Белого моря, Подольского Приднестровья и Оленекского поднятия и своеобразных местонахождений метазоа на Урале), следы жизнедеятельности, многоклеточные макроскопические водоросли, актиномицеты и организмы неясного систематического положения, разнообразные микрофоссилии (акритархи и нитчатые формы), известковые водоросли из самых верхов венда, строматолиты и микрофитолиты. Все описываемые формы иллюстрируются богатейшим атласом фототаблиц. Список цитированной литературы, единый на оба тома, находится в конце второго тома.



## ВВЕДЕНИЕ

Предположения, что в основании нормально-осадочного чехла Русской (=Восточно-Европейской) платформы могут находиться отложения более древние, чем кембрийская система английских геологов, возникали давно и неоднократно. Именно такое допущение делалось в отношении залегающих на склонах Балтийского щита "немых" слоев широко известных "синих глин" и непосредственно их подстилающих базальных песчаников (Schmidt, 1897; Ламанский, 1897; Bubnoff, 1926; Scupin, 1928 и др. — см. Соколов, 1952). Однако только после обобщения первых результатов глубокого бурения на Русской платформе, начавшегося на второй половине 40-х годов и впервые вскрывшего разрез, заключенный между известным по обнажениям древнейшим нижним кембрием и кристаллическим фундаментом, стало очевидным, что чехол подстилают не каледониды, как полагал А.Д. Архангельский (1940), и что в основании этого чехла находится ранее неизвестный мощный комплекс морских отложений терригенного-состава.

Возрастная и стратиграфическая интерпретация этого комплекса вызвала острую и длительную дискуссию, хорошо известную не только в советской, но и в западной литературе. Одни (их было большинство) видели в терригенных отложениях комплекса более древние слои того же нижнего кембрия (Брунс, 1957 и мн. др.), другие — платформенный эквивалент всей докембрийской рифейской группы Урала (Шатский, 1952а, б), третьи — новое самостоятельное крупное стратиграфическое подразделение, равноценное по своему рангу кембрийской системе (Соколов, 1952). Соответственно комплекс сравнивался с синийской системой, которой А. Грабау (Grabau, 1922) и А.Н. Мазарович (1947) придали смысл первой докембрийской системы палеозойской группы.

Формированию последнего представления более всего способствовало палеогеографическое обобщение совершенно новых данных по додевонским отложениям Русской платформы, предпринятое мною совместно с Е.П. Александровой в период 1948—1952 гг. (Соколов, Александрова, 1952). Отложения древнейшего осадочного покрова платформы были расчленены при этом на два больших комплекса: верхний — балтийский (содержащий типовую ассоциацию нижнекембрийской фауны) и нижний — вендский (охарактеризованный в то время только микрофитофоссилиями, редкими следами жизнедеятельности организмов и проблематиками, получившими позднее название *Beltanelloides*). Докембрийский возраст вендского комплекса (или серии) у меня не вызывал сомнения. Только в этом отношении совпадали наши точки зрения с Н.С. Шатским. Но она существенно расходилась в трактовке стратиграфического ранга подразделения (система или группа = зратема), его корреляции со всем разрезом обнаженного рифея Горной Башкирии, а отсюда и в номенклатуре (синийская система или рифейская группа), в понимании историко-геологической связи редкинской и валдайской серии (венд) с балтийской серией (кембрий) и в оценке принципиального значения для венда, как отложений особой системы и периода, предкембрийского кли-



матического минимума (тиллиты и холодноводные осадки в первой фазе истории) и уже высокого уровня дифференциации предкембрийской жизни.

История дальнейших исследований венда Русской платформы и его аналогов на Урале, в Сибири, в арктических районах и в Средней Азии хорошо известна. Она очень полно отражена в огромной литературе по стратиграфии, микропалеонтологии (а с середины 60-х годов и по палеонтологии Metazoa и Metaphyta), по литологии и фациальному анализу, палеогеографии и тектоническим процессам, по полезным ископаемым — углеводородным и рудным в первую очередь. Коснусь только самых существенных моментов. Возрожденная концепция синийской системы с ее завершающим вендским комплексом получила в СССР весьма широкое распространение и вошла в 50-х годах в официальную картографию. Вероятно наиболее полное выражение она получила в общих представлениях о геологической истории "досинийских платформ" Евразии (Соколов, 1958).

Однако вскоре стало очевидным, что синий Китая и рифей СССР фактически идентичны или очень близки между собой, характеризуются однотипными ассоциациями строматолитов (Вологдин, 1962 и др.), а по своему стратиграфическому объему и возрасту соответствуют всему верхнему протерозою или верхнему докембрию. По прежним и новейшим данным нижняя граница рифея в стратотипическом регионе Южного Урала была определена в  $1650 \pm 50$  млн. лет (Keller, Krasnobaev, 1983). Основание синийской субэратемы, как ее стали называть китайские геологи в период 1975—1980 гг. (The Sinian System of China, 1976; Sinian Suberathem in China, 1980), датируется сейчас возрастом 1900 млн. лет по подошве одновременно выделенной Чанчэнской системы, или 1650 млн. лет по подошве Нанькоуской системы, отнесенной к "эратеме палеофита" — примерному эквиваленту рифея СССР (Zhao, 1983). В 1982 г. Стратиграфический Комитет КНР ликвидировал синийскую субэратему вообще, заменив ее несколькими новыми системами, из которых только верхняя, в интервале  $800 \pm 50$ —570—600 млн. лет, сохранила название синийской системы. Этим актом было снято двойственное употребление название "синийская", что вместе с приведенными данными возрастной изотопии, дало основание рассматривать синий уже как особую эру с вендским периодом в ее верхней части (Harland et al., 1982). Рифей при этом также возводился в ранг эры. В действительности, конечно, рифейские отложения образуют особую эонотему, отвечающую зону фундаментального значения во всей истории Земли. Классический синий Цзисяньского стратотипического разреза (Северный Китай, Тяньцзинь, Джиксян) мог бы служить эталоном такого же значения (Sinian Suberathem..., 1980).

В СССР взаимоотношения рифея и венда получили разную трактовку, хотя с начала 60-х годов всеми исследователями стали единодушно относиться к верхнему протерозою. Большое значение в этом отношении имели обобщающие работы Б.М. Келлера (Верхний докембрий, 1963; Келлер, 1968). Вместе с тем, одни принимали венд как разновеликое завершающее (четвертое) подразделение рифейской группы и одновременно пользовались названиями терминальный рифей или вендомий (Келлер, 1966, 1973 и др.; Chumakov, Semichatov, 1981 и др.) и венд s.str. (Якобсон, Крылов, 1977 и др.), другие последовательно отстаивали независимость очень разных по своему объему рифея и венда (Соколов, 1964, 1968, 1972, 1976, 1980 и др.). Взгляды первых опирались, главным образом, на близость ассоциаций строматолитов и микрофитолитов, что было вполне естественно для этих биоседиментарных продуктов жизнедеятельности прокариот, аналогично формирующихся и ныне и сильно зависимых в своей морфологии от эколого-фациальных обстановок. Отчасти действовал гипноз трактовки рифейской группы, вплоть до ашинской серии Урала (теперь это доказанный палеонтологический аналог неполного разреза венда), как отражающей тектонически единый формационный этап геосинклинального развития (Шатский, 1945).

Рифей и венд, как самостоятельные стратиграфические подразделения, были приняты первым Всесоюзным совещанием по стратиграфии верхнего докембрия Сибири (Решения..., 1962) и с тех пор венд (юдомский комплекс, юдомий) стал общепотребительным понятием для обозначения четко обособленного от рифейских комплексов транс-



грессивного чехла, преимущественно уже карбонатных отложений, непосредственно подстилающих нижний кембрий Сибирской платформы (Всесоюзный симпозиум..., 1965; Аналоги..., 1975; Хоментовский, 1976).

Пограничные венд-кембрийские дотрилобитовые слои привлекли особое внимание. В них была обнаружена древнейшая раннекембрийская фауна разнообразных скелетных организмов, послужившая основой выделения нового томмотского яруса (Розанов, Миссаржевский и др., 1966, 1969) и широкого обсуждения проблемы границы докембрия и кембрия (Миссаржевский, Розанов, 1973; Кауи, Розанов, 1973, 1982; Соколов, 1974, 1977, 1980; Розанов, 1976; Розанов, Соколов, 1980; Rozanov, Sokolov, 1982 и др.). Фактически она свелась к определению границы венда (юдомского комплекса) и томмотского яруса, а еще точнее — немакит-далдынского горизонта (яруса) венда и суннагинского s.l. горизонта нижнего кембрия. Фанерозойский (биологический) принцип типизации границ стратиграфических систем нашел здесь наиболее благоприятную почву для своего применения и стал основой многолетней деятельности Рабочей группы проекта № 29 Международной программы геологической корреляции по определению границы докембрия и кембрийской системы.

На Русской платформе граница венда и кембрия со времени моих первых работ принималась по границе котлинского горизонта венда и ровенского горизонта балтийской серии нижнего кембрия. Но уже после открытия богатейшей ассоциации сабеллитид в немакит-далдынском горизонте и его аналогах в Сибири (Соколов, 1968), столь типичной для ровенского (нижнебалтийского) горизонта европейской части СССР, стало складываться представление о их одновозрастности и разном уровне проведения границы венда и кембрия на Русской и Сибирской платформах. Последующие открытия в этих горизонтах однотипных ассоциаций вендотенид окончательно подтвердили этот вывод (Лучинина, Кирьянов, Гниловская, 1978 и др.) и сделали необходимым перемещение ровенского горизонта в состав венда.

Как уже отмечалось, по своему смыслу венд с самого начала выделялся как подразделение системного ранга, хотя и именовался как серия или комплекс. В.В. Меннер и Н.А. Штрейс (1971), отмечая значительность вендских геологических событий, считали его ранг еще более высоким. Первая публикация, в которой венд был назван особой системой, вероятно принадлежала мне (Соколов, 1964), что было недавно отмечено Б.М. Келлером (1983), рассматривавшим вопрос о приоритете названий систем (периодов) — вендской, синийской — в новом смысле китайских геологов, о чем говорилось выше (The Sinian System of China, 1976), и эдиакарской (Cloud, 1968, 1976; Cloud, Glaessner, 1982). Как наиболее древнее подразделение кембрия, последнее название было употреблено еще раньше (Termier, Termier, 1960). Однако я широко пользовался и термином "протосистема" (Келлер, 1966), в качестве таковой или просто системы, связывая ее с фанерозоем (Соколов, 1972, 1980). При рассмотрении главных стратиграфических подразделений докембрия СССР, венд официально был сохранен Стратиграфическим комитетом СССР в качестве независимого от рифея предкембрийского подразделения общей стратиграфической шкалы верхнего протерозоя (Келлер, Шульга, 1978; Аксенов и др., 1978; Семихатов, 1979; Keller, Krasnobaev, 1983). Как самостоятельная геологическая система, венд рассматривается и в настоящей работе.

Строго говоря, подразделения в ранге систем, официально до сих пор были приняты только для фанерозоя, или фанерозойской эонотемы, и вопрос о стратиграфическом положении новой системы возник впервые в последние годы с обособлением вендской, синийской s.str. и эдиакарской систем. Последние, однако, как будет видно из заключительной части монографии, не являются синонимами, так как разновелики по своему объему и геохронологическим рубежам:  $650 \pm 10$  (допускается 680) млн. лет для основания венда (Семихатов, 1979; Keller, Krasnobaev, 1983), 800-850 млн. лет. — для основания синия s.str. (International Symposium..., 1983) и 640-670 млн. лет для эдиакария в его двух разных расчетах (Jenkins, 1981; Cloud, Glaessner, 1982). Важнейшей, однако, следует считать верхнюю границу, так как только она имеет или может иметь



палеонтологическое обоснование принципиального значения и, следовательно, коррелироваться в зависимости от соответствующего биостратиграфического стандарта нижней границы кембрийской системы. Для венда, по тем же источникам, она принята  $570 \pm 20$  млн. лет (но обычно, это относится к ровенскому или немакит-далдынскому горизонтam), для синия s.str. —  $560 \pm 10$  млн. лет и для эдиакария — 540-550 млн. лет; но последняя граница совершенно условна, так как в Австралии нет нижних слоев кембрия и неизвестны стратиграфические аналоги верхнего венда СССР.

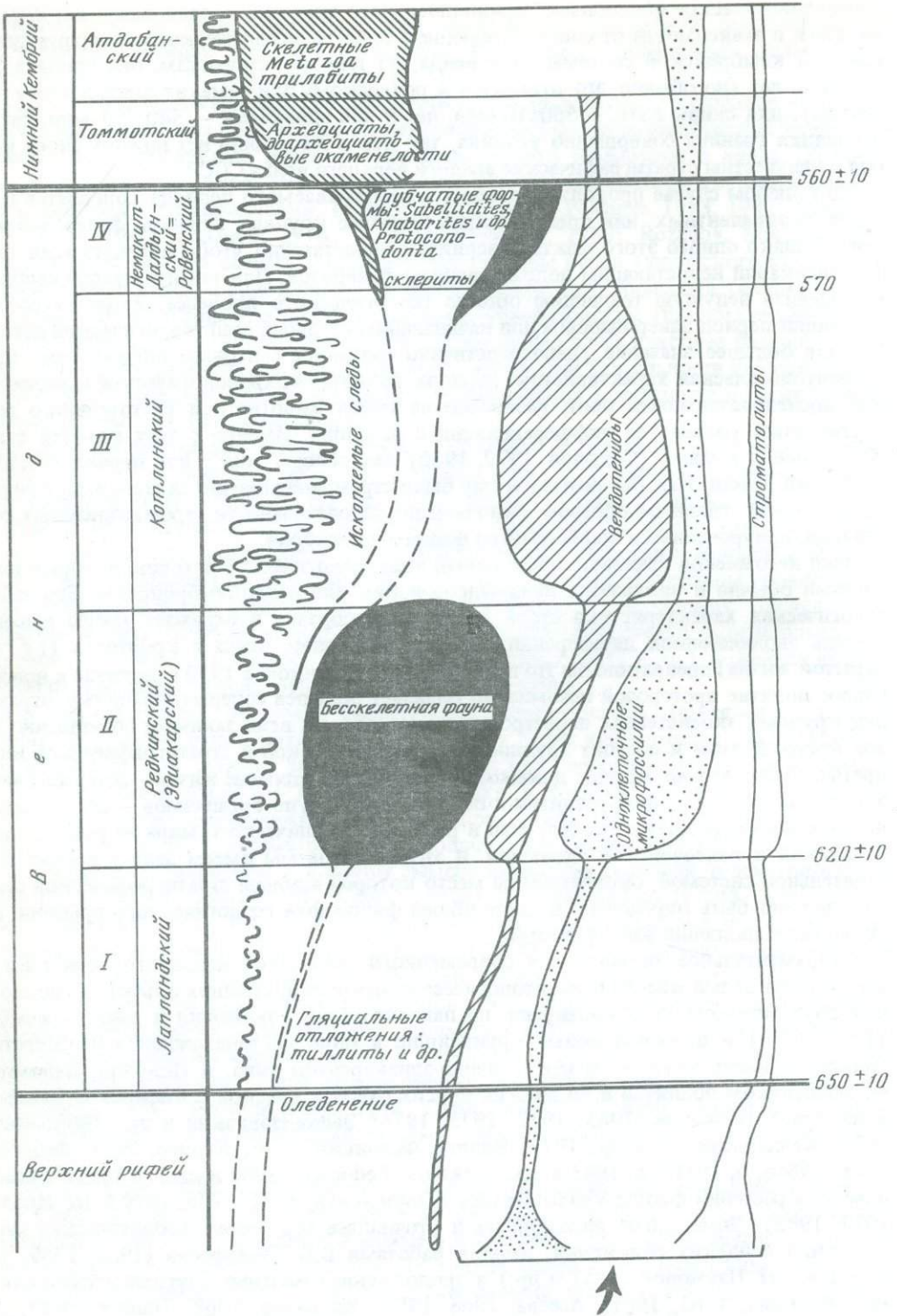
Но в любом случае продолжительность рассматриваемого периода колеблется в пределах эквивалентных или превышающих наиболее крупные периоды фанерозойского зона. Однако одного этого факта совершенно недостаточно, чтобы признать венд, синий или эдиакарий недостающим подразделением фанерозоя. Для такого вывода необходимо оценить ведущую тенденцию общего геологического процесса: является соответствующий период завершающим или начинающим крупный этап геологической истории. Но еще большее значение (непосредственно связанное с первым положением) имеет палеонтологическая характеристика периода, полнота биохронологической и экосистемной последовательности биот, разнообразие групп животного и растительного мира, достигнутый уровень их дифференциации и радиации. Именно с этих позиций венд и обосновывался мною (Соколов, 1972, 1980) как особый этап<sup>1</sup> или период (система) в истории Земли. Как бы антитезой ему было стремление прочно связать венд с рифеем на основании, главным образом, сквозной последовательности строматолитовых образований, приуроченных к карбонатным фациям докембрия.

Венд несомненно начинается собою новый этап геологической истории, который тектонистами обычно и называется венд-палеозойским или вендокембрийским. Его палеонтологическая характеристика столь теперь разнообразна и отражает такую высокую степень эволюционной дифференциации, что положение венда в криптозое (т.е. зоне скрытой жизни) превратило бы это предложенное Чэдвиком в 1930 г. понятие в нонсенс. Старое понятие протерозой несомненно обладает большей содержательностью, отражает ряд крупных экосистемных перестроек, среди которых венд занимает совершенно особое место. В этом и состоит трудность его биологической и стратиграфической интерпретации. Формально это еще докембрий, по дифференциации жизни — это уже фанерозой, по специфике этапов развития и особому типу групп организмов — это особое целостное подразделение и особый этап в развитии органического мира на рубеже протерозойской и палеозойской эволюции. В этом смысле мы имеем дело с вполне самостоятельной системой, окончательное место которой в общей стратиграфической шкале еще должно быть определено в свете общей философии геологического времени, пространства и эволюции живых систем.

Фундаментальное значение для современного понимания вендского периода и его жизни имел целый каскад палеонтологических открытий, ставших объектом рассмотрения двух Всесоюзных симпозиумов по палеонтологии докембрия и раннего кембрия (1965, 1976) и особенно новые крупнейшие в мире местонахождения бесскелетных Metazoa эдиакарского, а точнее — вендо-эдиакарского типа, в Подолии, Беломорье, на Оленекском поднятии и во многих других районах Русской и Сибирской платформ и на Урале (Соколов, 1965, 1972, 1975, 1976; Заика-Новацкий и др., 1968; Палий, 1976; Келлер, Меннер и др., 1974; Келлер, Федонкин, 1976; Келлер, 1979; Федонкин, 1978, 1980а, б, 1981а, б, 1983 и др.; Sokolov, Fedonkin, 1984 и др.), а также мегаскопических растений флоры Vendotaenides (Гниловская, 1971, 1976, 1979 и др., Ищенко, 1979, 1982). Значительно расширилась и уточнилась микропалеонтологическая характеристика вендских отложений, начатая работами Б.В. Тимофеева (1952, 1959, 1973 и др.) и С.Н. Наумовой (1951 и др.) и продолженная многими другими исследователями (Волкова, 1962, 1981; Асеева, 1968—1982; Кирьянов, 1968; Пашкявичене, 1980

<sup>1</sup> В английском издании работы не следует путать stage с Stage — ярусом, как внутрисистемным подразделением общей стратиграфической шкалы.





Р и с. 1. Характер развития основных групп органического мира в венде и раннем кембрии

и т.д.). Наиболее полный обзор всех групп ископаемых венда СССР и особенно Русской и Сибирской платформ дается в настоящем труде (т. 1).

Характер развития основных групп органического мира в венде и раннем кембрии иллюстрируется рис. 1. Он позволяет увидеть специфические черты в хронологическом распространении бесскелетных Metazoa, как бы замыкающихся в редкинском веке (средняя часть венда или конец его ранней эпохи), в распространении следов жизнедеятельности бентосных организмов, вендотениевой флоры, многочисленных микрофитофоссилий далеко не всегда ясного систематического положения, и фитолитов, свойственных карбонатным фациям Сибирской платформы. В постлапландскую эпоху четко выделяются еще три биостратиграфических подразделения: редкинский, котлинский и ровенский горизонты.

Таким образом, в целом для стратотипической области вендской системы принимается четырехчленная схема. В номенклатурном отношении эти подразделения являются стратиграфическими горизонтами или региональными ярусами, характеризующимися большой выдержанностью различных физических и особенно палеонтологических признаков. Географически на огромной площади сохраняется устойчивая последовательность всех горизонтов между верхним рифеем (пачелмский горизонт и его аналоги) и нижним кембрием (томмотский ярус, горизонт лонтова Русской платформы). Лапландский или варангерский горизонт (в литературе широко известен как волынская серия), содержащий поздние тиллиты, сформировался в ходе постепенного потепления климата и начала пострифейской широкой трансгрессии, следовавшей за планетарной гляциальной эпохой, вызвавшей коренную экосистемную перестройку. Редкинский горизонт венчает ранний венд и содержит богатейшую биоту бесскелетных Metazoa, эдиакарского типа. Котлинский и ровенский горизонты составляют верхний венд, наиболее типично выявленный пока в СССР и отчасти в Китае. Общий синтез по венду дается в заключительной части труда (т. 2) и в особой статье "Вендский период в истории Земли" (Соколов, 1984). Этот синтез был подготовлен к 27-й сессии Международного геологического конгресса, Москва, 1984 г. (Соколов, 1984; Соколов, Федонкин, 1984).



# Глава I

## БЕССКЕЛЕТНАЯ ФАУНА ВЕНДА: ПРОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

### ВВОДНАЯ ЧАСТЬ

Настоящая глава посвящена характеристике основных групп многоклеточных животных позднего докембрия, представляющих первую страницу палеонтологической летописи метазоа. В последующих частях данной главы мы постараемся выявить некоторые наиболее важные особенности морфологии древнейших беспозвоночных, раскрыть специфичность этих особенностей, как присущих только вендской фауне, чтобы понять эволюционные пути метазоа, до недавних пор скрытые от нас.

Материалом к этому разделу послужили данные, полученные при изучении обширных коллекций остатков докембрийской фауны, которые были собраны автором в крупнейших местонахождениях Евразии, прежде всего в районах юго-восточного Беломорья, в Подольском Приднестровье и на Оленекском поднятии. Эти материалы, великолепные по сохранности, а по обилию и разнообразию превосходящие все, что до сих пор было найдено в мире, позволили значительно шире взглянуть на животный мир вендского периода, подметить в нем новые, не известные доселе явления, оценить их масштабы и значение. С другой стороны, исследование организмов, известных ранее в основном по работам зарубежных коллег — главным образом, австралийских палеонтологов — дало возможность проверить некоторые давно бытующие концепции, выявить слабые и сильные стороны их аргументации или предложить иные, более обоснованные.

В отличие от фаун всех последующих периодов фанерозоя фауна венда представлена преимущественно бесскелетными организмами, т.е. животными, не имеющими минерального скелета в самом широком смысле слова. Первые тубулярные формы минеральных скелетов фиксируются лишь в конце венда, а стратиграфически — на уровне немакит-далдынского горизонта Сибири, и возможно чуть раньше в отложениях серии Нама в Намибии. Но эти проблематичные и довольно однообразные формы вряд ли можно считать типично вендскими. Более естественно рассматривать их как предвестников той эксплозивной радиации скелетных метазоа, которую мы наблюдаем в самом начале кембрия. Наиболее яркой и специфичной чертой органического мира венда следует считать именно тех бесскелетных многоклеточных животных, которые известны под названием эдиакарской, вендо-эдиакарской фауны или фауны эдиакарского типа.

Уникальность вендской фауны помимо прочих особенностей организации ее представителей заключается прежде всего в отсутствии биохимических механизмов выделения минеральных скелетных образований. Эта особенность, общая для вендской фауны в целом, имеет целый ряд неожиданных следствий, чрезвычайно важных в методологическом плане. Наиболее значительными из них — следующие.

Бесскелетность вендских метазоа уравнивала их шансы на сохранность в ископаемом состоянии. Венд можно считать, единственным периодом в палеонтологической летописи метазоа, когда все животные были равны перед лицом истории. Начиная с кембрия историю органического мира представляют главным образом скелетные организмы. Может быть поэтому палеозоология фанерозоя это в основном, палеозоология скелетных организмов. Бесскелетность обеспечивает возможность получения панорамы животного



мира, адекватно отражающей реальную картину прошлого, хотя как мы выяснили, возможность сохранности бесскелетных определяется не только механическими свойствами тканей организма, но в значительной степени его размерами, морфологией, экологией и особенностями тафономии. Учет этих явлений позволяет в некоторой степени корректировать возможные искажения.

Другим важным следствием бесскелетности является редкая для палеозоологов возможность изучать отпечатки мягких тканей и органов. Многообразие типов сохранности бесскелетных демонстрирует не только внешнюю форму, но и особенности его внутреннего строения. Так, например, у вендских медуз нередко сохраняются отпечатки тончайших каналов гастроваскулярной системы, гонад или щупалец. Все это делает возможным более широкое применение методов сравнительной морфологии и сравнительной анатомии для изучения в интерпретации окаменелостей.

Превосходная сохранность отпечатков бесскелетных венда может свидетельствовать о том, что в позднем докембрии во многих группах метазоа происходило прогрессивное уплотнение тканей, связанное с их совершенствованием и дифференциацией. Как продолжение этого процесса мы можем рассматривать массовое появление скелетной фауны в кембрии, особенно тех групп, которые формировали скелет на основе склеропротеинов. Мы располагаем данными о том, что некоторые вендские организмы уже могли выделять относительно плотные склеропротеиновые образования. Наиболее ярким примером являются мелкие гребневидные формы *Redkinia spinosa* Sokolov (табл. LXXXVIII), состоящие из хитиноподобного вещества, которые описаны из редкинского горизонта валдайской серии Русской платформы (Соколов, 1977). Подобные образования выделены Е.А. Асеевой методом химического препарирования из аргиллитов могилев-подольской серии Подольского Приднестровья (Великанов и др., 1983). Кроме того, в препаратах акритархологов нередко встречаются фрагменты непрозрачных хитиноподобных объектов, которые по мнению специалистов имеют скорее животное, чем растительное происхождение. Все эти находки свидетельствуют о том, что в некоторых группах вендских метазоа уже формировались биохимические механизмы выделения склеропротеинов (Соколов, 1977).

Одной из характерных черт вендской фауны является гигантизм, который тем более удивителен, что последующая скелетная фауна раннекембрийских метазоа представлена мелкомерными формами. Гигантизм проявляется прежде всего в наиболее примитивных группах кишечнополостных, обширной группе петалонам, у плоских листовидных червей семейства Dickinsoniidae, а также у колониальных полипов. Некоторые медузовидные формы, найденные в венде Русской платформы, Южной Австралии и Ньюфаундленда, достигают метра в диаметре. Почти такой же длины встречаются некоторые Dickinsonia, а один из экземпляров Charniodiscus, экспонирующийся в Отделе геологии и геофизики Аделаидского университета, имеет высоту 1,2 м. Учитывая то, что наряду с крупными формами сохранялись и очень мелкие — 5–10 мм в длину, мы можем ожидать появления остатков макроскопических метазоа в палеонтологической летописи сразу после возникновения многоклеточных.

Следует отметить, что гигантизм свойствен прежде всего тем группам метазоа, чьи прямых предков мы не знаем в фанерозое. Размышляя о причинах гигантизма вендских беспозвоночных, можно предположить следующее. Теплые и обширные эпиконтинентальные моря вендского периода продуцировали гигантские массы первичных ресурсов питания в виде фитопланктона, который составлял основу питания многих метазоа, а также бактерий и простейших, в свою очередь стоящих у начала многих пищевых цепей. Поэтому утверждения, что венд — это одна из первых или первая эпоха расцвета метазоа, кажутся справедливыми. Но почему лишь некоторые группы демонстрируют гигантизм? Одно из предположений связывает это явление с экогенетическим или филогенетическим замыканием эволюции этих групп метазоа (Соколов, 1977). Эти гиганты не дали потомков.

Вендскую фауну в целом характеризует высокая морфологическая дифференциация, отражающая уже сложившиеся таксоны высокого ранга в ходе происшедшей ранее



диверсификации основных стволов метазоа. Видовое разнообразие на этом уровне дифференциации пока представляется незначительным в подавляющем большинстве групп. Лишь в наиболее примитивных группах беспозвоночных, особенно тех, которым свойствен гигантизм, видовое разнообразие значительно.

Надежные данные о диверсификации таксонов высокого ранга в венде пока отсутствуют: все типы и классы появляются как бы вдруг. В качестве наиболее вероятного объяснения этого явления приходится делать допущение о необычайно быстром формировании всех главнейших типов симметрии и архитектоники беспозвоночных в геологически короткий период времени. На ранних стадиях эволюции метазоа при относительно низкой организации каждый новый признак может иметь высокий таксономический вес и в значительной степени канализовать, определять пути дальнейшей эволюции таксона. Однако многие из этих признаков могли не иметь адекватного функционального или физиологического значения для самих организмов. Поэтому, некоторые формы вендских метазоа фактически были более примитивными, чем те более поздние беспозвоночные, с которыми их сравнивают. Теоретически представляется более вероятным процесс быстрой реализации основных вариантов архитектоники беспозвоночных сразу после или еще в процессе становления многоклеточности, то есть за относительно короткий промежуток времени. Это предположение косвенно подтверждается следующим наблюдением: из 90% классов морских многоклеточных животных около двух третей появились в вендо-кембрийском интервале, а от перми до наших дней появилось только 5% классов многоклеточных животных (Sepkoski, 1978, 1979, 1981; Schopf, 1981). Таким образом, предположение о том, что метазоа имеют очень длительную историю развития в докембрии сейчас кажется менее вероятным. Следующий ниже анализ морфологии основных групп вендских многоклеточных животных свидетельствует о крайней примитивности и архаичности многих групп и скорее говорит в пользу позднего появления метазоа.

Несмотря на превосходную сохранность некоторых вендских метазоа мы часто сталкиваемся с серьезными затруднениями в области их классификации и систематической интерпретации. Возможно поэтому интерпретация некоторых таксонов столь широко варьирует. Чтобы приблизиться к решению этих проблем мы в настоящем разделе попытаемся использовать один из методов сравнительной анатомии: сравнительный анализ проморфологии или сопоставление планов строения докембрийских бесскелетных метазоа.

Среди причин, по которым приходится обращаться к анализу проморфологии укажем следующие. Первая: для низших форм метазоа признаки симметрии варьируют в широких пределах и позволяют различать таксоны невысокого ранга. Ярким примером здесь может служить разнообразие симметрий у представителей класса Hydrozoa. Поэтому анализ, скажем, современных кишечноротовых без привлечения данных об их симметрии — просто невозможен. Вторая причина заключается в том, что при исследовании отпечатков вендских бесскелетных мы крайне ограничены в наборе признаков, которые можно использовать для суждений о систематическом положении тех или иных форм. В системе современных кишечноротовых, например, используются такие признаки, как наличие и строение стрекательных клеток, положение гонад в эктодерме или в энтодерме и т.д., а ведь все это практически не наблюдается на ископаемом материале. И третья немаловажная причина обращения к проморфологическому методу — среди докембрийских метазоа чрезвычайно много форм, которые не находят себе места в системе современных многоклеточных животных. Многочисленные попытки сравнения вендских бесскелетных с современными группами беспозвоночных и даже с ископаемыми организмами более поздних эпох почти всегда противоречивы. Поэтому, возможно, более плодотворным окажется взгляд на вендскую фауну не как на предков фанерозойской фауны, а как на потомков пока неведомых нам более древних докембрийских метазоа. И если в таком случае мы будем рассматривать вендских бесскелетных как определенный итог эволюции на предкембрийском временном срезе, нам потребуется систематизировать их безотносительно к более поздним метазоа. Един-



ственным объективным методом здесь является проморфологический метод, эффективность которого блестяще продемонстрировал В.Н. Беклемишев в своем труде "Основы сравнительной анатомии беспозвоночных" (1964), где он, последовательно проводя проморфологический метод, достиг очень многого.

Ниже мы рассмотрим и сравним основные планы строения вендских беспозвоночных, в значительной степени опираясь на учение о симметрии, как единственный широко разработанный метод среди более точных методов архитектоники. Возможно, нам удастся обнажить фундаментальные черты строения наиболее древних из известных метазоа и путем сравнения более точно сформулировать те сходства и различия, которые стремится дать филогения.

## ПРОМОРФОЛОГИЯ ВЕНДСКИХ RADIALIA

В царстве животных венда, если говорить о макроскопических многоклеточных животных, несомненная доминанта принадлежала кишечнополостным: одиночным и колониальным полипам и медузам. Венд можно было бы охарактеризовать как время бурного расцвета кишечнополостных (Соколов, 1976 б). Действительно, именно этот тип беспозвоночных демонстрирует в венде наибольшую численность, видовое и экологическое разнообразие. Представители кишечнополостных составляют 67% от 1500 образцов бесскелетных метазоа, собранных в районе Флиндерс Рейндж близ Эдиакары в Южной Австралии (Глесснер, 1977). Из общего количества описанных видов беломорской биоты венда около 70% составляют разнообразные кишечнополостные (Федонкин, 1980 в, 1981 а, б). Не исключено, однако, что мы несколько преувеличиваем роль этого типа в животном мире вендского периода. Кишечнополостные являются в общем наиболее крупными организмами этого периода. Среди них известно большое количество разнообразных полипов, которые имеют больше шансов сохраниться в ископаемом состоянии поскольку при жизни деформируют осадок. Как правило, полипы не испытывают значительного переноса и захороняются на месте обитания, не претерпев существенного помертного изменения. Все это могло способствовать преимущественной сохранности именно кишечнополостных. Но не только крупные размеры особей и колоний увеличивали вероятность запечатления кишечнополостных в осадке. Возможно, свойство стрекательных клеток сохранять свою функцию некоторое время после гибели организма защищало погребенное животное от падальщиков, которые могли довольствоваться другими организмами, изымая их из палеонтологической летописи уже в самом начале и тем самым увеличивая диспропорцию в количественном отношении кишечнополостных к другим группам метазоа. С другой стороны, редкость мелкомерных беспозвоночных на фоне доминирующих кишечнополостных может свидетельствовать и о том, что первые составляли рацион вторых. Это вполне вероятно, если вспомнить, что все ныне живущие кишечнополостные — хищники. Их докембрийские предки, по-видимому, также венчали пищевые цепи, не подвергаясь воздействию хищников и трупоедов. Если принять широко распространенное мнение о том, что обретение скелета многими группами метазоа в кембрии можно рассматривать как приспособительную реакцию животных на активное хищничество, то бесскелетность большинства вендских многоклеточных животных может указывать на слабое развитие или отсутствие активных, подвижных хищников в вендском море. Если активные хищники и существовали в венде, то они скорее всего не были макрофагами (как и подавляющая часть остальных вендских метазоа). Поэтому необходимой и достаточной реакцией возможных жертв (особенно седентарных форм) было увеличение размеров тела. Так или иначе, но пока среди остатков вендских метазоа мы не знаем ни одного отпечатка поврежденного тела со следами деятельности хищника или трупоеда.

Низкий вес инфавны в бентических сообществах вендского моря способствовал тому, что погребенные организмы и структуры, образованные их телами в осадке (впоследствии — слепки, отпечатки) оставались ненарушенными. Все перечисленные



обстоятельства могли способствовать преимущественному захоронению и сохранности кишечнополостных, поэтому не исключается возможность некоторого завышения доли численности и, поэтому, видового разнообразия представителей этого типа по отношению к другим группам метазоа. Однако вряд ли это завышение принципиально меняет картину. Нам известны местонахождения, где сохранились исключительно бесскелетные-кишечнополостные — наиболее интересное из них — серия Консепшен на п-ове Авалон (Ньюфаундленд). Многочисленные прослойки пепловых туфов свидетельствуют о частых катастрофических захоронениях фауны в относительно мелководном море, но тем не менее ни на одном из многочисленных стратиграфических уровней пока не встречено каких-либо иных форм, кроме разнообразных кишечнополостных. По всем палеогеографическим и геохронологическим данным это местонахождение является наиболее древним (Anderson, 1972). Этот факт, так же как и высокое разнообразие кишечнополостных в венде, подтверждает те филогенетические модели, которые рассматривают кишечнополостных как древнейший тип метазоа.

Громадное эволюционное расстояние, которое разделяет вендских и нынеживущих кишечнополостных, и существенные по длительности пробелы в палеонтологической летописи бесскелетных кишечнополостных усложняют выяснение филогенетических связей внутри типа. Попытки сопоставить вендские таксоны бесскелетных кишечнополостных с нынеживущими группами в большинстве случаев сталкивались с противоречиями несмотря на то, что за основу отнесения тех или иных групп вендских метазоа к классам или отрядам системы современных кишечнополостных был положен принцип непротиворечивости, а не принцип полного соответствия, применение которого исключено характером палеонтологического материала. Тем не менее, большая часть групп явно не находит себе места в современной системе кишечнополостных. Поэтому возникла необходимость классифицировать вендский материал, чтобы выявить взаимоотношения между группами кишечнополостных, прежде всего, на вендском уровне.

В отличие от Enterozoa, объединяемых как Bilateria, кишечнополостные составляют особый раздел царства животных — Radialia. Важнейшим таксономическим признаком кишечнополостных является радиальная симметрия. Разновидности радиальной симметрии в значительной степени определяют объем систематических таксонов более низкого ранга. Чрезвычайное разнообразие типов радиальной симметрии у кишечнополостных свидетельствует о том, что эволюция типа шла в значительной степени по пути реализации многообразия форм радиальной симметрии. Это становится очевидным даже при первом знакомстве с широчайшим спектром типов симметрии у нынеживущих кишечнополостных. Так, например, у наиболее примитивных гидроидов встречаются формы с самым архаичным типом симметрии — неопределенно многолучевой. Этот тип симметрии с осью вращения неопределенно большого порядка свойственен личинкам-планулам большинства гидроидов, среди Anthozoa — у Octocorallia, и у немногих других групп (Беклемишев, 1964). Монаксонная гетерополярная форма с осью симметрии неопределенно большого порядка является исходной формой симметрии для всех особей многоклеточных. Но громадное большинство гидроидов обладает симметрией какого-то определенного, почти всегда четного порядка, обыкновенно кратного четырем. Наконец, у немногих форм наблюдается появление двусторонней симметрии на фоне радиальной. Симметрия нечетного порядка — 3-лучевая, 5-лучевая и т.п. встречается у гидроидов и вообще кишечнополостных скорее в виде исключения.

В симметрии сцифоидных ярко сказывается господство 4-лучевого типа симметрии и, в этом отношении, высшие медузы представляют собой значительно более однородный, обособленный класс. Здесь нарушения закона кратности четырем или даже правильной лучевой симметрии встречаются лишь у некоторых специализированных форм, главным образом из подотряда корнеротов. В отличие от Scyphozoa высшие полипы, или Anthozoa, имеют менее совершенную лучевую симметрию, которая в этом классе обычно не бывает полной и не охватывает всей организации. Внешне все Anthozoa представляются более или менее радиальными, что выражается и в форме тела, и в расположении щупалец, число которых может быть кратным 6, 8, 10, 12. Но во внутреннем



строении у них видна сильная тенденция к двусторонней симметрии. Многообразие симметрии кишечнополостных резко увеличивается путем комбинации разных типов симметрии у одних особей.

Докембрийские *Radialia* также демонстрируют высокое разнообразие, хотя по ряду симметричных характеристик, в целом, существенно отличаются от их нынеживущих потомков и от известных ископаемых представителей этого типа животных. Ниже мы рассмотрим морфологию медузовидных организмов и одиночных полипоидных форм с особым вниманием к их симметрии. По типу симметрии вендские *Radialia* могут быть подразделены на три основные группы. К первой относятся многочисленные формы с осью симметрии бесконечно большого порядка. Во вторую группу объединяются формы с конечным, но неопределенным числом антимер или радиально расположенных элементов, число которых обычно увеличивается по мере роста особи. К третьей группе относятся формы с жестко зафиксированным порядком симметрии.

#### ФОРМЫ С ОСЬЮ СИММЕТРИИ БЕСКОНЕЧНО БОЛЬШОГО ПОРЯДКА

Наиболее многочисленную и разнообразную группу вендских кишечнополостных составляют формы, для которых характерно крайне простое строение, отсутствие морфологически оформленных радиальных элементов, а если они и наблюдаются, то, как правило, весьма многочисленны и неупорядочены. Симметрию этих форм мы называем монаксонной гетерополярной, бесконечно большого порядка.

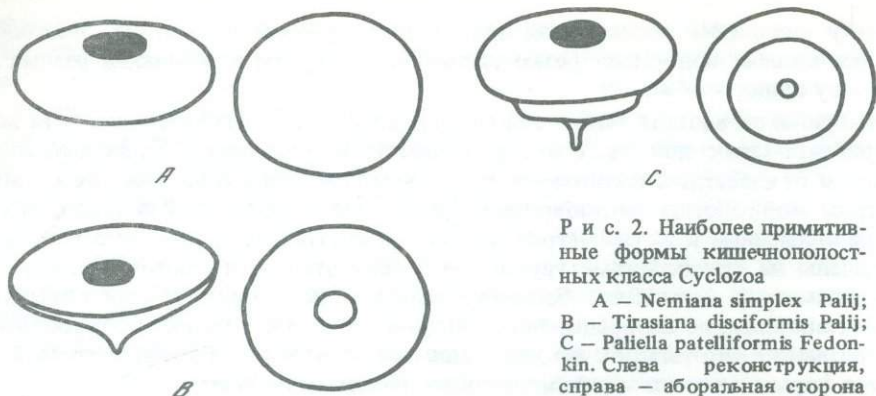
#### Недифференцированные формы

Наиболее просто устроенными организмами этой группы можно считать седентарные *Nemiana simplex* Palij и *Beltanelliformis brunsaе* Menner. *Nemiana* сохраняются на нижней поверхности пластов в виде выпуклых дисков, края которых часто загнуты к центру. Встречаются, как правило, группами или колониями, сплошь покрывая плоскость напластования на многие метры. Иногда они расположены настолько тесно, что взаимно деформируя друг друга, образуют подобие многоугольных ячеек (Палий, 1976). Судя по слепкам, эти организмы имели чашевидное тело, лишенное каких бы то ни было придатков (рис. 2). Они имели гладкую поверхность тела без признаков скульптуры. Судя по рельефности слепков, эти формы имели хорошо развитую мезоглею, которая выполняла опорные функции. Оральная сторона, которая иногда сохраняется на слепках, имеет в центре небольшое округлое углубление, отвечающее ротовому отверстию. У нас пока нет свидетельств наличия у немиян каких-либо радиальных элементов (пергородок, щупалец и т.п.). Наиболее крупные экземпляры *N. simplex* демонстрируют тончайшие концентрические бороздки на аборальной стороне тела. Вполне возможно, что эти структуры свидетельствуют о наличии кольцевой мускулатуры в базальной части полипа.

Близкими к немиянам по некоторым деталям строения и по условиям захоронения можно считать *Beltanelliformis brunsaе* Menner. Они так же встречаются в массовых количествах и представляют собой выпуклые дисковидные слепки с плоской центральной частью и тонкими концентрическими морщинками по периферии. Края наиболее крупных из них загнуты к центру оральной стороны. Этот вид был описан как аборальная часть зонтика медузоидного организма (Келлер и др., 1974). Однако изучение характера сохранности на массовом материале скорее свидетельствует о том, что эти организмы были седентарными формами, то есть одиночными полипами (Федонкин, 1981 а), которые обладали развитой кольцевой мускулатурой, особенно по периферической части аборальной стороны. Каких-либо радиальных элементов не наблюдается. Оральная сторона не известна.

*Nemiana* и *Beltanelliformis* являются наиболее примитивными организмами из известных нам докембрийских метазоа. Им свойственен тип монаксонной гетерополяр-





Р и с. 2. Наиболее примитивные формы кишечнополостных класса Cyclozoa

A — *Nemiana simplex* Palič;  
 B — *Tirasiana disciformis* Palič;  
 C — *Paliella patelliformis* Fedonkin. Слева — реконструкция, справа — аборальная сторона

ной симметрии с осью вращения бесконечно большого порядка, характерный и для многих других вендских Radialia. Но в отличие от последних, у описанных выше форм не наблюдается даже признаков концентрической организации, которая, как мы увидим, широко распространена у докембрийских кишечнополостных. По своему плану строения *Nemiana* и *Beltanelliformis*, вероятно, близки к тому гипотетическому гастролообразному многоклеточному животному, которое нередко помещается в основании филогенетического дерева метазоа. Этот план строения действительно является самым примитивным и, возможно, наиболее древним. Однако и среди нынеживущих книдарий есть редкие формы, имеющие подобную архитекτονике, в частности, бесщупальцевый гидроид *Protohydra*, *Hydrida* (Беклемишев, 1964, т. I, стр. 51, рис. 15). Трудно удержаться от мысли, что *Nemiana* и *Beltanelliformis* могут представлять прямых потомков тех древнейших, первых многоклеточных, с которых началась эволюция эуметазоа. Эти два рода заслуживают того, чтобы выделить их в отдельный таксон более высокого ранга, поскольку остальные вендские Radialia, обладающие осью симметрии бесконечно большого порядка, демонстрируют концентрическую организацию дисковидного тела. Это можно расценивать как следующий шаг в реализации пространственных возможностей монаксонной гетерополярной симметрии с осью вращения бесконечно большого порядка.

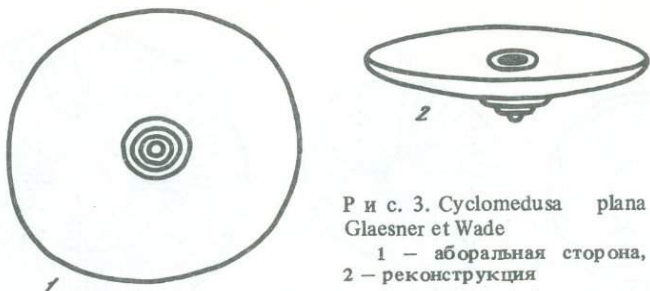
### Формы с концентрической дифференциацией тела

Концентрический тип строения, пожалуй, является преобладающим у вендских кишечнополостных, и здесь мы могли бы выделить по меньшей мере три группы. Первая из них характеризуется относительно правильной концентричностью широких кольцевых зон, наблюдаемых на аборальной стороне зонтика. Во вторую группу можно объединить медузоидов, у которых наблюдается весьма правильная и частая концентрическая зональность. В обеих группах количество кольцевых зон увеличивается в онтогенезе. Третий тип представляют организмы, у которых мы видим небольшое количество (две или три) концентрических зон, и это строение, будучи жестко детерминированным, сохраняется на всем протяжении жизни особи. Некоторым организмам из указанных групп свойственны и радиальные элементы морфологии, но они крайне неупорядочены и число их непостоянно.

### Олигоциклические формы

Эту группу наиболее ярко характеризуют некоторые виды рода *Cyclomedusa* Sprigg. Организмы, относящиеся к этому роду, характеризуются медузовидной формой (рис. 3). Их аборальная сторона несет несколько или множество почти концентрических морщин, которые своей эксцентричностью показывают, что центральная часть зонтика, а у некоторых форм и все тело, имели коническую форму. Многие, но не все виды





Р и с. 3. *Cyclomedusa plana*  
Glaesner et Wade

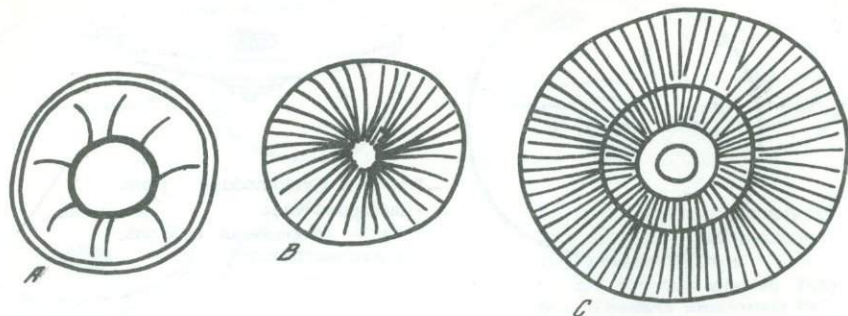
1 — аборальная сторона,  
2 — реконструкция

4541

этого рода, имеют радиальные структуры, обычно плохо выраженные. Концентрические морщины, низкоконическая форма центральной части или тела в целом указывает на то, что цикломедузы не плавали, как нынеживущие медузы, используя мускулатуру краевой части зонтика. Наоборот, концентрические морщины предполагают радиальную сократимость всего тела, что имело бы смысл, если бы организм был прикреплен к субстрату вершиной конуса. Эта рельефно выступающая вершина сохраняется у подавляющего большинства видов *Cyclomedusa*, поэтому можно предположить, что она была относительно плотной. Возможно, цикломедузы выделяли или концентрировали хитин в точке прикрепления, как нынеживущие сцифистомы *Aurelia* и *Stephanoscyphus* (Chapman, 1966; Wade, 1972 a). О прикрепленном образе жизни цикломедуз может свидетельствовать и характер их сохранности в ископаемом состоянии (за редчайшим исключением обычно сохраняется аборальная сторона), и тип размножения этих организмов: по крайней мере некоторым видам свойственно бесполое размножение в форме простого продольного деления. Оно отмечено у *Cyclomedusa plana* (Glaesner, Wade, 1966, табл. 98, фиг. 3) и, вероятно, у *C. davidi* (Wade, 1972 a, табл. 41, фиг. I). Интересно, что подобный тип бесполого размножения наиболее характерен для класса Anthozoa. Большинство гидромедуз и сцифомедузы утратили способность к бесполому размножению: свободно-подвижный образ жизни предъявляет повышенные требования к интеграции организма, вследствие чего медузы по общему уровню организации стоят значительно выше полипов. Поэтому продольное деление встречается у гидромедуз как исключения, например, у *Aequorea*idae, у некоторых *Eucoridae* и у личинок *Cunina* (Беклемишев, 1964). Несколько типов бесполого размножения зафиксировано и для других групп вендских кишечнополостных с концентрическим типом организации, поэтому логичнее считать эти формы полипоидными.

Многие формы, в частности *C. davidi* Sprigg и *C. radiata* Sprigg имеют на аборальной стороне тонкие прямые радиальные бороздки, которые интерпретируются как гастродермальные каналы. У *C. davidi* эти бороздки очень частые и многообразные. Они никогда не доходят до центрального бугорка (прикрепительный орган), но, начинаясь у второй от центра кольцевой борозды, могут пересекать весь зонтик до края. В расположении радиальных бороздок не усматривается какой-либо упорядоченности, но в случае хорошей сохранности видно, что радиальные борозды сохраняют свое положение от кольца к кольцу, в том числе и на внешнем кольце, где изредка появляются и новые бороздки, занимающие промежуточное положение между старыми. На некоторых образцах радиальные элементы редки или отсутствуют вовсе. Сходным образом (рис. 4) умножаются радиальные бороздки и *C. radiata* (Wade, 1972 a). У некоторых форм радиальные элементы редки или отсутствуют вовсе. Так, например, у *C. plana* Glaesner et Wade, которая демонстрирует несколько кольцевых зон лишь в центре, обширный гладкий зонтик несет радиальные бороздки, которые можно считать случайными трещинами в мезоглее, образовавшимися в процессе захоронения. Вообще вопрос о соответствии радиальных бороздок гастродермальным каналам вряд ли можно считать решенным, если обратить внимание на два обстоятельства. Первое — на аборальной стороне наблюдаются концентрические борозды, и они интерпретируются по сути как рельеф





Р и с. 4. План строения вендских медузоидов с нерегулярной радиальной симметрией (монаксонная гетерополярная симметрия неопределенного порядка)

A — *Medusinites asteroides* Sprigg; B — *Irridinitus multiradiatus* Fedonkin; C — *Cyclomedusa radiata* Sprigg

мезоглеи. В таком случае, почему радиальные бороздки не могут отражать скульптуру аборальной стороны зонтика. Тем более, что они совершенно прямые и неветвящиеся, а новые радиальные бороздки, появляющиеся на внешних кольцах, закладываются между старыми, а не отходят от них. Эти особенности вообще не характерны для каналов гастроваскулярной системы. Второе обстоятельство связано с тем, что у медуз (а по всем морфологическим признакам *Cyclomedusa* близка именно к медузам, несмотря на сидячий образ жизни) каналы гастроваскулярной системы располагаются ближе к оральной поверхности, будучи прикрыты сверху мезоглеей эксумбреллы, которая у крупных организмов может быть очень мощной. Если у цикломедуз были каналы и занимали то же положение, что и у нынеживущих медуз, то вряд ли можно ожидать, что они могли бы "пропечататься" через толстый слой плотной мезоглеи, которую, судя по всему, цикломедузы имели. Поэтому остается предположить альтернативные суждения: 1) если цикломедузы имели каналы гастроваскулярной системы, то последние располагались в эксумбрелле, что мало вероятно; 2) радиальные бороздки цикломедуз отвечают радиально иссеченному рельефу поверхности мезоглеи с аборальной стороны. Второе предположение кажется вероятным. Этот вопрос может показаться частным, но в данном случае он определяет уровень организации цикломедуз как типичнейших представителей вендских кишечнопольстных, и это нам кажется существенным. Кроме того, при исследовании остатков организмов, столь удаленных от нас во времени, методологически оправданным следует считать выдвижение возможно большего числа альтернативных суждений и рабочих гипотез, а при сравнении вымерших и современных форм искать сходства скорее среди редких и нетипичных ныне явлений, поскольку норма уже гипнотизирует нас.

Характерность архитектоники цикломедуз для многих групп вендских кишечнопольстных привела к тому, что этот род сейчас объединяет достаточно разнородные организмы. Возможно, последующие работы позволят более четко разграничить виды и обособить новые роды в этой обширной группе. Многообразие морфологии окаменелостей часто отражает лишь многообразие форм сохранности бесскелетных — невнимание к этому фактору способствует умножению синонимии.

Небольшой экземпляр *C. cf. plana*, обнаруженный на Зимнем берегу Белого моря, возможно, демонстрирует оральную сторону, на которой видно гладкую субумбреллу и в центре — рот в виде нескольких вложенных друг в друга чаш (Федонкин, 1981 а, табл. III, фиг. 4). Отсутствие концентрических морщин или колец на внешней части зонтика показывает, что радиальной сократимости в этой зоне не было. Это может означать, что *C. plana* не была прикрепленным организмом во взрослом состоянии, но могла плавать, взмахивая краями дисковидного тела. Вполне возможно, что почти плоская форма *C. plana* позволяла ей свободно лежать на дне, как это делают некоторые современные медузы. Эти две возможности взаимно не исключают друг друга (Wade, 1972a).



М. Уэйд рассматривает цикломедуз как возможных предков хондрофор (*Chondrophora*, *Hydrozoa*), которые в функциональном отношении занимали промежуточную позицию между нормальными, прикрепленными *Hydrozoa* и пелагическими формами с пневматофором. Допустимо предположение о том, что *Cyclomedusa* представляет форму гидроидных, которые могли иметь общего предка с хондрофорами. Аргументы следующие: 1) низкоконическое тело цикломедуз делается тоньше к внешнему краю, который скорее является продолжением края дисковидного ценосарка, а не отдельной краевой каймой, как у медуз; 2) внутренние радиальные структуры напоминают радиальные гастродермальные каналы молодых *Porpita* по форме и по положению; 3) вероятность того, что цикломедузы прикреплялись вершиной конуса, позволяет допускать секрецию хитина в том месте, где в развитии современных хондрофор появляется зачаток пневматофора (Wade, 1972 a).

### *Полициклические формы*

Некоторым вендским организмам свойственна достаточно правильная концентрическая организация, которая в ряде случаев сочетается с билатеральной симметрией. В чистом виде концентрический тип симметрии наблюдается у вендской *Eoropita medusa* Wade (Wade, 1972a; Федонкин, 1981a). Это довольно крупные одиночные полипоидные формы круглых или эллиптической очертаний. На оральной стороне относительно плоского тела наблюдаются две группы дубинковидных "щупалец" или полипидов. Во внешней зоне несколькими концентрическими сериями располагаются полипиды, имеющие почти постоянную длину, которые интерпретируются как дактилозооиды. Несколько концентрических серий полипидов внутренней зоны интерпретируются как гонозооиды. Их размеры уменьшаются в направлении к центру, где они окружают крупный одиночный центральный конус (гастрозооид). Аборальная сторона гладкая, но с тончайшей радиальной штриховкой, в центре имеет небольшой и низкий бугорок. Радиальные штрихи, возможно, имеют некоторое отношение к гастродермальным каналам (Wade, 1972 a). Пневматофор, который сохраняется довольно редко, очень тонкий, с многочисленными узкими кольцевыми камерами, окружающими маленькую округлую центральную камеру. Гладкую исштрихованную поверхность рассматривают как толстый поверхностный слой на аборальной стороне пневматофора.

Сутуры пневматофора *Eoropita* строго концентрические, и этим он сильно отличается от билатерально симметричных пневматофоров других вендских хондрофороподобных животных: *Ovatoscutum concentricum* Glaessner et Wade и *Chondroplon bilobatum* Wade (Wade, 1971). Пневматофоры последних были более плотными, чем у *Eoropita*, возможно, хитиноидными, поскольку они, будучи плоскими и тонкими, сохранились самостоятельно (без мягких частей) в виде достаточно рельефных отпечатков.

Форма пневматофора является важным систематическим признаком в классификации хондрофор. *Eoropita*, по-видимому, имела пневматофор с узкими кольцевыми камерами, с редкими мягкими радиальными складками, но без признаков билатеральной симметрии. Это отличает ее от вендских форм, напоминающих хондрофор, но и от палеозойских *Porpitidae* (Moore, Harrington, 1956). Вендская *Eoropita* морфологически ближе к нынеживущей *Porpita*, хотя есть и отличия. У *Eoropita* щупальца, или дактилозооиды, неизменно просты, имеют дубинковидную форму и одинаковые размеры. У современной *Porpita* полипиды разнообразны и морфологически сложны, а рост тела осуществляется добавлением новых концентрических серий полипидов во внешней зоне. Концентрические серии гонозооидов у нынеживущих *Porpita* прибавляются также путем внешнего нарастания, а у *Eoropita* во внутренней зоне наименьшими являются внутренние серии полипидов. Однообразие формы полипидов внутренней и внешней зон *Eoropita* может означать отсутствие полиморфизма полипидов и их функциональной дифференциации. Интересно, что среди вендских организмов, которые можно интерпретировать как колониальные кишечноротовые,



полиморфизм полипов пока тоже не наблюдался. Возможно, функциональная дифференциация полипов у кишечнополостных появилась значительно позже.

Может показаться невероятным, каким образом одно семейство кишечнополостных смогло пережить полную катаклизмов фанерозойскую историю, не претерпев серьезных изменений. Тем не менее, М. Глесснер считает, что это связано с образом жизни *Porpidae*, ныне вместе с другими хондрофорами составляющих плейстон тропических морей. Вероятно и в венде они были широко распространены потому, что также обитали в поверхностном слое воды и разносились течениями и ветрами. Среда, богатая пищевыми ресурсами и исторически консервативная в значительной степени способствовала выживанию этого семейства. Об этом же свидетельствует и видовое однообразие *Porpidae*. Единственным фактором, который мог привести к полному исчезновению этой группы, является хищничество (Glaessner, 1979, 1984).

На наш взгляд, есть веские основания не относить эпорпиту к хондрофорам и к гидрзоа вообще. Во-первых, порядок заложения концентрических серий полипидов у эпорпиты и у современной порпиты совершенно различен (см. выше). Во-вторых, эти формы отличается крайняя простота и однообразие строения полипидов (или щупалец!) у ископаемой эпорпиты и, наоборот, сложность строения, особенно, гонзооидов, морфологическая и функциональная дифференциация полипидов у порпиты. В-третьих, самые крупные из нынеживущих порпит имеют на порядок меньшие размеры в сравнении с эпорпитой.

Ископаемые хондрофоры, имеющие щупальца или полипиды, вообще редки. Единственная форма, которая была отнесена к семейству *Porpidae*, является *Paropsonema Clarke* (силур-девон), но эта форма имеет явно ветвящиеся щупальца (Ruedemann, 1916; Chapman, 1966; Moore, Harrington, 1956). Относящаяся к семейству *Vellelidae* нижнедевонская форма *Palaeonectris discoidea Rauff*, имеет простые по форме, тупо заканчивающиеся дактилозооиды, почти такие же, как у *Eoporpita*. На одном из экземпляров этого вида наблюдается толстый валик, идущий поперек тела, который интерпретируется как парус.

Особое место среди многоклеточных организмов венда занимают представители семейства *Chondropidae*, известные по отпечаткам пневматофоров (Wade, 1971). Этому семейству свойственны билатерально симметричные, плоские пневматофоры, состоящие из тонких концентрически изогнутых трубчатых камер, которые сужаются от одного конца оси к другому и оставляют свободным пространство в виде выреза, вершина которого обращена к середине тела и ориентирована по оси. У одной из форм этот вырез наблюдается в области узких концов трубчатых камер, у другой — с обоих концов оси. Первая форма *Ovatoscutum concentricum Glaessner et Wade* в большей степени, чем вторая *Chondroplon bilobatum Wade*, сохраняет признаки концентрического строения (см. рис. 12).

*Ovatoscutum* представляет собой щитовидный или овальный диск с очень слабо намечающейся осью билатеральной симметрии (Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1971; Федонкин, 1981 б). В центре — маленькая овальная камера, ориентированная вдоль оси, концентрически окружена узкими длинными камерами. С одного конца оси эти камеры имеют максимальную ширину, с другого — на некотором расстоянии от центральной камеры они перестают смыкаться и, таким образом, оставляют подобие треугольного выреза в периферической части, где камеры имеют наименьшую толщину. Вырез ориентирован вдоль оси вершиной к середине, но не достигает центра.

*Chondroplon* отличается значительно более крупными размерами (наиболее крупный экземпляр имеет около 19 см в длину и около 24 см в ширину), двухлопастным строением при округлых очертаниях (Wade, 1971). Ось тела выражена достаточно четко за счет вентральной борозды и, возможно, тупого дорсального киля. Начальная камера большая и вытянутая вдоль оси. Ранние камеры, облегающие начальную, кольцевидны. Более поздние камеры не смыкаются, оставляя на одном конце оси (проксимальном), где они имеют максимальную ширину, подобие выреза. Наиболее поздние камеры, оставляют вырез на противоположном конце оси (дистальном), где они имеют наимень-



шую ширину и длину и располагаются поперечно. Внешние концы камер образуют фестончатый край пневматофора. Судя по рельефу отпечатка, высота камер превышала их ширину.

По мнению М.Глесснера, сходство пневматофоров *Ovatoscutum* и *Chondropion* с пневматофорами нынеживущих *Porpitiidae* столь велико и, главное, специфично, что нет особой необходимости знать морфологию полипов, чтобы относить эти вендские формы к классу *Hydrozoa* (Glaessner, 1979 b).

В палеозойских отложениях известно несколько находок возможных хондрофор. В ордовикских или раннесилурийских отложениях Иордании обнаружен *Archaeopectris benderi*, который, пожалуй, с наибольшим основанием можно отнести к хондрофорам (Huckriede, 1967). Широко распространенная в нижнем кембрии *Protolyella*, которая интерпретировалась как медуза неясного систематического положения (Moore, Harrington, 1956), позже была отнесена к хондрофорам (Glaessner, 1972). Вполне возможно, к этому же отряду относится *Velumbrella czarnoskii*, описанная из верхов нижнего кембрия (или низов среднего кембрия, Bednarczyk, 1970) Польши, которая интерпретировалась как наиболее ранняя находка трахимедуз (Stasinska, 1960; Scrutton, 1979). Для этой формы характерны жесткие, радиально расходящиеся ребра и настолько правильные очертания, что она скорее является упругим пневматофором, чем медузой (Glaessner, 1979 b). Несмотря на то, что захоронение *Velumbrella* происходило в достаточно подвижном субстрате и отпечатки ориентированы по-разному, они не обнаруживают деформаций, обычных для небольших и тонких медуз, но более похожи на довольно прочные диски. К семейству *Porpitiidae* относят *Discophyllum* Hall из среднего ордовика штата Нью-Йорк (Walcott, 1898) и *Parapsonema* Clarke из верхнего девона (Clarke, 1902; Ruedemann, 1916) того же штата США. К семейству *Velellidae* относят *Plectodiscus* Ruedemann из девона Северной Америки (Ruedemann, 1916) и род *Palaeopectris* Haekel из девона ФРГ. На фоне этого разнообразия (принимая во внимание возможную неполноту палеонтологической летописи) два рода нынеживущих хондрофор *Porpita* и *Velella* выглядят как реликты древней и когда-то разнообразной группы гидрозоа, которая, по мнению М.Глесснера, более 600 млн. лет назад открыла поверхность океана как экологическую нишу, богатую пищевыми ресурсами, и адаптировалась в ней. Разнообразие этой группы резко уменьшилось в конце палеозоя, возможно, из-за усилившейся конкуренции и хищничества в поверхностной части океанских вод (Glaessner, 1979). Если указанная интерпретация справедлива, то хондрофоры являются, пожалуй, единственной группой вендских метазоа, которые имеют прямых потомков в современном животном мире. Эта ситуация представляется маловероятной, поскольку в отношении других групп положение иное. Еще недавно казалось, что можно довольно легко различать среди докембрийских кишечнополостных гидроидных и сцифоидных медуз и относить большую часть окаменелостей к существующим ныне отрядам (Treatise..., 1956; Основы..., 1962). Но сохранность бесскелетных организмов такова, что диагностические признаки, на которых строится систематика нынеживущих кишечнополостных, не всегда определены в ископаемом состоянии. И второе — таксономические характеристики, на основе которых выделяют отряды в современной фауне, могли отсутствовать у докембрийских организмов. Тем не менее изучение докембрийской фауны дает чрезвычайно ценные материалы, изучение которых позволяет решать некоторые крупные филогенетические проблемы.

Возвращаясь к вендским животным, напоминающим хондрофор, хотелось бы отметить их морфологическое единство. Тип концентрически правильного пневматофора *Eoporpita* представляется более примитивным в сравнении с другими и, возможно, является исходным для камерных хондрофор. Из этого типа архитектоники пневматофора можно вывести тип симметрии *Ovatoscutum* путем незначительных трансформаций сначала вдоль диаметра, что приводит к возникновению билатеральной симметрии, а затем — поперек. Возможно, на первой стадии трансформации мы получили план строения переходной формы, которую когда-нибудь удастся обнаружить в ископаемом состоянии. С возникновением плоскости билатеральной симметрии дальнейшее



преобразование (вторая стадия) связано с трансформацией области тонких частей камер по обе стороны плоскости, что могло привести к возникновению выреза. Таким образом, мы нашли еще один путь возникновения билатеральной симметрии и сегментации из радиальной. Но в отличие от исследователей, которые выводят *Articulata* из *Radialia* с конечным числом радиально расположенных элементов (см. Беклемишев, 1964), нам представляется возможным более раннее расхождение этих групп: прямо из формы с радиальной симметрией бесконечно большого порядка с концентрическим типом организации можно вывести билатеральное членистое животное, возможно, неправильно членистое на первых стадиях, но сегментированное. В этом легко убедиться, если мы продолжим наши преобразования, фиксируя их на стадиях, которым отвечают реальные организмы.

Пневматофор *Ovatoscutum* очень легко преобразуется в пневматофор *Chondroplon* путем дальнейшего усиления билатеральности и уменьшения концентричности за счет увеличения и развертывания выреза (см. рис. 12). Здесь трансформация идет в направлении, перпендикулярном плоскости симметрии, в значительной мере продолжая и усиливая те тенденции, которые привели к возникновению *Ovatoscutum*. Таким образом, мы получаем нормальный билатерально симметричный организм. Самое интересное, что если мы немного продолжим начатую трансформацию, то придем к симметрии *Dickinsoniidae* — плоских листовидных организмов, организация которых вызывает столько споров. Эти билатеральные сегментированные формы тем не менее не являются еще настоящими артикулятами, а представляют крайне примитивную ветвь метазоа, которая, возможно, и не имела потомков в фанерозойской истории.

Метод несложных морфологических преобразований, примененный выше для исследования вендских форм, почерпнут из блестящей книги Д'Арси Томпсона "Рост и форма" (Thompson, 1942). В этой работе ярко продемонстрирована эвристическая ценность метода трансформации, история которого уходит в далекое прошлое. Особенно эффективен метод при сравнении близкородственных форм, когда удается выявить направления и характер эволюционных преобразований, приведших к их расхождению, дивергенции. Однако этот же метод, примененный в отношении ископаемых организмов, природа которых часто неясна (не говоря уже о степени родства), может помочь в систематизации этих организмов в группы, близкие по происхождению.

Результаты преобразований плана строения вендских организмов проведенные выше, вовсе не означают, что *Eooropita* является предком *Ovatoscutum* и через него — предком *Chondroplon*, но они показывают возможность естественной, эволюционной трансформации наиболее примитивного концентрического типа симметрии в билатеральный тип симметрии артикулят, обладающих гомономной метамерией. Этот путь, вехи которого документируют вендские бесскелетные метазоа, представляется обоснованным и потому вероятным. Что же касается хондрофор, то все они произошли от примитивной формы с монаксонной гетерополярной симметрией, с осью вращения бесконечно большого порядка и концентрической организацией. Среди докембрийских организмов ближе всего к этой гипотетической форме стоит *Eooropita medusa* Wade, хотя среди других групп вендских метазоа есть правильно концентрические формы, в частности, *Cyclomedusa minuta* Fedonkin, *C. delicata* Fedonkin (Федонкин, 1981a) и *Kullingia concentrica* Glaessner (Foyn, Glaessner, 1979), а также *Kaisalia mensae* Fedonkin. Эти формы демонстрируют правильно концентрическую организацию, которая отражает, прежде всего, характер роста. Иначе говоря, концентры являются стадиями роста, и, таким образом, по мере взросления морфология организма меняется за счет прибавления новых кольцевых зон. Однако существует некая матрица, которая угадывается даже у этих поликонцентрических форм, но в наиболее чистом виде выражается у такой характерной формы как *Ediacaria flindersi* Sprigg и некоторых других: разделение дисковидного тела на центральную и периферическую зоны. Концентрические зоны у полимерных форм, таких как *Kullingia* и *Kaisalia* могут отвечать концентрическим мягким септам, способствующим увеличению поверхности гастральной полости и повышению механической прочности тела.



Эта группа представляет иной план строения, хотя имеет тот же тип монаксонной гетерополярной симметрии с осью вращения бесконечно большого порядка. Для этой группы, также как и для предыдущей, характерна концентрическая организация, но количество концентрических зон обычно небольшое и остается неизменным на протяжении жизни особи. Это может свидетельствовать об отчетливо дифференцированном строении тела и о возможной специализации некоторых его частей, то есть в целом о более высокой организации, чем имели полимерные (поликонцентрические) формы. *Ediacaria* сохраняется обычно в виде плоского слепка с поверхности эксумбреллы и выглядит в виде диска, окруженного плоским, гладким и широким кольцом (рис. 5). Диск обычно слегка приподнят над внешним кольцом. В самом центре обычно сохраняется круглый небольшой бугорок. Радиус центрального диска составляет от одной трети до трех четвертей общего радиуса. Глубокая кольцевая борозда, отделяющая диск от кольцевой зоны, может соответствовать границе гастральной полости. Изредка сохраняются тончайшие радиальные бороздки или штриховка, которая приурочена к внешней кольцевой зоне. Поверхность субумбреллы, которая сохраняется редко, демонстрирует небольшое ротовое отверстие, расположенное центрально, лишенное каких-либо придатков, и частые, тонкие и длинные краевые щупальца.

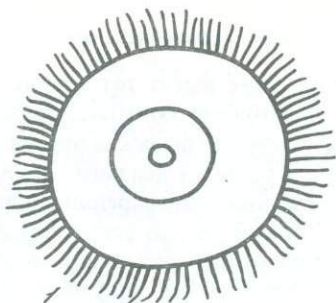
Эдиакария является самой крупной формой среди вендских медузоидных. Диаметр ее зонтика иногда достигает полуметра и более. Но и мелкие формы встречаются очень часто. Возможно, это связано с прикрепленным или сидячим образом жизни эдиакарий. В пользу предположения о седентарности этой формы может свидетельствовать характер размножения. На массовом материале можно видеть бесспорные свидетельства нескольких форм бесполого размножения у *Ediacaria*, в частности: внешнее почкование, продольное деление, и как его разновидность — множественное деление, а также столонияльное размножение. Бесполое размножение у современных кишечнополостных в значительно большей мере характерно для седентарных форм, чем для свободно подвижных медузоидных форм, хотя встречаются и исключения. Поэтому формы размножения и характер сохранности эдиакарий говорит скорее об их седентарности.

По-видимому, это были относительно плоские ступенчато-конические формы, прикреплявшиеся к субстрату вершиной или просто лежащие на дне книзу аборальной стороной. Интересно, что у крайне близких к эдиакарии форм *Tirasiana disciformis* Paliј часто можно видеть следующее. В относительно выветрелых породах по слепку тирасианы нередко развивается ожелезнение в виде бурой пленки, но небольшой центральный бугорок обычно имеет свежий скол, что свидетельствует о продолжении его в подстилающую породу. Это наблюдение может говорить нам о том, что тирасианы имели небольшой аппендикс, с помощью которого они прикреплялись ко дну.

Деление эдиакарий (и тирасиан) на две части обычно происходит с образованием перетяжки и двух прикрепительных бугорков по обе стороны от нее. Вероятнее всего, что такое простое продольное деление начинается именно с образования пары прикрепительных бугорков, то есть деление инициируется в наиболее старой части тела, которая отвечает начальной стадии развития организма. Перетяжка, разделяющая бугорки, постепенно углубляется, бугорки расходятся. Само тело сначала принимает форму эллипса, затем — восьмерки, после чего зонтики разделяются. Нередко обе особи остаются рядом. Иногда можно наблюдать и множественное деление, когда одно тело сразу делится на три — четыре сегмента (Великанов и др., 1983).

Продольное деление как тип бесполого размножения широко распространено у вендских кишечнополостных и встречается, в частности, у *Cyclomedusa plana* Glaessner et Wade, *Paliella patelliformis* Fedonkin, *Nimbia occlusa* Fedonkin, *N. dniesteri* Fedonkin, *Tirasiana disciformis* Paliј, *Fdiacaria flindersi* Sprigg и других. Но наличие нескольких форм размножения у одного вида *Ediacaria* вне корреляции с индивидуальным ростом выглядит как очень примитивная черта, свидетельствующая об отсутствии механизма, четко канализующего этот процесс. Если почкование и деление можно





Р и с. 5. *Ediacaria flindersi*  
Sprigg  
1 — аборальная сторона,  
2 — реконструкция

рассматривать как близкие процессы, то столонияльное размножение представляет несколько иной тип. Длинный стеблевидный стolon начинается в центре материнской особи и заканчивается маленькой дочерней особью на его дистальном конце. Обычно стolon имеет одну и ту же ширину от начала до конца (от 1—2 до 6—7 мм) при длине до 15 см и более.

Форму эдиакарий можно интерпретировать следующим образом: центральный диск, по-видимому, действительно отвечает гастральной полости, а внешнее плоское кольцо могло служить для пассивного улавливания взвешенного в воде органического детрита. Вероятно, поэтому среди эдиакарий и подобных им плоскоконических полипов встречаются наиболее крупные формы: пассивное улавливание органического детрита или планктона из воды при минимальных энергетических затратах на движение было выгодным, а сидячий образ жизни был оптимальным в вендском море при обилии планктона и отсутствии активных фильтраторов и хищников, в отсутствие жесткой конкуренции за субстрат. Может быть, в этом заключается одна из причин гигантизма, характерного, прежде всего, для седентарных форм.

У эдиакарии и других форм с жестко фиксированным количеством концентрических зон иногда наблюдаются тонкие радиальные борозды, приуроченные, главным образом, к относительно широкой зоне внешнего кольца. Это наблюдается у *Ediacaria flindersi* Sprigg, *Medusinites asteroides* Glaessner et Wade и у *Paliella patelliformis* Fedonkin. Сохраняются радиальные структуры не всегда, и в благоприятных случаях они выглядят как частые прямые неветвящиеся бороздки или валики. У эдиакарий число радиальных борозд на широком внешнем кольце увеличивается в направлении к периферии, но не путем ветвления (или очень редко), а в результате появления новых бороздок между старыми, как у некоторых *Cyclomedusa* (Wade, 1972a). Эти радиальные борозды скорее являются поверхностными структурами, чем каналами гастроваскулярной системы, однако, судя по особенностям сохранности, эти формы рельефа приурочены не к поверхности тела, а к поверхности мезоглеи.

У форм с фиксированным количеством концентрических зон центральный диск отвечал гастральной полости, а распределение метаболитов по всему телу шло скорее всего прямо через мезоглею, которая кроме опорной и защитной функций несла функцию распределительную, может быть, в большей степени, чем у нынеживущих книдарий. Гастральная полость у этой группы широко простиралась латерально и не имела ни перегородок, ни иных крупных образований, которые бы способствовали увеличению ее поверхности, необходимому для быстрого усваивания пищи. Если обширный зонтик эдиакарий и цикломедуз служил для пассивного улавливания планктонного дождя с последующей транспортировкой пищи к центральному ротовому отверстию, то эти крупные плоскоконические полипы могли существовать лишь в условиях очень высокой биомассы планктона и низкой плотности других потребителей сестона в пелагиали и на дне. Поэтому наиболее благоприятные условия существования бентосных форм в венде были в мелководных зонах моря. Такие условия были распространены очень широко в мелководных и теплых эпиконтинентальных морях, возникших в ходе постгляциальной трансгрессии.



Завершая характеристику вендских кишечнополостных, которым свойственна ось симметрии бесконечно большого порядка, хотелось бы обратить внимание на следующие их особенности.

1. Формы кишечнополостных с монаксонной гетерополярной симметрией бесконечно большого порядка являются наиболее примитивной и в то же время процветающей группой среди вендских кишечнополостных и метазоа вообще.

2. Общими для представителей этой группы особенностями являются: тип симметрии, концентрическая организация тела, отсутствие оформленных радиальных элементов в строении гастральной полости, отсутствие системы каналов гастроваскулярной системы, широкое распространение бесполого размножения среди представителей этой группы, особенно — простого продольного деления.

3. Указанные особенности свидетельствуют о крайней примитивности и архаичности этой группы, а также об общности происхождения ее представителей. Однако, при определенной однородности группы мы уже в венде застаем ее достаточно сильно дифференцированной и можем выделить в составе этой группы три подгруппы, различающиеся основным планом строения, характером роста и, возможно, особенностями размножения.

4. В первую подгруппу объединяются организмы с нерегулярной концентричностью строения или явным отсутствием четких концентрических элементов. Последние формы по своему плану строения близки к тому гипотетическому гастралообразному многоклеточному организму, которое нередко помещается в основание филогенетического древа метазоа. Этот план строения является самым примитивным среди вендских кишечнополостных и, возможно, наиболее древним. Формы с подобным типом симметрии среди нынеживущих кишечнополостных крайне редки и встречаются лишь у их личинок, а среди взрослых форм — у бесщупальцевого гидроида *Protohydra*.

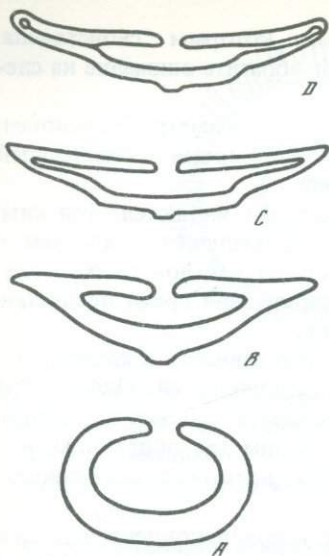
5. Вторую подгруппу составляют медузовидные организмы, у которых наблюдается весьма правильная и частая концентрическая зональность, отражающая характер роста. В этой группе можно видеть организмы, близкие формой тела и образом жизни к представителям первой подгруппы, для которых характерна неправильная концентрическая организация. Однако наряду с ними появляются и такие формы, у которых на фоне правильной концентрической организации возникает билатеральная симметрия. Эти формы демонстрируют возможность выведения сегментированных билатерий из организмов, обладающих правильной концентрической организацией и осью симметрии бесконечно большого порядка. Среди организмов второй подгруппы встречаются формы, чрезвычайно близкие к нынеживущим хондрофорам, но не относящиеся к этому отряду *Hydrozoa*.

6. Третью подгруппу кишечнополостных, которым свойственна симметрия бесконечно большого порядка, составляют формы с фиксированным и, как правило, небольшим числом концентрических зон, которое остается постоянным на протяжении жизни особи. Для этой группы характерна функциональная дифференциация разных концентрических зон, что в целом может указывать на относительно более высокую организацию представителей этой подгруппы в сравнении с остальными таксонами группы.

7. Практически в каждой из трех подгрупп отмечаются комбинации типов симметрии и различных планов строения, в частности: радиальной симметрии бесконечно большого или неопределенного порядка с концентрической организацией, билатеральной симметрии с концентрической организацией.

8. Среди организмов с симметрией бесконечно большого порядка и концентрической организацией (концентрическим планом строения) основная часть является седентарными формами, в меньшей степени — плейстонными и лишь небольшая часть могла составлять планктон. Эти пропорции экологического характера в группе наиболее примитивных кишечнополостных могут указывать на первичность полипоидной стадии (рис. 6). Анизотропия среды в области дна и наличие несравнимо большего, чем в пелагиали, спектра разнообразных местообитаний способствовали возникновению наибольшего разнообразия форм. Близость типов симметрии у седентарных полипов





Р и с. 6. Предполагаемый путь формирования гастроваскулярной системы в филогенезе кишечноротовых от сфероидальной гастральной полости (стадия А — *Nemiana*), через постепенное уплощение (стадия В — *Cyclomedusa*), дифференциацию (стадия С — *Ediacaria*) к частичному слиянию нижней и верхней поверхностей энтодермы с образованием плексуса, прямых радиальных или иных каналов в зависимости от рельефа мезоглеи (стадия D)

и плейстонных организмов может свидетельствовать об их генетической близости и отражать историю освоения поверхности воды как местообитания.

9. Вендские кишечноротовые с симметрией бесконечно большого порядка представляют собой один из путей реализации разнообразия в рамках этого типа симметрии в виде возникновения концентрической организации, ее полимеризации и упорядочения, затем — олигомеризации на фоне комбинирования с радиально-лучистой симметрией неопределенного порядка и с билатеральной симметрией.

10. Своеобразие плана строения, роста, размножения и экологии описанных выше организмов с монаксонной гетерополярной симметрией бесконечно большого порядка и концентрическим планом строения, а также их вероятное монофилетическое происхождение, вынуждает рассматривать эту группу как особый класс *Cyclozoa* в системе кишечноротовых (Федонкин, 1983а; 1984а, б).

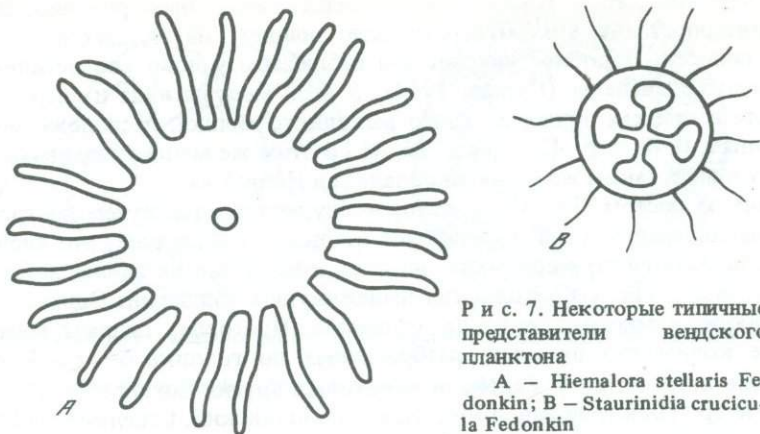
#### ФОРМЫ С ОСЬЮ СИММЕТРИИ НЕОПРЕДЕЛЕННОГО ПОРЯДКА

В первой части настоящей статьи наряду с кишечноротовыми, обладающими концентрической организацией в чистом виде, указывались формы, у которых на фоне концентрического плана строения развивалась радиальная организация (главным образом, за счет щупалец, полипидов и рельефа мезоглеи). Эти формы представляют собой комбинацию двух типов организации: концентрической и радиальной. Но в этих же формах сочетаются и два типа симметрии: концентрическая симметрия с осью вращения бесконечно большого порядка и радиально-лучистая симметрия с осью вращения неопределенного порядка. Неопределенность порядка симметрии в отличие от бесконечно большого порядка определяется конечным, но не фиксированным числом антимер (щупалец, гонад и пр.).

В целом среди вендских кишечноротовых довольно много форм с указанной комбинацией типов симметрии. Это может свидетельствовать об исторической связи концентрической и радиальной организаций у кишечноротовых, и с другой — показывает условность границы между группой концентрически организованных форм и группой животных, у которых на фоне остаточной концентрической организации развивается радиальная. Те или иные формы концентрической организации наблюдаются и у некоторых современных групп кишечноротовых, однако практически всегда преобладает радиальная организация. Вместе с тем огромная доля кораллов и медуз не имеют никаких признаков концентрической организации и развиваются по пути реализации радиальной организации, которая во многих отношениях оказалась более прогрессивной.

Наиболее простым строением из вендских *Radialia* с осью симметрии неопределенного порядка обладают *Lorenzinites rarus* Glaessner et Wade и *Hiemalora* (= *Pinegia*) *stellaris* Fedonkin. Это относительно небольшие низкие полипы с венчиком простых щупалец. *Lorenzinites* был обнаружен в кварцитах Паунд Южной Австралии в единственном экземпляре (Glaessner, Wade, 1966), и сейчас статус этого таксона не вполне





Р и с. 7. Некоторые типичные представители вендского планктона

А — *Hiemalora stellaris* Fedonkin; В — *Staurinidia crucicula* Fedonkin

ясен (Glaessner, 1979b). Массовый материал представляет *Hiemalora* (рис. 7), которая обнаружена в двух местонахождениях на Русской платформе (Федонкин, 1980б, 1981а,б) и на Оленекском поднятии (Sokolov, Fedonkin, 1984).

Тип сохранности *Hiemalora*, возможно, свидетельствует о том, что этот род имел медузоидное и полипоидное поколение. Не исключено также, что *Hiemalora* могла иметь полипоидную форму на относительно ранних стадиях онтогенеза, а на более поздних стадиях — половозрелую медузоидную, которая обитала в пелагиали и несла расселительную функцию. Иногда встречаются слепки с рельефно выступающим диском, расположенным значительно ниже плоскости, несущей слепки щупалец. Щупальца довольно толстые, иногда слегка расширяющиеся дистально. Эти окаменелости скорее являются слепками сидячих форм. Но часто встречаются и довольно тонкие, плоские отпечатки и слепки, для которых характерны относительно более крупные размеры диска при более тонких щупальцах, и эта форма сохранности, возможно, отвечает медузоидной стадии. Несмотря на большое количество образцов хорошей сохранности пока не удалось выявить каких-либо структур в центральной части диска за исключением небольшого круглого рта, который сохраняется редко. Это вполне объяснимо: медузы вообще имеют центр тяжести, смещенный в область мезоглеи ближе к анимальному полюсу и поэтому, после гибели плавают и опускаются на дно, как правило, вниз эксумбреллой. Именно поэтому мы чаще имеем слепки аборальной стороны медуз. Полипы также сохраняются, в основном, в виде слепков с аборальной стороны, что определяется их прижизненным положением в осадке.

Отсутствие каких-либо признаков радиальных структур в теле полипа или в зонтике *Hiemalora* позволяет предполагать существование обширной гастральной полости, чашевидной у полипа и дисковидной у медузы. Вполне вероятно, что гастральная полость имела продолжения в щупальца — их толщина позволяет сделать такое предположение. Не ясно, каким образом размножались эти организмы, но, возможно, им были свойственны как бесполое, так и половое размножение. Один из образцов *Hiemalora* демонстрирует возможное продольное деление зонтика, так как в целом отпечаток выглядит как эллипс с сужением по концам короткого диаметра, окруженный общим венчиком щупалец. Этот образец обнаружен в хатыспытской свите Оленекского поднятия (р. Хорбусуонка). Другой экземпляр из венда Зимнего берега представляет интерес потому, что на площади диска видны многочисленные беспорядочно расположенные бугорки. Не исключено, что эти примитивные репродуктивные органы, хотя у большинства нынеживущих кишечнорасположенных органов размножения обычно строго упорядочено. Однако упорядоченное расположение гонад у нынеживущих кишечнополостных связано с упорядоченным расположением гастральных каналов. Если у *Hiemalora* этих каналов не было,



что весьма вероятно, то и гонады могли располагаться беспорядочно. Возможен и иной путь интерпретации этих бугорков как личинок, находящихся в выводковой камере или полости. Подобное явление мы наблюдаем у довольно нетипичного ныне рода гидромедуз *Eleutheria* (Human, 1940). У этой медузы яйца и сперма вырабатываются вместе в стенках эпидермального выводкового мешка, расположенного над желудком (Human, 1940, стр. 423, фиг. 126 А). В этом же мешке развиваются личинки планулы. Возможно, таким же мешком обладала и *Niernaloga*.

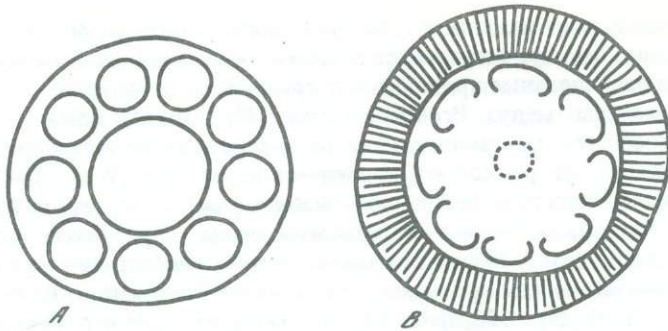
Наблюдение за ростом *Niernaloga*, которое осуществляется путем построения серий от мелких ювенильных особей до наиболее крупных, показывает, что число краевых щупалец увеличивается по мере роста, но в их количестве не наблюдается кратности какому-либо числу, как у большинства нынеживущих книдарий. Однако и у последних, в частности, у многих *Leptolida* (*Athecata*, *Hydrozoa*) гидрант несет нестрого определенное количество щупалец, разбросанных по головке без особого порядка. Такое строение встречается у *Zanclea* и некоторых других *Corynoidea*, у *Clava*, *Mugiothele*, *Hudra* и др. (Беклемишев, 1964; Иванов, Полянский, Стрелков, 1981). У нынеживущих книдарий этот тип симметрии считается одним из низших. Но, как пишет В.Н. Беклемишев, эта не та диссимметрия, которую мы встречаем в конце рядов развития. Это не "уже отсутствие", а "еще отсутствие" симметрии. Эта та неопределенность расположения, которая стоит впереди и ниже, чем настоящая лучевая симметрия. У *Niernaloga* так же, как у наиболее примитивных гидроидов, щупальца лишь нарушают симметрию, но не определяют ее порядок. Если отвлечься от щупалец, то *Niernaloga* будет иметь монаксонную симметрию с осью вращения бесконечно большого порядка, которую мы рассматривали на примере многих вендских кишечнополостных и нынеживущей *Protohydra*.

Радиальная симметрия неопределенного порядка свойственна и другим формам кишечнополостных, даже таким из них, которые демонстрируют относительно высокую организацию, например, *Hallidaya brueri* Wade (Wade, 1969). Эти небольшие дискоидные медузы были найдены в самых верхних слоях докембрия Центральной Австралии и, возможно, отражают относительно позднюю стадию радиации сцифоидных медуз в позднем докембрии (Jenkins, 1981). Основной причиной отнесения *H.brueri* к классу *Scyphozoa* является довольно сложная система радиальных каналов гастро-васкулярной системы, которые отходят от зигзаговидной границы центральной гастральной полости и по меньшей мере дважды дихотомируют в направлении к краю зонтика. Не вполне ясно, как меняется число радиальных каналов по мере роста этой медузы, но количество округлых "ядер", которые группируются вокруг желудка, увеличивается от 3 до 13. Можно предположить еще два варианта интерпретации этих ядер: либо эти образования отвечают почкам (но тогда почему неизвестны поздние стадии их развития?); либо эти ядра отвечают гонадам, в частности таким, в которых вынашиваются и развиваются личинки на ранних стадиях развития. Об этом может свидетельствовать "поведение" этих ядер в слепках как мягких, дискретных тел, которые могут даже частично перекрывать друг друга, если их много. Интересно, что у этих медуз рот выглядит в виде неправильной многолучевой щели.

Непостоянное количество репродуктивных органов наблюдается у *Elasenia asseevae* Fedonkin (рис. 8) из венда Подолии (Великанов, Асеева, Федонкин, 1983) и, возможно, у *Armillifera parva* Fedonkin из венда Зимнего берега Белого моря (рис. 8), если дуговидные образования зонтика этой мелкой медузки действительно отвечают гонадам (Федонкин, 1980б).

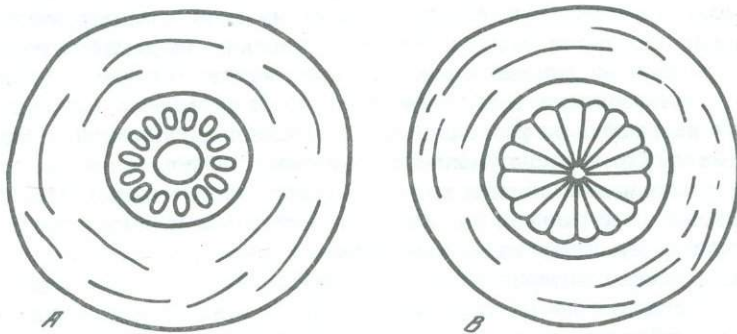
Близкая по общему плану строения *Evmiaksia aksionovi* Fedonkin имеет такое же обширное внешнее кольцо, но в центральной части по кругу располагаются овальные образования, ориентированные длинной осью радиально (рис. 9). Эти образования расположены довольно правильно и интерпретируются как гонады, расположенные по краю гастральной полости (Федонкин, 1983а, 1984а). Их количество также неопределенно и увеличивается по мере роста организма вне зависимости от какого-либо порядка симметрии.





Р и с. 8. План строения вендских медуз с характерной радиальной симметрией неопределенного порядка

A — *Elasenia aseevae* Fedonkin; B — *Armillifera parva* Fedonkin



Р и с. 9. План строения некоторых вендских медуз с характерной симметрией неопределенного порядка

A — *Evmiakisia aksionovi* Fedonkin; B — *Bonata septata* Fedonkin

Неупорядоченность радиальной симметрии лучше всего наблюдается на примере репродуктивных органов потому, что они часто являются наиболее плотными образованиями в теле медуз и лучше сохраняются в ископаемом состоянии, особенно у небольших особей с тонким слоем мезоглеи. Но иногда неупорядоченность хорошо видна и в системе радиальных каналов, например, у *Rugoconites* Glaessner et Wade (Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972a). Эти низкокониические медузы имеют множество радиальных каналов, которые отходят от углов небольшого полигонального центра в области желудка и дихотомически ветвятся. По краю зонтика, который нередко сохраняется в виде кольца, идут многочисленные тончайшие щупальца. Они начинаются не от самого края, а чуть ближе к центру, хотя не вполне ясно, на какой стороне краевой части зонтика — на эксумбрелле, как у некоторых современных Hydrozoa, в частности у *Trachymedusae*, или на субумбрелле, что судя по характеру сохранности более вероятно.

Количество радиальных каналов, отходящих от желудка, не может быть достаточно подсчитано, поскольку в центральной части эти медузы имели максимальную толщину мезоглеи и каналы не всегда могли запечатлеться в осадке. Но изучение центральных частей у нескольких образцов, демонстрирующих наилучшую сохранность области желудка, показало, что количество каналов колеблется от 10 до 20. Экземпляры с наименьшим числом начальных радиальных каналов имеют наиболее разветвленную сеть гастроваскулярной системы (каналы дихотомизируют до пяти раз, тогда как у других экземпляров только трижды). Другим явлением, которое также можно расценивать как примитивный признак, является неупорядоченность ветвления ра-



диальных каналов и даже их слияние, что приводит к образованию подобия сети. Кольцевой канал, по-видимому, отсутствует и дистальные окончания радиальных каналов, тонкие, частые и параллельные пронизывают краевую часть зонтика.

Среди современных медуз *Proboscidactyla* (Hydrozoa), пожалуй, больше всего напоминает *Rugosonites*, но слияние каналов и образование сетки среди современных гидрозоа встречается как редкое тератологическое явление (Wade, 1972a). Эти формы сближает не только простые, ветвящиеся каналы, но и отсутствие кольцевого канала. Возможно, следовало бы искать аналогий среди корнеротых медуз. Например, *Cassiopeia* (Rhizostomeae) имеет довольно густую гастроваскулярную сеть, заполняющую пространство между прямыми радиальными каналами, и не имеет кольцевого канала (Нуман, 1940, стр. 526, фиг. 173 А). Но в отличие и от *Proboscidactyla*, и от *Cassiopeia* вендские формы *Rugosonites* имеют неопределенное число радиальных каналов гастроваскулярной системы даже в области их выхода из желудка.

Неупорядоченность радиальных структур или антимер наблюдается и у ряда других форм, в частности, у *Vonata septata* Fedonkin (Федонкин, 1980б, 1981а). Эти медузовидные организмы округлой формы состоят из двух концентрических зон (см. рис. 9). Внешняя кольцевая зона относительно плоская, широкая, с редкими случайными концентрическими морщинками, которые свидетельствуют о тонкости и нежности краевой части зонтика. Внутренняя зона более рельефная, относительно выпуклая и состоит из радиально расходящихся клиновидных лопастей, имеющих округлые дистальные и острые проксимальные окончания, не доходящие до центра. Не исключено, что клиновидные лопасти могут соответствовать камерам между радиальными перегородками в гастральной полости этого организма и, таким образом, *V. septata* могла бы представлять одну из ветвей, ведущих к Scyphozoa или (и) к Anthozoa. Но эти лопасти можно интерпретировать и как гонады. Так или иначе, количество этих структур увеличивается по мере роста особи (в материале из венда Зимнего берега Белого моря наблюдалось от 11 до 19 лопастей, но колебания, по-видимому, возможны и в более широких пределах).

Вендские медузовидные организмы нередко демонстрируют комбинации радиальной и концентрической организации. Некоторые из них были описаны в главе о *Radialia* с симметрией бесконечно большого порядка, например, *Eoropita* (концентрический пневматофор и концентрические серии полипидов, ориентированных радиально) или *Ediasagia*, у которой радиальными структурами являются тонкие краевые щупальца и тонкий радиально-лучистый рельеф аборальной стороны мезоглеи.

У одной из форм вендских медузоидов: *Mawsonites spriggi* Glaessner et Wade также наблюдается комбинация концентрической и радиальной организации, при этом концентричность, сохраняющаяся лишь в центральной части зонтика, выглядит как остаточная и вытесненная радиальной организацией (Glaessner, Wade, 1966). Эта форма выглядела при жизни как куполовидный, постепенно переходящий в крутоконический в центре диск. Центральная коническая часть гладкая, усеченная, окружена несколькими концентрическими сериями крупных неправильных шишковидных утолщений, размеры которых увеличиваются в направлении от центра. Внешняя половина диска состоит из неправильных лопастей, разделенных глубокими, иногда ветвящимися бороздами. Край зонтика лопастной.

В форме *Mawsonites* как бы комбинируются черты двух других вендских кишечнополостных. Концентрическое строение центральной части сближает *Mawsonites* с *Cyclomedusa plana* Glaessner et Wade, а наличие серий шишковидных образований напоминает серии полипидов *Eoropita medusa* Wade. Лопастное строение внешней части зонтика заставляет искать аналогий среди сцифомедуз, особенно среди Rhizostomeae и Coronata.

Подводя итог характеристике вендских *Radialia* с осью симметрии неопределенного порядка, хотелось бы подчеркнуть следующие моменты.

1. Формы кишечнополостных с монаксонной гетерополярной симметрией и осью вращения неопределенного, но конечного порядка, составляли обширную и разнообраз-



разную группу среди кишечнополостных вендского периода. Вращательная симметрия неопределенного порядка у вендских кишечнополостных охватывала как организм в целом, так и отдельные системы органов (краевые щупальца, каналы гастроваскулярной системы, гонады и пр.). В некоторых случаях эта симметрия могла выражаться в характере рельефа мезоглеи. Формы с таким типом симметрии были распространены в венде несравненно шире, чем сейчас или даже в палеозое.

2. Главной особенностью представителей этой группы *Radialia* является увеличение порядка вращательной симметрии в онтогенезе, то есть прибавление новых антимер по мере роста особи без соблюдения кратности или какого-либо порядка в процессе их заложения. Эта особенность представляется крайне архаичной, однако ее можно рассматривать как необходимый этап в эволюционном развитии кишечнополостных на пути к радиально-лучистой организации определенного порядка, т.е. к тем типам симметрии, которые в основном характеризуют кишечнополостных фанерозоя.

3. Несмотря на архаичность порядка заложения антимер, описанная группа кишечнополостных в целом представляет значительно более высокую организацию в сравнении с *Radialia*, которые характеризуются осью симметрии бесконечно большого порядка. У представителей группы с неопределенным порядком симметрии мы видим хорошо оформленную систему щупалец, достаточно разнообразные, подчас довольно сложные системы радиальных каналов гастроваскулярной системы, которые несколько раз ветвятся по направлению к периферии, а иногда образуют подобные сети (плексус). У подавляющего большинства представителей этой группы наблюдаются вполне сформировавшиеся системы репродуктивных органов (гонады), которые свидетельствуют о преобладании полового размножения в их развитии. Наоборот, примеры бесполого размножения в этой группе *Radialia* весьма редки. Все это может свидетельствовать о том, что описанная группа кишечнополостных с симметрией неопределенного порядка по уровню организации стоит значительно выше, чем *Radialia* с симметрией бесконечно большого порядка (класс *Cyclozoa*), хотя комбинации типов симметрии, характерных для первой и второй групп, могут указывать на филогенетическую связь между ними.

4. Своеобразие описанной группы *Radialia* и в частности, важнейший проморфологический феномен, свойственный всем ее представителям: радиальная симметрия неопределенного порядка, допускают возможность рассматривать эту группу как особый класс *Inorhdozoa* в системе кишечнополостных.

#### ВЕНДСКИЕ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ С ОПРЕДЕЛЕННЫМ ПОРЯДКОМ РАДИАЛЬНОЙ СИММЕТРИИ

Формы кишечнополостных с определенным порядком радиальной симметрии не столь многочисленны среди вендских *Radialia* в сравнении с представителями других групп более примитивной организации и симметрии. Это соотношение, явно обратное тому, которое мы наблюдаем у кишечнополостных в современном их состоянии, свидетельствует о том, что упорядочение радиальной симметрии в форме стабилизации количества антимер — относительно позднее явление, представляющее особый путь эволюции кишечнополостных, в итоге ставший главным, магистральным. И действительно, виды докембрийских *Radialia* с осью симметрии определенного порядка по многим своим характеристикам значительно ближе к ныне живущим формам, чем другие их вендские современники. Но даже и у этих организмов мы иногда наблюдаем такие особенности, которые выглядят совершенно неожиданными не только в рамках типа кишечнополостных, но в пределах метазоа вообще.

Одним из таких явлений можно считать трехлучевую радиальную симметрию. Этот порядок симметрии встречается у современных кишечнополостных скорее в виде редчайшего исключения, а в других группах метазоа известен лишь как вторичное явление. Однако в венде он был распространен довольно широко.



### Трехлучевая симметрия

Наиболее ярко трехлучевая симметрия проявляется в строении *Albumares brunsaе Fedonkin* (Келлер, Федонкин, 1976; Федонкин, 1981a). Эти мелкие медузки имеют трехлопастное строение. В каждой из лопастей из центральной части зонтика идут по три канала гастровакулярной системы. Эти каналы четырежды дихотомизируют на пути к краю зонтика, который несет множество тонких и коротких щупалец (более 100). От центра к периферии отходят три относительно коротких валика, которые располагаются между лопастями и сужаются радиально. Эти валики, возможно, отвечают гонадам, поскольку нечто похожее мы наблюдаем у некоторых современных медуз. Гонады удлинненной формы, ориентированные радиально, характерны для многих гидроидных медуз, в частности, для *Phialidium (Leptomedusa)* и *Homoeonema (Trachymedusa)*, но у них гонады располагаются вдоль радиальных каналов. Расположение гонад между лопастями у *Albumares* заставляет искать аналогий среди сцифоидных медуз. Именно у них мы часто наблюдаем примеры поворотного смещения одной системы антимер по отношению к другой при полном сохранении порядка их симметрии, одинакового для обеих. При этом антимеры одной системы занимают положение в интеррадиальной зоне другой, например, системы оральных рук и гонад у *Aurelia* (Human, 1940, с. 523, фиг. 171 А) смещены одна по отношению к другой на  $90^\circ$  при четырехлучевой симметрии обеих систем.

Лопастное строение зонтика, сложность ветвления каналов гастровакулярной системы и характер расположения гонад сближает *Albumares* прежде всего со сцифоидными медузами, но среди них в норме не известны случаи трехлучевой симметрии. Здесь мы сталкиваемся с таксономическими проблемами, и в данном случае вопрос можно сформулировать так: имеет ли порядок радиальной симметрии такой же (или больший) таксономический вес, как другие признаки, на основе которых можно было бы относить *Albumares* к классу Scyphozoa. В этой проблеме есть несколько существенных моментов, с которыми неизбежно сталкиваются систематики. Первый вопрос связан со значением того или иного признака для нормальной жизнедеятельности организма. Думается, что широкие вариации радиальной симметрии у кишечнополостных могут свидетельствовать о том, что для радиально симметричного животного относительно безразлично, каким порядком симметрии оно обладает, поскольку с изменением порядка симметрии не происходит кардинальных нарушений отношений животного с изотропной по горизонтали средой. Значительно более важным может оказаться количество, размеры и расположение жизненно важных органов, что в значительной степени определяется порядком симметрии. Поэтому действие естественного отбора будет определяться не столько порядком симметрии, сколько структурами, которые так или иначе коррелируются с ним. У современных кишечнополостных наблюдается существенное колебание числа антимер и порядка симметрии в пределах индивидуальной изменчивости (Thompson, 1942).

Близкой к описанной выше медузе (*Albumares*) с трехлучевой радиальной симметрией можно считать другую, явно родственную форму *Anfesta stankovskii Fedonkin*. Ее дисковидный зонтик разделен тремя валиками, которые, вероятно, соответствуют гонадам. Эти гонады имели сосисковидную форму и расходились радиально от центра, но их внешние концы не достигали краевых частей зонтика. В отличие от *Albumares* зонтик *Anfesta* имеет дисковидную, а не трехлопастную форму, хотя в основе его лежит поворотная симметрия третьего порядка. Дисковидный зонтик *Anfesta* состоит из восемнадцати узких лопастей. Дистальные окончания этих лопастей рассечены на две лопасти второго порядка узким вырезом. Каждая из лопастей второго порядка в свою очередь рассечена небольшой радиальной бороздкой на узкие плавно заостренные маргинальные лопасти, несущие тончайшие щупальца. Интересно, что лопасти первого порядка ориентированы проксимальными концами в сторону одного из ближайших радиусов, совпадающих с осью гонады. Лишь те лопасти, которые расположены прямо над гонадами и по биссектрисе интеррадиуса, имеют строго радиальную



ориентировку. Это говорит о том, что *Anfesta* имеет в основе трехлопастное строение, как и *Albumares*, однако у первой оно замаскировано множеством узких лопастей и дисковидной формой зонтика. Мы не видим у *Anfesta* ни кольцевого канала, ни радиальных каналов гастроваскулярной системы, хотя не исключено, что сами лопасти могли бы быть полыми внутри, и эти полости могли доходить своими аппендиксами вплоть до маргинальных лопастей. Этот тип распределительной системы является более примитивным, чем настоящие гастроваскулярные каналы. В целом же характер расположения лопастей у *Anfesta* очень напоминает план строения гастроваскулярной системы сцифоидных медуз, например, *Aurelia*. Сходство это можно усмотреть в следующем. Радиальные лопасти *Anfesta*, расположенные над гонадами и отходящие от этих лопастей с обеих сторон другие лопасти в целом напоминают перррадиальные ветвящиеся каналы *Aurelia*, а лопасти, расположенные по биссектрисе интеррадиуса у *Anfesta* могут отвечать адррадиальным неветвящимся каналам *Aurelia*. Но повторим, это сравнение может быть правомочным лишь в аспекте плана строения распределительной системы.

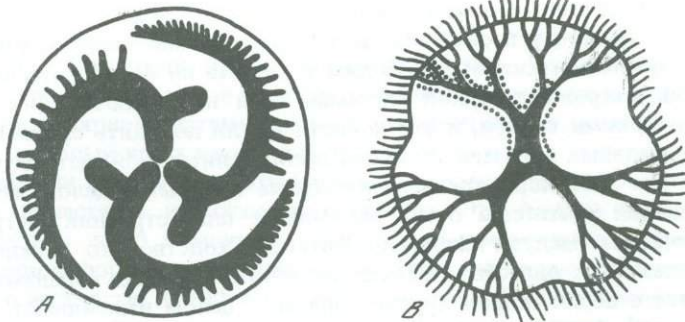
Хотя *Anfesta* и *Albumares* можно рассматривать как родственные формы, но между тонкими, часто ветвящимися каналами *Albumares* и лопастями *Anfesta* различие весьма существенно. Тем не менее, можно указать среди вендских медуз такую форму, распределительная система которых по своему строению занимает промежуточное положение между примитивными лопастями и более совершенными ветвящимися каналами.

Из отложений позднейшего докембрия Центральной Австралии описана *Skinnera brooksi* Wade (Wade, 1969). Эта медуза также имела трехлучевую радиальную симметрию, как описанные выше *Albumares* и *Anfesta*, однако ее внутреннее строение имеет некоторые отличия. Центральный относительно гладкий участок может отвечать желудку, вокруг которого симметрично располагаются три крупных полукруглых структуры, выпуклой стороной обращенные к периферии, а с внутренней стороны имеющие два канала или аппендикса, с помощью которых эти структуры соединяются с желудком. М. Уэйд интерпретировала эти структуры как гастральные карманы. По периферии зонтика *Skinnera* располагаются пятнадцать "вторичных карманов", каждый из которых соединен с желудком двумя каналами. Парные каналы, соединяющие вторичные карманы с желудком, хорошо наблюдаются в промежутках между первичными (гастральными) карманами, но в тех местах, где парные каналы пересекают область первичных карманов, первые исчезают в отпечатке, поэтому неясно, соединяются ли вторичные карманы с областью желудка через первичные карманы, или же парные каналы проходят над первичными карманами, минуют их и впадают в область желудка. В окаменелостях между структурами, которые отвечают вторичным карманам, видны и другие линейные радиальные структуры, которые могут соответствовать радиальным каналам, идущим от желудка прямо к периферии зонтика. Кольцевой канал отсутствует.

Из 26 слепков этой медузы, найденных к настоящему времени, несколько экземпляров демонстрируют одинаковый тип симметрии: три первичных кармана и пятнадцать вторичных карманов, однако встречаются и такие экземпляры, у которых на один первичный карман приходится не пять, а лишь три вторичных кармана. Это свидетельствует о том, что у *Skinnera* устойчивым типом симметрии является радиальная симметрия с осью вращения третьего порядка. Комбинация с вращательной симметрией большего порядка, вероятно, кратного трем, происходит за счет увеличения количества вторичных карманов.

По мнению М. Уэйда, строение *Skinnera* по своей сложности отвечает уровню организации сцифоидных медуз (Wade, 1969). Внутренние крупные структуры, соединенные с областью желудка парными каналами, рассматриваются как прямые гомологи гастральных карманов сцифоидных медуз, но ни у одной из нынеживущих медуз класса *Scyphozoa* мы не наблюдаем карманов, подобных тем, что имеет *Skinnera*. Система вторичных карманов, которые соединяются с желудком парными каналами, принци-





Р и с. 10. Сравнение строения рук трибрахидиума с гастровакулярной системой гипотетической медузы (точками обведен участок, из которого выводится рука трибрахидиума)

пиально не отличается от системы первичных (внутренних) карманов, поэтому не исключено, что первичные и вторичные карманы составляют одну физиологическую систему: гастровакулярную систему, которая, однако, не имеет морфологических аналогов у современных кишечнополостных. Систему вторичных карманов с парными каналами, идущими к ним из области желудка, и промежуточными неветвящимися каналами можно было бы рассматривать как гомологичную плексусу *Semaeostomeae* и *Rhizostomeae*, однако у этих медуз плексус гораздо более правильно построен. С другой стороны, можно рассматривать систему вторичных карманов как одну из промежуточных стадий на пути от примитивного кольцевого синуса, который, вероятно, имели наиболее простые организмы, к тонким ветвящимся каналам гастровакулярной системы. Другой, возможно, более ранней стадии становления гастровакулярной системы у кишечнополостных отвечает лопастное строение *Anfesta*, хотя, конечно, эти два пути могут и не быть связанными как последовательные стадии, а представлять собой независимые пути формирования гастровакулярной системы. Что касается трех крупных структур в центральной части зонтика *Skinnera* ("первичные карманы" по терминологии М. Уэйда), то, вероятно, возможен и другой вариант их интерпретации, а именно, как гонады, которые обычно являются наиболее плотными образованиями у мелких медуз.

Заканчивая характеристику кишечнополостных с редчайшим, необычным типом вращательной симметрии третьего порядка, хотелось бы остановиться на проблематичном организме, интерпретация которого вызывает наибольшие трудности. Речь пойдет о *Tribrachidium heraldicum* Glaessner (Glaessner, Daily, 1959; Glaessner, Wade, 1966; Федонкин, 1981а,б; Fedonkin, 1982). Этот дисковидный организм сохраняется в виде отпечатков в негативном гипорельефе и в виде слепков (позитивный эпирельеф). В первом случае мы наблюдаем круто наклоненную периферическую границу, внутри которой видны три выступающих "руки", радиально расходящиеся от центра под равными углами (рис. 10). Эти "руки" (терминология М. Глесснера) искривляются против часовой стрелки в отпечатке, а у самого организма — по часовой стрелке, и соединяются с периферией диска, где они постепенно утончаются. В центре между руками изредка видна небольшая Y-образная бороздка, которая, по мнению М. Глесснера, отвечает рту.

От каждой руки с ее выгнутой стороны отходит небольшой приподнятый отросток ("булла"). Дистальные части рук по их внешней стороне несут короткие плотные "щупальца", которые занимают приблизительно семь десятых длины каждой руки. В промежутках между руками сохраняются тонкие длинные, прямые или слегка искривленные линейные структуры (бороздки), которые простираются от вогнутой части каждой руки вкрест заостряющейся части соседней руки. М. Глесснер с известной долей сомнения считает эту сторону оральной.



В австралийском материале и в коллекциях из венда Зимнего берега имеются экземпляры, демонстрирующие иной тип сохранности. Это слепки на кровле алевритистых прослоев, очень плоские, дисковидные и встречающиеся довольно редко. В средней части наблюдаются три дуговидных углубления, ориентированных своими узкими окончаниями в сторону центра диска (см. рис. 10). Внешние концы дуговидных углублений относительно более широкие и глубокие за счет округлых терминальных расширений. Поверхность диска испещрена тончайшими радиальными бороздками, которые впадают в дуговидные углубления. Периферическая часть не несет каких-либо признаков щупалец. Край диска ровный (Glaessner, Wade, 1966; Федонкин, 1981б).

Эти особенности строения позволяют предполагать, что в данном случае мы наблюдаем оральную сторону животного, обращенную вверх. Дуговидные углубления с терминальными расширениями могут отвечать ротовым щелям, хотя не исключено, что лишь терминальные расширения отвечают отверстиям, которые служили для ввода пищи. Тончайшие радиальные бороздки, впадающие в дуговидные углубления, можно в этом случае интерпретировать как микрорельеф, способствующий транспортировке питательных частиц со всей площади зонтика к ротовым отверстиям, что могло осуществляться с помощью мерцательного эпителия.

Если сторону с тремя дуговидными углублениями рассматривать как оральную, то вогнутые отпечатки на подошве алевролита или песчаника, описанные М. Глесснером, можно считать скорее слепком с внутренней части организма. Такой тип сохранности встречается довольно часто, например, мелкие медузы *Albumages*, имеющие размеры, близкие к *Tribrachidium*, сохраняются как вогнутый отпечаток на подошве слоя, но на фоне этого отпечатка рельефно выступают гонады и ветвящиеся каналы гастровакулярной системы. Поэтому, учитывая возможность запечатления каких-то внутренних структур и вероятности того, что оральная сторона *Tribrachidium* представлена иным типом сохранности, мы можем предположить следующее. "Руки", несущие в их дистальных частях короткие "щупальца", а ближе к центру имеющие ответвление в пространство между соседними руками, можно рассматривать как распределительную систему, близкую по организации к каналам гастровакулярной системы. Эти руки не смыкаются в центре, но имеют округлые проксимальные окончания, которые, располагаясь близко, образуют Y-образную бороздку, которую М. Глесснер рассматривал как рот.

В целом этот организм можно себе представить как сидячий, пассивно улавливающий из воды органический детрит. Пищевые частицы, попадающие на диск, с помощью мерцательного эпителия транспортировались по узким бороздкам к трем ротовым щелям, а оттуда пища попадала сразу в три канала гастровакулярной системы, в их проксимальные крупные дивертикулы и затем в многочисленные дистальные ответвления, имеющие радиальную ориентировку по краю диска, которые интерпретировались как щупальца. Не исключено, что крупные проксимальные дивертикулы ("буллы") следует интерпретировать как гонады.

Если такая интерпретация окажется справедливой, то трибрахидиум следует рассматривать как организм целентератного уровня организации, не имеющий родственных форм среди нынеживущих кишечнополостных ни по общему типу симметрии, ни по плану строения отдельных систем органов. Однако среди вендских форм мы уже знаем несколько видов, которые при известных различиях могли бы составить вместе с *Tribrachidium* один таксон высокого ранга в системе кишечнополостных: это радиально симметричные организмы с осью симметрии третьего порядка (*Albumages*, *Anfesta*, *Skinnera*). Этот специфический тип симметрии, не характерный для других групп вендских и ныне живущих метазоо, может служить косвенным доводом в пользу отнесения *Tribrachidium* к кишечнополостным.

Надо отметить, что еще несколько лет назад *Tribrachidium* рассматривался как возможный представитель ветви вторичноротых, ведущих к иглокожим. Форма "рук" и трёхщелевое строение "рта" заставляли искать сходства *Tribrachidium* с иглокожими класса *Edrioasteroidea*. Тончайшие радиальные бороздки, радиально отходящие от



выгнутых частей "рук", интерпретировались как трубчатые ножки или органы дыхания (Glaessner, Wade, 1966). Сходство трибрахидиума с представителями Edrioasteroidea усилвалось еще и тем, что среди иглокожих известны трехлучевые мутанты, например, экземпляр рода *Pentremites* May (Blastoidea) из миссисипских отложений США (Macurda, 1964). Как решающий аргумент рассматривалась симметрия ювенильных эдриоастероидей (Bell, 1976). Описывая онтогенез представителей четырех семейств, относящихся к трем отрядам Edrioasteroidea, Б. Белл отмечает большое сходство их онтогенетического развития, в котором он выделил семь стадий. В своем раннем развитии эдриоастероидеи отчетливо трехлучевые, однако вряд ли мы можем рассматривать эту симметрию как настоящую поворотную симметрию третьего порядка, поскольку в основе своей она является билатеральной или двухлучевой: приобретаемая позже в онтогенезе пятилучевая симметрия формируется путем бифуркации правой и левой боковых первичных осей роста. Поэтому апелляция к трехлучевой симметрии Edrioasteroidea вряд ли является обоснованной. Кроме того, иглокожие вообще, по видимому, произошли от билатеральных предков, поскольку их личинки билатерально симметричны.

В последних работах М. Глесснер и некоторые его последователи уже не относят трибрахидиум к предкам иглокожих, оставляя открытым вопрос о систематическом положении этого рода (Glaessner, 1972, 1979b; Jenkins, 1981). Изогнутые руки со щупальцами чрезвычайно напоминают лофофоры, однако сравнение *Tribrachidium* с *Lophophorata* пока не шло дальше констатации этого сходства. Надо отметить, что трехлучевые лофофоры вообще не известны. Лофофоры всегда билатерально-симметричны и развиваются из билатерально-симметричного подковообразного зачатка.

Предложенная выше концепция *Tribrachidium*, как организма целентератного уровня организации, представляется сейчас наименее противоречивой, хотя сам организм во многих отношениях остается необычным. Помимо трехлучевой симметрии и необычного характера гастроваскулярной системы странным может показаться наличие трех ротовых отверстий. Однако последнее обстоятельство, а именно наличие не одного, а нескольких ротовых отверстий не является чем-то исключительным среди кишечнополостных. У некоторых сцифоидных медуз, в частности, у корнеротов или ризостом (*Rhizostoma pulmo*, например) во взрослом состоянии рот зарастает, и его роль выполняют многочисленные мелкие отверстия в складках ротовых лопастей. Такой тип ротовых отверстий характерен для форм, питающихся самыми мелкими планктонными организмами, которые засасываются вместе с водой в гастральную полость. Интересен пример формирования ротовых рук у другой корнеротной медузы *Mastigias*, которые на ранних стадиях развития имеют нормальную четырехлопастную форму. Затем по мере роста лопасти разветвляются на концах, а их края сходятся. На конечной стадии мы наблюдаем полное смыкание краев ротовых лопастей (на этом месте остается продольная канавка, которая тоже дважды ветвится). Ротовые отверстия в количестве шестнадцати остаются, таким образом, на концах лопастей (Huxley, 1940, с. 526, фиг. 173 C—E).

Предположение о гомологичности "рук" у *Tribrachidium* ветвящимся каналам гастроваскулярной системы *Albimares* можно подкрепить тем, что первые путем незначительной трансформации легко выводятся из вторых, т.е. изогнутые каналы трибрахидиума легко вывести из ветвящихся каналов такого типа, как у *Albimares*, правда, у исходной формы должно быть три начальных канала, а не девять. Трансформация дихотомически ветвящегося канала должна происходить путем его изгиба по часовой стрелке с одновременной редукцией первого (проксимального) левого ответвления до короткого отростка. Подобную редукцию должны испытать и все левые ответвления первой правой ветви канала, которая и преобразуется затем в "руку" трибрахидиума.

Это чисто умозрительное построение, возможно, свидетельствует в пользу указанной гомологии, и, следовательно, в пользу интерпретации трибрахидиума как представителя кишечнополостных. Однако в этой концепции есть очень интересный момент. Довольно



сложным для объяснения остается вопрос о том, как формировалась трехлучевая симметрия у этих организмов и почему она не закрепилась у книдарий, несмотря на очевидную простоту: три луча и три радиальных направления — это наименьшее число радиальных элементов, которые обеспечивают адекватную реакцию на среду, изотропную в плоскости этих радиусов. Радиально расположенные органы у этих форм по сути не являются антимерами в прямом смысле этого слова, поскольку между ними невозможно провести плоскости симметрии. Их заложение, вероятно, не подчинялось общей для всех радиалий закономерности, когда супротивные антимеры закладываются одновременно. Для трехлучевых медузовидных форм заложение идентичных радиальных элементов, по-видимому, происходило как бы на основе невидимой концентрической матрицы. Этими концентрическими зонами являются, например, линии, соединяющие точки ветвления радиальных каналов одного порядка у *Albumares*, то есть точки первого разветвления, второго разветвления и т.д.

Уникальность трехлучевой симметрии делает описанную выше группу достаточно однородной в филогенетическом смысле и позволяет рассматривать ее как таксон довольно высокого ранга, возможно, как особый класс в системе кишечнополостных. Вполне возможно, к этому же классу принадлежит группа древнейших скелетных организмов, известных под названием ангустиокреид, появившихся в самом конце венда и достигших массового развития в начале раннекембрийского времени (Сысоев, 1965; Вальков, 1968, 1982; Вальков, Сысоев, 1969, 1970; Миссаржевский, 1969, 1974; Абаимова, 1978).

К настоящему времени описано 20 видов ангустиокреид, отнесенных к двенадцати родам и четырем семействам, А.К. Вальков, проведший детальное исследование этой группы, выделяет новый подкласс *Angustimedusae* Valkov, в состав которого входит один отряд *Angustiochreida* Valkov et Sysoiev, 1969 (Вальков, 1982).

Для ангустиокреид характерна раковина с внутренней полостью, поперечное сечение которой бывает округлым или округло-треугольным, трехлопастным или звездчатым (с числом концов, кратным трем), шестиугольным. Скульптура внутренней полости часто осложнена морщинками, бороздками, ребрами и шипами. Сама раковина цилиндрическая или коническая, ее поверхность у многих ангустиокреид орнаментирована кольцами, линиями нарастания и т.п.

Главнейшими особенностями строения скелета ангустиокреид являются: 1) трехлучевая симметрия, 2) малые размеры в сочетании с замкнутостью начальных частей, 3) двуслойность стенки, 4) наличие внутренней полости, наличие ротовых лопастей треугольных очертаний и сообщающихся двустенных перегородок, 5) шеврообразная скульптура, 6) подобие поперечной сегментации. Отмечаются также способности к стробилиации и поперечному делению, а, возможно, и к продольному делению (Вальков, 1982). Указанные признаки делают весьма вероятной близость ангустиокреид к конуляриям, которых мы коснемся ниже. Систематическое положение конуляриид в рамках класса *Scyphozoa* сейчас принимается достаточно широко (Основы палеонтологии, 1962), однако ряд исследователей рассматривают первых как самостоятельный класс.

Не исключено, что описанные выше медузы с трехлучевой симметрией, сложность организации которых вполне сравнима с организацией современных сцифоидных медуз, принадлежат к тому же подклассу, что и ангустиокреиды. В данном случае редчайший тип симметрии, каким является трехлучевая симметрия, делает эту связь весьма правдоподобной. Не вполне ясным остается отношение этих организмов к классу *Scyphozoa*, поскольку трехлучевая симметрия для него совершенно не характерна: у сцифоидных чрезвычайно ярко сказывается господство четырехлучевого типа симметрии. В этом отношении сцифоидные, или высшие медузы, представляют собой единую группу. Некоторые нарушения закона кратности четырёх или даже правильной лучевой симметрии встречаются лишь у некоторых специализированных форм, главным образом, из подотряда корнеротов — *Discomedusae*, *Rhizostomeae* (Беклемишев, 1964). Поэтому при сравнении вендских медузоидных организмов и ангустиокреид с классом



Scyphozoa мы должны иметь в виду две возможности: либо нам придется расширять диагноз и объем этого класса за счет организмов с трехлучевой симметрией, либо следует выделить особый класс Trilobozoa в системе кишечнополостных, во многих отношениях близкий к классу Scyphozoa, но отличающийся своей симметрией и столь же однородный в этом отношении. Вторая возможность представляется менее противоречивой.

### Четырехлучевая симметрия

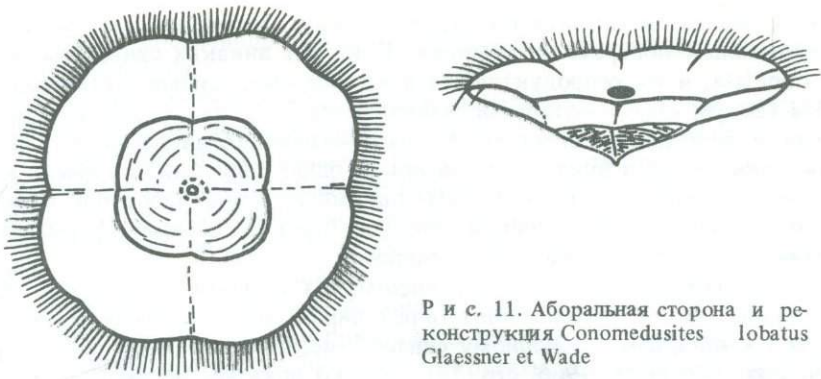
Вендские кишечнополостные с четырехлучевой симметрией в целом встречаются реже, чем организмы с осью симметрии третьего порядка, хотя, по крайней мере, с позднего палеозоя и до наших дней этот тип симметрии во многих группах кишечнополостных является господствующим.

Наиболее простой формой среди вендских кишечнополостных этой группы, обладающих радиальной симметрией с осью вращения четвертого порядка, является *Staurinidia Fedonkin* (Федонкин, 1983). Это относительно мелкие медузки, которые в диаметре редко превышают 10 мм (см. рис. 7). Судя по типу сохранности (негативный гипорельеф), эти медузы обладали выпуклым зонтиком, относительно небольшим желудком (если он вообще был у них), от которого к периферии отходят четыре прямых неветвящихся канала гастроваскулярной системы. На концах каналов располагаются относительно крупные сердцевидные структуры, соответствующие гонадам. Продолжение радиальных каналов к краю зонтика не наблюдается, как не видно, возможно из-за плохой сохранности, и признаков кольцевого канала и вельюма. По краю зонтика располагаются тонкие щупальца.

В целом план строения *Staurinidia* очень близок к строению нынеживущей гидродной медузы *Obelia geniculata* (*Leptomedusa*). Последние характеризуются широким плоским зонтиком, достигающим 2–3 мм в поперечнике, относительно слабым развитием, а иногда даже рудиментарным состоянием паруса. В центре субумбреллы расположен ротовой стебелек, свисающий вниз и заканчивающийся ротовым отверстием. Четыре радиальных канала гастроваскулярной системы берут начало от небольшого центрального желудка и впадают в кольцевой канал, проходящий по краю зонтика. Гонады в числе четырех располагаются с нижней стороны зонтика по ходу радиальных каналов. Гонады довольно крупные, имеют более или менее правильную сферическую форму (Иванов и др., 1981, с. 221). Рельефность гонад у *Staurinidia*, возможно, свидетельствует о том, что они, как и у *Obelia*, располагались со стороны субумбреллы. Независимо от того, имела ли *Staurinidia* кольцевой канал или нет, мы вправе рассматривать эту форму как очень близкую к наиболее примитивным из гидродных медуз. И вероятно, у нас нет серьезных оснований, не позволяющих относить *Staurinidia* к классу Hydrozoa.

Среди вендских кишечнополостных с четырехлучевой симметрией особое место занимает *Conomedusites lobatus* Glaessner et Wade (рис. 11). Род этот был выделен на основе изучения трех небольших окаменелостей из позднекембрийских кварцитов Паунд в Южной Австралии (Glaessner, Wade, 1966). К настоящему времени известно более двух десятков образцов, в том числе в венде Юго-Восточного Беломорья и в Подолии (Федонкин, 1981a; Великанов и др., 1983). Представители этого монотипического рода в ископаемом состоянии выглядят как небольшие выпуклые или плоскоконические слепки, состоящие из четырех почти равных лопастей, ограниченных четырьмя резко выраженными радиальными бороздками. Эти борозды углубляются к периферии, где они разделяют соседние лопасти. Обширная внутренняя зона, ограниченная в каждом из четырех секторов дуговидной бороздой, имеет плоскоконическую форму с острой вершиной и, по-видимому, соответствует теке. Судя по особенностям постмортальных деформаций, тека была достаточно мягкой и гибкой. За текой расположена краевая зона мягкого тела, которая сохраняется не всегда и только у наиболее крупных экземпляров. Иногда можно наблюдать тонкие маргинальные шу-





Р и с. 11. Аборальная сторона и реконструкция *Conomedusites lobatus* Glaessner et Wade

пальца. Радиальные борозды, обычно прямые, выражены настолько резко, что можно предположить существование септальных валиков (Glaessner, 1971a).

*Conomedusites* своим типом симметрии и низкоконической формой чрезвычайно напоминает *Conchopeltis alternata* Walcott из среднего ордовика штата Миннесота США (Moore, Harrington, 1956, фиг. 22; Основы..., 1962, стр. 189). Отличия заключаются в том, что у *Conomedusites* нет ни многочисленных радиальных борозд, ни четких концентрических морщин, характерных для теки *Conchopeltis*. Строение мягкого тела последнего пока неизвестно. Четыре главных радиальных борозды *Conomedusites* могут интерпретироваться как септальные складки теки. Периферическая граница между ними, особенно у наиболее крупных экземпляров, имеет тенденцию к дальнейшему расчленению, и, таким образом, по краю тела намечаются восемь лопастей. Сходная тенденция наблюдается и у *Conchopeltis* в изогнутой форме внешнего края (Glaessner, 1971a). находка *Conomedusites* важна потому, что эта форма является первым, пока единственным представителем докембрийских кишечнополостных с наружной текой, весьма характерной для нынеживущих форм, но отсутствующей у подавляющего большинства вендских Coelenterata.

*Conchopeltis* Walcott, с которым сравнивается *Conomedusites*, был помещен в подотряд *Conchopeltina* Moore et Harrington отряд *Conulariida* Miller et Gurley, подкласс *Conulata* Moore et Harrington, класс *Scyphozoa* Goette (Moore, Harrington, 1956). Такое понимание систематического положения *Conomedusites* в значительной степени основано на концепции Х. Кидерлена, который показал связь *Conularia* с классом *Scyphozoa* (Kiderlen, 1937). Сейчас достаточно широко распространена точка зрения о том, что конуляты можно рассматривать как сцифоидных. Работы по изучению *Stephanoscyphus* свидетельствуют в пользу этого предположения (Werner, 1966, 1967a,b). Критика этой точки зрения Р. Козловским скорее стимулировала поиск новых аргументов, свидетельствующих о возможной связи *Conulata* и *Scyphozoa* (Glaessner, 1971a). Мы не имеем возможности рассматривать подробно эту полемику. Укажем лишь, что наблюдения за ранними стадиями роста гидродидных полипов показало большое сходство базальной части тек некоторых видов (Manton, 1941, фиг. 1a) с апикальными частями *Conularia* Sowerby (Kozlowski, 1968, фиг. 10, 19).

Так или иначе, но *Conulata* сейчас рассматриваются в системе Cnidaria, однако их отношение к сцифоидным может и не быть столь близким, как это следует из ряда работ (Werner, 1966, 1967a,b; Chapman, 1966; Kiderlen, 1937). Преимущественно четырехугольное поперечное сечение конусовидного, удлинено пирамидального панциря является очень важным признаком, который *Conulata* сохраняли на протяжении почти 350 млн. лет их истории (конулярииды в узком смысле распространены от среднего кембрия до триаса). Септы, которые наблюдаются у многих конулятов, могут быть гомологами четырех или восьми зубам в трубке *Stephanoscyphus*, однако это трудно доказать. Сложные ротовые лопасти, продолжающие стороны панциря у конуляриид,



не имеют эквивалентов у других книдарий, но могут быть функционально связанными с четырехугольным поперечным сечением. Пока нет никаких свидетельств стробилизации у *Conulata*, и их репродуктивный цикл мог очень сильно отличаться от цикла *Coronata* (*Scyphozoa*), с которыми сравниваются *Conulata*. Многие авторы полагают, что конуляты были прикрепленными в начале жизненного цикла, но во взрослом состоянии плавали, обратив вниз оральный конец, однако вряд ли они имели какие-либо возможности активно передвигаться в толще воды. Более вероятной кажется точка зрения, что подавляющее большинство конулят были сессильными формами, которые невозможно интерпретировать как медузоидные.

Существует попытка выводить сцифоидных из конулят следующим образом: в одной из линий конулят ротовые лопасти редуцировались и, таким образом, был совершен переход к организму, подобному сцифистоме, который затем обрел способность к стробилизации (Chapman, 1966, стр. 73); однако пока мы не располагаем палеонтологическими или сравнительно анатомическими данными для того, чтобы доказать эти суждения. Сходным образом из *Conulata* выводится *Stephanoscyphus* (Werner, 1966, стр. 343), но это предположение основано, главным образом, на вытянутой форме теки *Stephanoscyphus*. Однако круглое сечение теки последнего сближает его скорее с *Vuronia* Matthew (верхний докембрий Британской Колумбии, средний ордовик Польши), которая интерпретируется как сцифополип (Kozłowski, 1968).

М. Глесснер полагает, что не существует никакой альтернативы тому, чтобы рассматривать *Conulariida* как особую и очень консервативную филетическую линию книдарий (Glaessner, 1971a, стр. 11). Эта линия прослеживается во времени, начиная с позднего докембрия, и выводится из группы организмов, к которым относятся *Conomedusites* и *Conchopeltis*. Из этой линии, по-видимому, можно выводить и сцифоидных через стадию сцифисты, а также через стадию *Stephanoscyphus*.

Морфологическая и функциональная связность сцифоидных не позволяет рассматривать *Stauromedusida* как первично полипоидных, но лишь как результат модификации более общего для сцифоидных жизненного цикла (Chapman, 1966; Thiel, 1966). Плоские конуса представителей *Conchopeltina* (в эту группу входит и докембрийский *Conomedusites* и длинные пирамидки *Conulariida*) существенно отличаются от каких бы то ни было полипов ювенильных или взрослых стадий нынеживущих *Scyphozoa* и поэтому вполне вероятно, что эти группы не относятся к сцифоидным. С другой стороны, строение *Conchopeltina* позволяет рассматривать их как группу, которая связывает *Scyphozoa* и *Hydrozoa*. Это предположение базируется на сравнении хитиноидной теки *Stephanoscyphus*, теки *Conchopeltis* и *Conomedusites*, и хитиноидного пневматофора хондрофор. Ряд авторов (Delsman, 1923; Leloup, 1954; Mackie, 1959) показывают, что первая хитиноидная камера пневматофора в ларвальной стадии хондрофор соответствует хитиноидной теке актинолы у *Hydrozoa* (*Tubularia*). Хитиноидные стенки камеры пневматофора ларвальной стадии *Verella* Lamarck образуют плоский конус, который остается вплоть до стадии *Rataria*, когда пневматофор приобретает восьмилопастное очертание. Хитиноидная стенка начинает закрываться вокруг первой камеры, и последующие камеры добавляются уже концентрически, формируя плоский дисковидный пневматофор. Эта структура является округлой у *Porpita* Lamarck, вытянутая эллиптическая у *Verella* и отчетливо билатерально-симметричная у *Ovatoscutum*, *Chondroplon* и у других родов ископаемых хондрофор с эллиптическими очертаниями пневматофора. Наряду с симметрией пневматофора у хондрофор имеются и другие отличия, которые рассматриваются как признаки семейств, например, центральная пора у *Porpitiidae* и велюм у *Velellidae*.

В свете рассуждений о формировании конической теки у различных представителей кишечнополостных можно с иных позиций взглянуть и на древнейшие тубулярные формы или удлиненно конические окаменелости, которые появляются в самом конце венда и в изобилии встречаются в низах кембрия (Томмотский ярус..., 1969). Сложные карбонатом или фосфатом кальция, эти окаменелости обычно интерпретируются как трубки червей или раковины моллюсков, однако не следует исключать возможнос-



ти, что некоторые из древнейших удлинненно-конических окаменелостей имеют отношение к кишечнополостным.

Завершая описание форм с четырехлучевой радиальной симметрией, следует упомянуть еще две медузоидные формы из докембрия Ирана и Франции. Из формации Эсфорди позднего докембрия в Центральном Иране описано несколько слепков мелких медуз *Persimedusites chahgazensis* Hahn et Pflug (Hahn, Pflug, 1980). Этот вид характеризуется следующими особенностями. Оральный регион слегка приподнят и занят четырьмя ротовыми щупальцами. Поверхность субумбреллы разделена примерно на 20 радиальных лопастей, отделенных друг от друга глубокими бороздами. Радиальные лопасти начинаются в оральном регионе и продолжают к периферии зонтика, где между их дистальными частями появляются так называемые лопасти, несущие на внешних концах щупальца. Последние имеют округлые раздутые основания. Перечисленные особенности *Persimedusites* позволяют относить их к сцифоидным медузам, в частности, к *Semaeostomeae*.

К сцифоидным медузам относят и *Ichnusina cocozzi* Debrenne et Naud., отпечатки которой обнаружены в черных сланцах существенно терригенной серии Сан Вито на юго-востоке о-ва Сардиния (Debrenne, Naud, 1981). Эти докембрийские медузы характеризуются комбинацией четырехлучевой и восьмилучевой симметрии. Четыре эллиптических валика, радиально отходящих от центра, соответствуют оральным рукам, а, возможно, и гонадам. Восемь лопастей, дважды дихотомирующих к периферии, образуют разветвленную сеть относительно широких каналов гастроваскулярной системы. Очень короткие парные щупальца, идущие по краю зонтика, по сути образуются в результате терминальной бифуркации лопастей третьего порядка.

### Шестилучевая симметрия

Лишь одна форма вендских медуз демонстрирует шестилучевую радиальную симметрию: *Potomia corolliformis* Fedonkin (Федонкин, 1980б). Это небольшие медузки, субумбрелла которых несет два венчика тесно расположенных щупалец. Порядок оси вращения (6) определяется симметрией небольшого манубриума, который в плане имеет форму цветка: круглое ротовое отверстие и полукруглые выступы по внешнему краю. Щупальца приротового венчика расположены пучками, маргинальные щупальца частые, заостренные. Количество щупалец в приротовом и в маргинальном венчике определить не удалось, но не исключено, что их количество не строго определено.

Завершая характеристику вендских кишечнополостных с осью вращения определенного порядка, подчеркнем следующие положения.

1. Несмотря на то, что среди вендских *Radialia* формы с симметрией определенного порядка относительно редки, они уже демонстрируют значительное разнообразие как в аспекте симметричных характеристик, так и в аспекте проморфологии основных систем органов.

2. Наиболее широко распространенными являются формы с вращательной симметрией третьего порядка. В этой же группе наблюдаются широкие вариации планов строения. Формы с осью вращения более высокого порядка встречаются реже.

3. У форм с осью вращения определенного порядка наблюдается широкое разнообразие распределительных систем в виде прямых одиночных и парных, ветвящихся и неветвящихся радиальных каналов. Кольцевой канал не наблюдается, однако это может быть лишь следствие плохой сохранности. У одной из форм зонтик расчленен на узкие ветвящиеся лопасти, внутри которых, вероятно, проходят каналы. Последний тип распределительной системы, возможно, является исходным для форм с тонкими ветвящимися каналами гастроваскулярной системы.

4. В отличие от форм с симметрией бесконечно большого и неопределенного порядка вендские *Radialia* с фиксированным порядком симметрии не обнаруживают признаков бесполого размножения. Наблюдается определенное разнообразие репродуктивных органов (гонад), как по форме (округлые, эллипсоидальные, полукруглые, сердцевидные), так и по их расположению.



5. Организмы с определенным порядком симметрии характеризуются наибольшей сложностью и совершенством распределительной и репродуктивной систем. Во многих отношениях они близки к нынеживущим книдариям, особенно к сцифоидным. Вполне вероятно, ветвь сцифоидных здесь представлена единственной формой, обладающей текой — *Conomedusites*, который может рассматриваться как докембрийская форма конулят. Параллельной линией в венде были трехлучевые *Radialia*, которые, возможно, дали в конце венда — начале кембрия ветвь ангустиокреид. Группу трехлучевых медуз, вероятно, можно рассматривать как самостоятельный класс *Trilobozoa*.

#### ВЫВОДЫ

Изучение проморфологии вендских *Radialia* открывает большие возможности познания наиболее ранних этапов развития кишечнополостных.

Широчайшее распространение в венде медузовидных организмов с осью симметрии бесконечно большого порядка и концентрическим планом строения позволяет рассматривать эту группу как представителя особого, крупного филогенетического ствола ранних кишечнополостных. Таксономический ранг этой группы представляется очень высоким, во всяком случае не ниже ранга класса. Поэтому было бы целесообразно выделить многочисленных кишечнополостных с концентрическим планом строения и осью симметрии бесконечно большого порядка в особый класс *Cyclozoa* в системе кишечнополостных. Можно предположить, что на более ранних этапах эволюции *Radialia* симметрия, характерная для класса *Cyclozoa*, была преобладающей. Однако уже в венде мы видим иные тенденции в эволюции кишечнополостных, тенденции, которые возобладали затем в фанерозое. Поэтому венд в значительной степени можно рассматривать как время филогенетического замыкания группы кишечнополостных с осью симметрии бесконечно большого порядка и концентрическим планом строения. И на дне, и в пелагиали они были вытеснены более высоко организованными радиальнолучистыми книдариями.

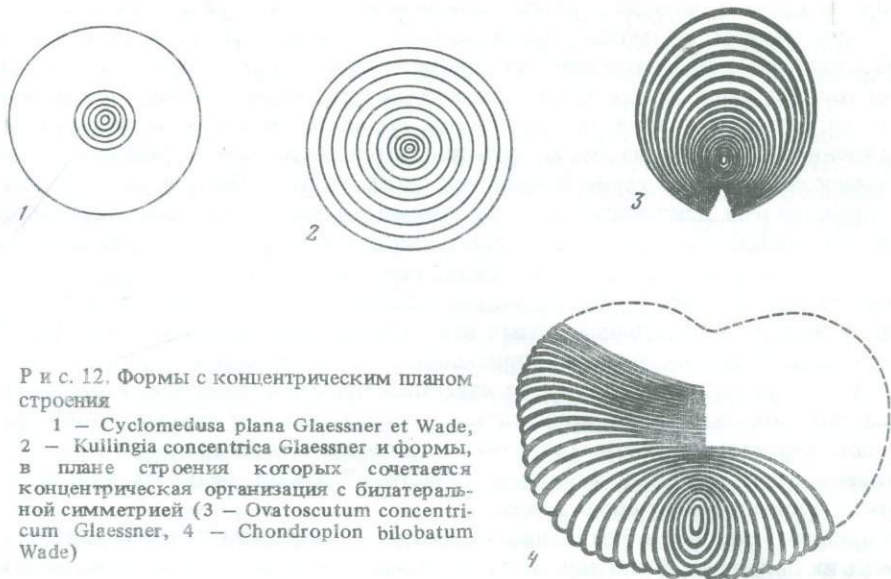
Ряд форм демонстрирует комбинации концентрической и радиальной организаций при явном преобладании последней. Это может указывать на историческую связь концентрической и радиальной организаций, а сами формы можно рассматривать как свидетельства возможности эволюционного перехода от примитивного концентрического к более прогрессивному радиальному плану строения. Прогрессивность радиальной организации объясняется, прежде всего, обретением еще одной степени свободы в направлении, параллельном оси симметрии.

Если у ныне живущих книдарий ось вращательной симметрии неопределенного порядка встречается крайне редко и справедливо рассматривается как примитивный и архаичный признак, то во многих группах вендских кишечнополостных этот тип симметрии был преобладающим. Богатство и разнообразие вендских кишечнополостных с радиальной симметрией неопределенного порядка ярко показывает, что этот тип симметрии представляет важный и, вероятно, необходимый этап в эволюции *Radialia*.

Поиски аналогий среди вендских кишечнополостных с осью симметрии неопределенного порядка и нынеживущих представителей этого типа показывают, что многие структуры в системах органов, характерные для современных книдарий, формировались уже в докембрии, хотя, судя по их примитивности, вендская летопись кишечнополостных представляет во многих отношениях раннюю фазу эволюции многих групп этого типа.

Организмы с радиально-лучевой симметрией неопределенного порядка, представляющие вендский этап эволюции кишечнополостных, по-видимому, следует выделять в особый таксон, хотя пока неясно насколько он однороден с филогенетической точки зрения. Разнообразие морфологии этой группы свидетельствует о значительном расхождении основных стволов *Radialia* уже в венде, и в этой ситуации симметрия неопределенного порядка выступает как естественный и даже необходимый этап в эволюции всех кишечнополостных с радиальным планом строения.





Р и с. 12. Формы с концентрическим планом строения

1 — *Cyclomedusa plana* Glaessner et Wade, 2 — *Kullingia concentrica* Glaessner и формы, в плане строения которых сочетается концентрическая организация с билатеральной симметрией (3 — *Ovatoscutum concentricum* Glaessner, 4 — *Chondropion bilobatum* Wade)

Если это так, то, может быть, снято одно из противоречий теории А. Седжвика, который выводит артикулят из крайне специализированных Radialia (Anthozoa) с фиксированным порядком симметрии (Sedgwick, 1884). Можно проделать ту же операцию, взяв за основу более примитивную форму Radialia с осью вращения неопределенного порядка. В этом случае мы получим проморфологию тех вендских проартикулятов, которым свойственна неупорядоченная сегментация или чередующееся расположение сегментов (плоскость симметрии скользящего отражения). Этот тип симметрии свойственен некоторым сегментированным билатеральным организмам венда и, возможно, отражает одно из направлений становления метамерии Articulata.

Анализ проморфологии вендских Radialia допускает и другую возможность возникновения симметрии Articulata, которая не была предсказана теоретически. Это направление могло реализоваться через переход от форм (рис. 12) с симметрией бесконечно большого порядка и регулярной концентрической организацией (типа *Cyclomedusa* или *Kullingia*) через билатерально-симметричные формы с остатками концентрической организации на ранних стадиях индивидуального развития (типа *Ovatoscutum*, а затем — *Chondropion*) к билатерально-симметричным сегментированным формам типа *Dickinsonia*. Эта возможность могла реализоваться на самых ранних стадиях эволюции Metazoa.

### ПРОМОРФОЛОГИЯ ВЕНДСКИХ BILATERIA

Животные, составляющие раздел Bilateria в системе Metazoa, обладают, как правило, хорошо выраженной двусторонней симметрией. В современном животном мире эта группа во всех отношениях, то есть и по численности, и по разнообразию резко преобладает над Radialia. Но, как мы убедились, среди макроскопических многоклеточных вендского периода соотношение Bilateria и Radialia было принципиально иным: палеонтологические данные свидетельствуют о резком доминировании Radialia в венде. В этом факте, который имеет фундаментальное значение, можно усмотреть еще одно, на этот раз — палеонтологическое, свидетельство в пользу идей о том, что своими корнями все наиболее примитивные группы Bilateria несомненно связаны с кишечноплодными (Беклемишев, 1964).

Изобилие кишечноплостных в венде, их разнообразие и крупные размеры позволяют рассматривать эту группу как наиболее древний тип Eumetazoa. Панорама живот-



ного мира вендского периода с резкой доминантой *Radialia* допускает мысль о том, что на более раннем, возможно, очень коротком этапе эволюции многоклеточных животных радиально-симметричные организмы могли преобладать абсолютно (животный мир состоял лишь из *Radialia*!). Это кажущееся фантастическим предположение основано на ретроспективной экстраполяции, но может найти и палеонтологические подтверждения. Как одно из них можно рассматривать наиболее древнюю ассоциацию докембрийской фауны из серии Концепшен п-ова Авалон (Ньюфаундленд): эта ассоциация представлена исключительно одиночными и колониальными кишечноротовыми, то есть *Radialia*. В подобных случаях всегда можно услышать суждения о неполноте палеонтологической летописи. Но трудно представить, что из двух групп бесскелетных метазоа сохранились лишь радиально-симметричные. Недавно в толщах серии Концепшен вместе с многочисленными отпечатками кишечноротовых обнаружены простые следы ползания, которые приписываются возможным *Bilateria* (Anderson, Conway Morris, 1982). Однако широко известные примеры роющих одиночных и колониальных полипов заставляют подходить с осторожностью к интерпретации древнейших следов жизнедеятельности. Тот факт, что основная масса вендских *Bilateria* была представлена очень мелкими формами, отчасти объясняет редкость или отсутствие их остатков в древнейших толщах венда.

Если принять, что тезис об относительно позднем появлении *Bilateria* верен, то вряд ли момент их появления был отделен значительным промежутком времени от момента появления *Radialia*. Этот вопрос и сама проблема происхождения билатерально-симметричных организмов от радиально-лучистых требует, прежде всего, проморфологического анализа всех известных вендских *Bilateria*. Эта работа и последующее выяснение структуры группы в целом даст возможность наметить основные эволюционные стволы, до недавних пор скрытые от нас: ведь *Bilateria* венда пока являются наиболее древними в палеонтологической летописи этого раздела *Metazoa*.

Приступая к обзору вендских билатерально-симметричных метазоа, следует напомнить, что многие роды этой группы являются монотипическими и в большинстве случаев представлены небольшим количеством экземпляров. Это обстоятельство допускает некоторую коррекцию представлений о морфологии тех или иных вендских организмов с появлением новых находок, однако общий план строения, или архитектура, животных обычно видна достаточно четко.

При общем знакомстве с вендскими *Bilateria* поражает, прежде всего, резкое преобладание разнообразных сегментированных форм, однако не все они могут быть отнесены к *Articulata* в их современном объеме. Есть основания выделять крупную группу, тяготеющую к *Articulata* и, возможно, представляющую необходимый этап на пути к последним. Однако прежде чем перейти к рассмотрению сегментированных форм, мы познакомимся с редкими несегментированными организмами венда.

#### НЕСЕГМЕНТИРОВАННЫЕ ФОРМЫ

Пожалуй, наиболее просто устроенной формой среди вендских *Bilateria* является *Platypholinia pholiata* Fedonkin. Она сохраняется в виде совершенно плоских листовидных отпечатков, достигающих 70 мм в длину и 30–35 мм в ширину. К одному концу тело сужается сильнее, при этом в его терминальной части наблюдается небольшое раздвоение, от которого внутрь тела отходят линейные структуры в виде слабо выраженного узкого медианного валика и субпараллельных бороздок по обе стороны от него. Эти структуры, начинаясь от узкого конца, доходят примерно до середины тела или чуть дальше и исчезают. Более широкий конец листовидного тела плавно закруглен. Очертания очень ровные, поверхность отпечатков очень гладкая.

Всего обнаружено три экземпляра *Platypholinia* в верхней части разреза на Зимнем берегу Белого моря (Зимние горы). Простота строения этих окаменелостей затрудняет интерпретацию. Не исключено, что эти формы следует рассматривать как фрагменты какого-либо крупного сложно дифференцированного организма. В этом случае узкий



конец тела, вероятно, соответствовал бы месту прикрепления. Однако на нашем материале не наблюдается никаких прикрепительных структур. Кроме того, в венде пока не известны организмы, части которых могли бы напоминать *Platypholinia*. Если же интерпретировать эту проблематичную форму как целый организм, тогда узкий конец можно рассматривать как передний или оральный, поскольку раздвоение конца дает основание предполагать наличие небольшого терминального рта. Линейные структуры в осевой части тела, в частности, узкий длинный валик, отходящий от терминального раздвоения, можно было бы рассматривать как глотку, а тонкие длинные морщинки могли бы отвечать либо нервным стволам, либо тяжам продольной мускулатуры, с помощью которой организм мог втягивать передний конец тела. Детали строения пищеварительной системы *Platypholinia* не ясны. Признаков ануса не наблюдается, как нет оснований предполагать наличие каких-либо репродуктивных органов.

Возможно, дополнительные материалы позволяют выявить новые детали строения. Пока же *Platypholinia* представляется весьма примитивным организмом и во многих отношениях загадочным. Те данные, которыми мы располагаем, не позволяют относить *Platypholinia* к таксонам более высокой организации, чем турбеллярии. С другой стороны терминально расположенный рот совершенно не характерен для современных *Plathelminthes* и скорее свойственен нематодам. Однако листовидная форма и простота строения *Platypholinia* сближает ее с турбелляриями. Не исключено, что мы имеем дело и с более примитивным организмом: план строения *Platypholinia* легко выводится из полипа с наиболее примитивным планом строения и осью симметрии бесконечно большого порядка. Важным обстоятельством является отсутствие признаков метамерии у *Platypholinia*, здесь это может быть первичным состоянием. В отличие от плоских червей первичная ось, соединяющая анимальный и вегетативный концы тела, возможно, не претерпела изменений у *Platypholinia*, поэтому отнесение этой формы к типу *Plathelminthes* в значительной степени условно.

Более определенно диагностируется как самостоятельный организм другая вендская форма *Vladimissa missarzhevskii* Fedonkin. Известен лишь один экземпляр хорошей сохранности (зимнегорское месторождение, слой 11), позволяющий видеть листовидное плоское тело значительной толщины, заостренное с переднего и заднего концов. Передне-задняя ориентировка этого довольно крупного организма (длина около 45 мм, ширина 32 мм) определяется по направлению и изменению размера косой насечки края тела и острому окончанию тела. В средней части тела двумя продольными рядами располагаются четыре пары округлых бугорков.

Таким образом, перед нами явно билатерально-симметричное животное, заметно вытянутое вдоль плоскости симметрии, по обе стороны от которой наблюдаются два ряда симметрично (зеркально) расположенных бугорков. Эти бугорки и характер косой краевой насечки, относительно крупной в передней части тела, более крупной в середине и постепенно уменьшающейся в размерах к заднему острому концу, могут свидетельствовать о наличии у *Vladimissa* зачаточной метамерии.

Сравнение с ныне живущими организмами позволяет наметить некоторое сходство *Vladimissa* с турбелляриями, хотя, конечно, чисто поверхностное: уплощенная листовидная форма гладкого недифференцированного тела без признаков придатков не противоречит такому сравнению. Если развивать интерпретацию *Vladimissa* по линии турбеллярий, то четыре пары округлых бугорков в средней части тела могли бы отвечать репродуктивным органам, в частности, семенным пузырькам, довольно крупным яйцам или яйцевым капсулам. В таком аспекте сравнения наиболее близкий тип симметрии и зачаточной метамерии имеет ныне живущая планария *Mesostoma ehrenbergii* (Иванов и др., 1981, с. 305, рис. 268). У этих крупных прямокишечных турбеллярий, достигающих в длину 15 мм, резко выделяются большие покоящиеся яйца, расположенные двумя рядами по обе стороны от кишки. Указанного сходства явно недостаточно для того, чтобы относить *Vladimissa* к рабдоцелидам, тем не менее отнесение этой вендской формы к турбелляриям представляется весьма вероятным. Интересно, что у *Vladimissa* можно видеть первые признаки метамерии, которые скорее всего охватывают весь ор-



• ганизм, но внешне выражаются в расположении репродуктивных органов и краевой насечке. Этот тип метамерии называют метамерией упорядочения, которая весьма характерна и широко встречается уже у самых примитивных из ныне живущих Bilateria: у плоских червей (Беклемишев, 1964, т. 1, с. 182).

Надо отметить, что в вендских толщах довольно часто встречаются совершенно плоские, гладкие листовидные отпечатки небольших размеров. Не имея никаких медианных структур, они тем не менее демонстрируют довольно правильную билатеральную симметрию, передне-заднюю ориентировку и скорее всего являются отпечатками древнейших плоских червей.

Описанные выше находки представляются важными потому, что турбеллярии до сих пор не были известны в ископаемом состоянии. Уникальность условий, в которых захоронялись и сохранялись вендские бесскелетные организмы и редкие пока находки планарий, позволяют надеяться, что вскоре этот пробел в палеонтологической летописи целого типа начнет заполняться (хотя бы за счет находок из докембрийских толщ).

Недавно М. Глесснер описал слепок червеобразного организма *Protechiurus edmondsi*, который обнаружен в ассоциации с *Pteridinium simplex* (Gürich) в кварцитах Куибис группы Нама в Намибии (Glaessner, 1979a). Судя по слепку, длина которого 74 мм, а максимальная ширина 19 мм, тело животного имело сигарообразную форму. Узкая передняя часть тела с небольшим лопатовидным расширением на конце рассматривается как хоботок. Небольшое сужение отделяет хоботок от туловища, которое слегка расширяется сзади и достигает наибольшей ширины чуть позади средней точки тела. Задний конец тела широкий, округлый. Явно выраженные продольные валики, сохранившиеся на слепке, возможно, отвечают восьми продольным мускульным тягам. *Protechiurus* интерпретируется как представитель Echiuroidea. Форма тела и восемь продольных мускульных тяжей позволяют сравнивать *Protechiurus* с некоторыми формами семейства Echiuridae. Если это сравнение подтвердится дальнейшими исследованиями и новыми находками, то его значение будет очень важным.

Эхиуроидеи по происхождению обычно связываются с аннелидами, но пока не ясна филогенетическая связь этих групп: являются ли первые предками последних или, наоборот, эхиуры произошли от аннелид в результате редукции сегментации. Нельзя исключать и того, что эхиуры и аннелиды произошли от общего предка и в дальнейшем представляли две независимые линии (Stephen, Edmonds, 1972).

Первые представители ископаемых эхиурид были описаны совсем недавно из пенсильванских отложений северо-восточного Иллинойса США (Jones, Thompson, 1977), поэтому в целом история развития этой группы не ясна. Докембрийская находка *Protechiurus* пока не проливает свет на вопросы происхождения и эволюции эхиурид, но она важна потому, что может указывать на весьма длительную эволюцию консервативной группы морских донных роющихся в грунте червей с несегментированным целомом.

#### СЕГМЕНТИРОВАННЫЕ ФОРМЫ

Подавляющее большинство вендских Bilateria (кроме трех форм неясного систематического положения) являются сегментированными или метамерными организмами. Этот интересный факт заслуживает серьезного осмысления. Всем членистым билатеральным организмам венда свойственно наличие зоны роста сзади, что позволяет рассматривать их как представителей Atriculata. Однако в отличие от нынеживущих и известных фанерозойских членистых животных многим формам вендских артикулят свойственно не супротивное, а чередующееся расположение метамер. Такое расположение метамер представляется замечательным явлением, весьма важным для понимания эволюции членистых вообще.

Дело в том, что абсолютному большинству артикулят свойственна обычная метамерия, вызванная наличием простой оси переноса. Перемещение животного вдоль этой оси на длину метамера (шаг поступательной симметрии) приводит к совпадению живот-



ного с самим собой. Подобные формы известны и в венде. Но многие докембрийские метазоа демонстрируют сочетание поступательной симметрии с отражательной, вызванной наличием плоскости скользящего отражения (Шубников, 1940, 1951). При этом каждая последующая метамера представляет зеркальное подобие предыдущей и, таким образом, вдоль всего тела животного чередуются правые и левые метамеры. Отдельные метамеры при этом типе метамерии сами по себе всегда диссимметричны. У ныне живущих организмов скользящая метамерия встречается в стробиле цестоды *Tatria mathevossianae*, *Cyclophillidea* (Беклемишев, 1964, т. 1, с. 185, рис. 93ж). Проявление этого типа метамерии обнаруживается в строении мускулатуры и отхождении спинномозговых нервов ланцетника. Гораздо шире скользящая метамерия представлена среди колониальных организмов и у растений.

### Полимерные сегментированные формы

Наиболее широким распространением среди вендских сегментированных метазоа характеризуется род *Dickinsonia* Sprigg. Среди представителей этого рода встречаются гигантские формы, достигающие метра в длину. Этот род детально изучен на массовом материале из кварцитов Паунд в Южной Австралии (около 400 экземпляров). В настоящее время выделяют пять видов *Dickinsonia*: *D. costata* Sprigg, *D. elongata* Glaessner et Wade, *D. tenuis* Glaessner et Wade, *D. lissa* Wade и *D. brachina* Wade (Sprigg, 1947; Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972a). Четыре из перечисленных видов: *D. costata*, *D. tenuis*, *D. elongata* и *D. lissa* найдены в венде Русской платформы (Келлер, Федонкин, 1976; Федонкин, 1978, 1981a, 1983б).

*Dickinsonia* характеризуются хорошо выраженной билатеральной симметрией, очень тонким, плоским телом, которое имеет овальную или вытянутую листовидную форму. Характер сохранности позволяет утверждать, что даже при значительных размерах дикинсонии не превышали 3 мм в толщину. Сегментация охватывает практически все тело и очень четко проявляется как на вентральной, так и на дорсальной стороне. Размер сегментов уменьшается кзади весьма существенно лишь у *D. costata*, тогда как у других видов с более короткими и многочисленными сегментами длина сегментов (измеряется вдоль оси тела) остается более или менее постоянной. Медианный валик, от которого берут начало сегменты, нередко очень рельефно выступает на дорсальной стороне тела и очень слабо проявляется на вентральной.

Из пяти видов дикинсоний наиболее часто встречается *D. costata*, что определяет значительно лучшую степень изученности морфологии этого вида. Рассмотрим строение этой формы подробнее. Очертания *D. costata* варьируют от удлиненно-овальных до таких, когда ширина превышает длину. Передний конец тела обычно плавно закруглен, реже имеет небольшую выемку, задний конец почти всегда имеет небольшой вырез. Сегментация хорошо выражена на вентральной и дорсальной стороне, но последняя представляется более рельефной, поскольку сегменты здесь разделяются довольно глубокими бороздками. Размер сегментов уменьшается к задней части тела, где сегменты иногда могут быть в несколько раз меньше, чем наиболее крупные сегменты у той же особи. Длина каждого отдельного сегмента увеличивается дистально и является наименьшей в осевой части тела и наибольшей у его внешнего конца. Большинство передних сегментов изогнуты вокруг клиновидного или U-образного гладкого участка, который интерпретируется как простомииум. Другие передние сегменты по мере удаления от переднего конца искривляются в том же направлении все меньше и меньше, что вытекает из их заостряющейся к центру формы. По мере приближения к заднему концу тела сегменты прогрессивно увеличивают изгиб в том же направлении и существенно уменьшаются в размерах. Сегменты последней пары в одном из образцов кажутся более широкими и короткими, чем сегменты предпоследней пары, и, по мнению М. Уэйд, могут соответствовать анальным лопастям, подобным тем, какие наблюдают у *Spinther arcticus* Sars (Manton, 1967; Wade, 1972a).

У *D. costata* отмечаются два типа сегментированной поверхности. В одном случае



сегменты отделены бороздками, которые продолжаютя от одного края тела до другого (лишь у мелких экземпляров они неразличимы в центре). Этот тип поверхности интерпретируется как вентральный. В другом случае бороздки, разделяющие сегменты, всегда прерываются осевой структурой (даже у юных особей). Эта сторона рассматривается как дорсальная (Wade, 1968, с. 262, 263), а сами сегменты интерпретируются как "нотоподийно-элитральные" валики (Wade, 1972a, с. 174).

Вблизи проксимальных концов первой пары сегментов на одном из образцов наблюдается небольшой эллиптический выступ, который интерпретируется как рот или конец вывернутой глотки (Wade, 1972a, табл. 5, фиг. 5). Специальные исследования краевых частей сегментов с вентральной стороны на предмет обнаружения невроподий не дали положительных результатов, но М. Уэйд полагает, что *D. costata* имела невроподии.

Не убедительным пока представляется наличие кишки, дихотомически ветвящейся в области глотки, которую усматривают М. Глесснер и М. Уэйд в деформированном экземпляре *D. costata* (Glaessner, Wade, 1966, табл. 101, фиг. 4). В средней части тела иногда видны широкие неветвящиеся валики, которые отходят от оси тела под прямым углом. Эти пологие структуры не обнаруживают закономерного распределения и вполне вероятно, могут быть и неровностями микрорельефа осадка, на котором захоронялись дикинсонии, и случайными деформациями тонкого, нежного тела, что наблюдается нередко.

У некоторых экземпляров *D. costata* изредка наблюдается подобие кольцевого строения, которое как бы просвечивает сквозь сегментированную поверхность. Обнаружено также несколько экземпляров, которые демонстрируют значительное постморальное сокращение тела. У редких особей иногда заметна легкая зубчатость сегментов (как бы вторичная сегментация). Все эти наблюдения приводятся как свидетельства наличия развитой мускулатуры у дикинсоний: кольцевой, продольной и септальной (Runnegar, 1982).

Определение систематического положения дикинсоний, как и большинства других докембрийских многоклеточных, не было однозначным. Сначала монотипическое семейство Dickinsoniidae было помещено в отряд Dickinsoniida и в класс Dipleurozoa в системе кишечнополостных (Moore, Harrington, 1956; Основы..., 1962). Это мнение в значительной степени основывалось на реконструкции Р. Спригга, который описывал *Dickinsonia* как организм "симметричный как в продольном, так и в поперечном плане" (Sprigg, 1947). Однако вскоре было отмечено значительное сходство дикинсоний с паразитирующей на губках аннелидой рода *Spinther*, передние сегменты которой демонстрируют изгиб вокруг перистомы, весьма близкий к изгибу передних сегментов у *Dickinsonia* (Glaessner, 1959, 1961, 1962; Glaessner, Wade, 1966). Это сходство определило логику дальнейших исследований *Dickinsonia* и привело к тому, что М. Уэйд предложила объединить в отряд Dickinsoniida как Dickinsoniidae, так и Spintheridae (Wade, 1972a). М. Глесснер полагает, что семейство Dickinsoniidae вполне можно поместить в отряд Amphinomorpha в системе полихет, составленной Р. Кларком (Clark, 1969; Glaessner, 1979в). На этом основании было сделано несколько серьезных выводов, касающихся эволюции аннелид. Так, например, М. Уэйд указывает, что сходство между *Dickinsonia* и *Spinther* является результатом происхождения их от общего предка. Ввиду того, что *Spinther* является аберрантной полихетой, филогенетические построения М. Уэйда необходимо подразумевают существование разнообразных "цилиндрических" аннелид до появления *Dickinsonia* и одновременно с ней, однако это предположение пока слабо подтверждается палеонтологическими данными. Кроме того, *Spinther* в раннем онтогенезе проходит стадию "нормальной" полихеты и, лишь достигнув длины около 10 мм, становится округлым в плане и сохраняет эту форму в последующем развитии (Manton, 1967; Runnegar, 1982). Все это можно рассматривать как свидетельство того, что дисковидная форма тела *Spinther* и ряд других признаков носят адаптивный характер и связаны с эктопаразитическим образом жизни этого животного.

Что касается *D. costata*, то в ее индивидуальном развитии не установлена стадия



типичной полихеты, хотя ископаемый материал позволяет проследить онтогенез этой формы в широких пределах. Наименьший экземпляр *D. costata* диаметром 4 мм имеет округлую форму, уплощенное тело, в котором хорошо различимы 7 сегментов (Wade, 1972a, табл. 5, фиг. 8). Эти и другие, прежде всего анатомические отличия свидетельствуют о том, что сходство между *Dickinsonia* и *Spinther* объясняется конвергенцией, что *Dickinsoniidae* скорее является особой ветвью эволюции *Bilateria*.

В работах последнего времени высказываются предположения о том, что *Dickinsonia* были сегментированными организмами аннелидной степени организации (Conway Morris, 1979; Runnegar, 1982). Б. Раннегар полагает, что *Dickinsonia* могла иметь гидростатический скелет (настоящий целом), метамерно расположенные дорсо-вентральные мускулы, продольную, поперечную и, возможно, диагональную мускулатуру, достаточно плотную коллагеновую базальную мембрану, кишку с латеральными листьями, хорошо развитую систему циркуляции. Предполагается существование на вентральной стороне небольшого выворачивающегося хоботка, который использовался для сбора детрита. Суждения Б. Раннегара в значительной степени основаны на материалах, опубликованных М. Уэйд (Wade, 1972b) и сравнительно-биометрических данных. Подсчеты Б. Раннегара показывают, что *Dickinsonia* могла существовать в морской воде, содержащей около одной десятой от современного количества растворенного в воде кислорода. На этом основании делается вывод о низком содержании свободного кислорода в атмосфере позднего докембрия.

В последние годы все более широкое распространение получает точка зрения о крайней примитивности *Dickinsonia*. Некоторые специалисты, и в их числе автор допускают возможность сравнения *Dickinsonia* с турбелляриями (Термье, Термье, 1976; Палий и др., 1979; Федонкин, 1981a, 1983a, б; Conway Morris, 1981). Для подобного сравнения есть определенные основания.

Исследователи, изучавшие *Dickinsonia*, упустили из виду два важных обстоятельства. Первое: на наиболее ранних стадиях индивидуального развития *D. costata* имеет идеально круглую форму плоского тела. При этом в расположении немногочисленных сегментов ясно видны реликты радиальной симметрии (иногда подобную симметрию называют бирадиальной). У ныне живущих турбеллярий также нередко можно наблюдать проявления радиальной симметрии, в частности, в строении нервной системы (Беклемишев, 1964; Иванов, Мамкаев, 1973). Другое важнейшее обстоятельство заключается в том, что метамерию *Dickinsonia* нельзя считать строго упорядоченной, поскольку расположение левых и правых метамер у них не супротивное, а чередующееся. Легче всего это можно наблюдать в области наиболее крупных передних сегментов на дорсальной стороне. Это отмечается не только у *D. costata*, но и у *D. elongata*. Такое расположение представляется крайне примитивным признаком, совершенно не характерным для артикулят.

Сравнение *Dickinsonia* с турбелляриями представляется более плодотворным, однако абсолютно непротиворечивым его считать нельзя. Сначала рассмотрим аргументацию, которая лежит в основе отнесения *Dickinsoniidae* к аннелидам. Главным аргументом здесь является сегментация тела, напоминающая гомономную метамерию полимерных аннелид. Однако мы не можем однозначно утверждать как установленный факт, что эта метамерия охватывает все тело, все системы органов. Не исключено, что метамеризованы лишь покровы (Термье, Термье, 1976). Это явление можно объяснить как стремление увеличить поверхность тела, через которую осуществлялось дыхание. Предположения Б. Раннегара о том, что для нормального обеспечения кислородом столь крупного тела была необходима циркуляторная система типа целома, не кажется единственно возможным. Пример ныне живущих гигантских турбеллярий, хоть и редко встречающихся на фоне основной массы мелкомерных планарий, показывает довольно широкий диапазон размеров и массы тела среди животных этого уровня организации: большинство видов имеет от 0,4 до 5 мм в длину, но поликлаиды и наземные планарии иногда достигают значительной величины. Самая большая турбеллярия *Viralium javanum* достигает 60 см в длину (Иванов, Мамкаев, 1973; Порфирьева, 1977).



Несовершенство метамерии *Dickinsonia* в виде чередующегося расположения метамер исключает отнесение их к аннелидам. Если подобная метамерия захватывала все тело дикинсоний, что весьма вероятно при крайне незначительной толщине их тела, то метамеры можно интерпретировать как несущие дивертикулы кишечника, которые отходят от главной кишки и супротивно, и чередуясь, а концы этих ветвей достигают краевых частей тела. Совершенно ясно, что у таких крупных организмов, как *Dickinsonia* кишечник помимо пищеварительной функции нес также функцию распределения.

В.Н. Беклемишев в томе "Органология" писал следующее о плоских червях: "При плотной паренхиме и отсутствии кровеносного аппарата питание органов и тканей возможно лишь в том случае, если все они расположены не слишком далеко от кишечника. Другими словами, кишечник крупных платод представляет в физиологическом отношении такой же децентрализованный пищеварительный аппарат, как и кишечник кишечнополостных" (Беклемишев, 1964, т. 2, 167). Думается, что это суждение может быть справедливым и для *Dickinsoniidae*. Более того, есть основания предполагать существование гомологии между пищеварительным аппаратом дикинсоний и гастровакулярным аппаратом примитивных кишечнополостных, причем тех из них, которым свойственна ось симметрии бесконечно большого или неопределенного порядка. Эта возможность неожиданно выступает как подтверждение теории происхождения метамерии аннелид от антимерии ("цикломерии") кишечнополостных, которая была выдвинута А. Седжвиком (Sedgwick, 1884) и одновременно снимает основное противоречие этой теории: попытку выведения аннелид не из примитивных, а из высоко специализированных форм, каковыми являются *Anthrooa*. Недавно автор более подробно рассмотрел эту проблему (Федонкин, 1985). Существует возможность выведения архитектоники *Dickinsonia* из радиально-симметричных животных с концентрической организацией, описанная в разделе, посвященном *Radialia*. Этот путь, возможно, маркируется целым рядом вендских метазоо от *Eoorpita* и *Kullingia* через *Ovatoscutum* к *Chondroplon* и затем к *Dickinsonia* (Федонкин, 1983а). Этот вопрос требует специального изучения, особенно в его последнем звене, так как переход от *Chondroplon* к *Dickinsonia* требует образования рельефного медианного валика, вероятно, отвечающего главной кишке, а у *Chondroplon* левые и правые метамеры сходятся в узкой медианной борозде, хотя М. Уэйд предполагает существование у *Chondroplon* "дорсального киля" (Wade, 1971).

Сходство *Dickinsonia* с турбелляриями выражается не только в близости строения пищеварительного аппарата, но и в характерной форме тела. Особенно заметно это сходство у тех видов дикинсоний, которым свойственна удлиненно-листовидная форма плоского тела и большое количество сегментов, достигающих у *D. elongata* 340. У этих форм нередко наблюдается ундуляция более тонких краевых частей тела, как у современных *Polycladida* и *Tricladida*. В то же время у нас нет оснований выделять какие-то структуры в этом сплошь сегментированном теле, которые можно было бы интерпретировать как простомииум, перистом или анальная лопасть. Существование ануса у *Dickinsonia* остается под вопросом. Поэтому мы можем характеризовать *Dickinsoniidae* как гомономно метамеризованных недифференцированных животных. Передне-задняя ориентировка, которая обусловлена наличием зоны роста сзади, несколько напоминает характер роста некоторых одиночных кораллов, особенно *Fungia*. Это сходство, возможно, имеет более глубокие причины, чем кажется на первый взгляд.

Семейство *Dickinsoniidae* объединяет два рода: *Dickinsonia* Sprigg (пять видов) и монотипический род *Palaeoplatoda* Fedonkin. Это семейство, по-видимому, представляет совершенно особую ветвь в эволюции метазоа, одновременно реализующую такие фундаментальные проморфологические характеристики, как билатеральная симметрия и метамерия. Пока мы не располагаем данными о том, каким образом размножались дикинсонииды. Признаки репродуктивных органов у них не отмечались, не известны и случаи бесполого размножения. Выше рассматривались особенности этого семейства, которые не позволяют относить дикинсоний к артикулятам в их современном по-



нимании. Но при некоторых явных параллелях с турбелляриями дикинсониды все же существенно отличаются от них — прежде всего своей ярко выраженной гомономной метамерией.

Для этой группы характерны в общем следующие наиболее важные особенности проморфологии:

1. Плоское и тонкое билатерально симметричное тело.

2. Большое количество однотипных сегментов или полимерная гомономная метамерия.

3. Зона роста сзади.

4. Чередующееся расположение метамер.

Уже этих особенностей архитектоники достаточно, чтобы рассматривать дикинсонид как представителей совершенно особой ветви в эволюции метазоа на пути к *Bilateria* и одновременно — к *Articulata*. Не исключено, что изучение этой и некоторых других групп вендских билатерально-симметричных форм даст новую информацию о становлении двух основных стволов многоклеточных животных или, по меньшей мере, послужит одним из критериев истинности тех или иных гипотез происхождения *Articulata*.

Трудно пока сказать, насколько линия *Dickinsoniidae* была прогрессивной и успешной: пока что представители этой группы известны лишь в венде. Систематическое положение и таксономический ранг *Dickinsoniidae* также не вполне ясны. Возможно, вслед за Х. Харрингтоном и Р. Муром следует выделять эту группу в особый класс *Dipleurozoa*, но не в системе *Coelenterata* (Moore, Harrington, 1956). Особенности проморфологии говорят о том, что *Dickinsoniidae* не являются еще настоящими *Articulata*, но и среди *Plathelminthes* мы не можем указать близких аналогий. Автор склонен рассматривать *Dickinsoniidae* как особую боковую ветвь, довольно поздно отошедшую от ствола *Radialia* (на уровне цикломерных организмов с концентрической организацией или на уровне животных с радиальной симметрией бесконечно большого порядка) и потому несущую некоторые проморфологические реликты лучистых многоклеточных животных. Наиболее вероятно, что *Dickinsoniidae* представляют самостоятельный ствол *Bilateria* и таксон высокого ранга, возможно, равного типу *Articulata* в системе царства животных В.Н. Беклемишева (Беклемишев, 1964, т. 1, с. 16).

### Сабеллидитиды

Одной из групп, наиболее характерной для переходной зоны от докембрия к кембрию, и в то же время — одной из немногих групп животного мира, которые пережили этот едва ли не самый яркий рубеж в истории развития жизни на Земле, являются представители отряда *Sabelliditida* Sokolov (Соколов, 1965а, 1967). В ископаемом состоянии сабеллидитиды сохраняются в виде трубчатых оболочек или их отпечатков. Эти одиночные трубки, состоящие из хитиновидного вещества, обычно тонкие, очень длинные, эластичные. Стенки трубок могут быть очень тонкими и толстыми, нередко с отчетливой волокнистой структурой. Внутренняя поверхность стенок гладкая, наружная — морщинистая или гладкая (особенно, в конечных участках трубок). Сегментация аннелидного типа или фузеллярные элементы вообще не характерны. У одной из групп трубки построены по типу плотно вложенных друг в друга воронок с правильными кольцевыми оторочками, что придает им отчетливую членистость. Окраска трубок меняется от блестящей черной и темно-бурой до прозрачно желтой и, вероятно, бесцветной.

В состав отряда *Sabelliditida* входят два семейства. Семейство *Sabelliditidae* Sokolov, существовавшее в позднем венде и раннем кембрие, включает несколько родов: *Sabellidites* Yanichevsky, 1926; *Parasabellidites* Sokolov, 1967; *Sokoloviina* Kirjanov, 1967; *Paleolina* Sokolov, 1965. Семейство *Saarinidae* Sokolov, 1965 также встречается в вендо-кембрийском интервале и объединяет два рода: *Saarina* Sokolov, 1965 и *Calyptrina* Sokolov, 1965 (Соколов, 1965а, 1967; Крандиевский и др., 1968; Sokolov, 1972).



Долгое время трубки сабеллидитид сравнивались с трубками седентарных кольчатых червей. Однако Б.С. Соколов отметил, что сабеллидитиды отличаются от седентарных полихет совершенно иными пропорциями трубок, отсутствием аннелидной сегментации, отсутствием муфты из илестых частиц по оболочке трубок, ничтожностью конического сужения трубок и другими признаками. Отмечалось и некоторое сходство трубок сабеллидитид с трубками птеробранхий, однако различия между ними весьма существенны: у сабеллидитид явно отсутствует фузелярная структура оболочек и всякие признаки колониальности.

В 1965 г. Б.С. Соколов выдвинул гипотезу о возможной близости сабеллидитид современным погонофорам. Сходство между этими группами усматривается в следующих признаках:

- 1) органическая (хитиновидная) природа зооидных трубок и их сходные физические свойства;
- 2) цилиндрическая форма трубок и отсутствие характерных для аннелид членистости и разветвлений;
- 3) наличие постепенного перехода от морщинистой к гладкой части трубок;
- 4) крайняя вытянутость трубки;
- 5) наличие у некоторых представителей сабеллидитид и погонофор "воротничка", являющегося окончанием верхнего края сегментов трубки ("воронка").

На этом основании Б.С. Соколов рассматривает сабеллидитид как ископаемых погонофор. Палеонтологическая летопись погонофор относительно бедна. Вероятные трубки погонофор известны из эрратических глыб ордовикского возраста в Польше (Kozłowski, 1967), из силура Таймыра (Sokolov, 1972), из нижнеплиоценовых конкреций бассейна Антверпен в Бельгии (Heinzelin, 1965), из олигоцена штата Орегона в США (Adegoke, 1967). Переходные слои между докембрием и кембрием наиболее богаты остатками сабеллидитид, причем во всех случаях они приурочены к осадкам, накопившимся в мелководных спокойных условиях шельфа или эпиплатформенного моря, то есть в областях, которые стали объектом интенсивной колонизации и напряженной экологической конкуренции в раннем кембрии с началом экспансии археоциат и трилобитов. По мнению Б.С. Соколова, сабеллидитиды были вытеснены в более глубоководные зоны океана, где они, медленно эволюционируя, дали таких потомков как современные погонофоры (Sokolov, 1972). Недавно была предпринята попытка проверить эту интересную гипотезу посредством детального изучения ультраструктуры скелета у представителей сабеллидитид и современных погонофор (Урбанек, 1979). Были исследованы четыре трубки диаметром 0,5–1 мм, относящиеся к *Sabellidites* sp., и трубка современной погонофоры *Zenkevitchiana longissima* Ivanov. Ультраструктурные исследования трубки сабеллидитид, выполненные впервые, показали, что стенка трубки состоит из двух гомогенных слоев: наружного и внутреннего, а также средней ламинарной части. Характерные морщинки на поверхности трубки *Sabellidites* образованы исключительно наружным почти гомогенным слоем. Стенки трубок всех до сих пор изученных погонофор имеют полностью ламинарную структуру, а морщинки, выступающие на их поверхности, сложены многочисленными слоями ткани. По мнению А. Урбанека, данные о строении скелета обеих групп не дают оснований для однозначного решения вопроса об их родстве. Элементы сходства, обнаруженные в их субмикроскопической анатомии, недостаточны для прямого подтверждения гипотезы о весьма близких филогенетических связях между *Sabelliditida* и *Pogonophora*, хотя и не исключают полностью возможности их родства.

### Олигомерные сегментированные формы

Среди вендских *Bilateria*, симметрия которых характеризуется наличием плоскости скользящего отражения, основную массу составляют формы с небольшим количеством метамер. Одной из наиболее своеобразных групп является семейство *Vendomiidae* Keller (Келлер, Федонкин, 1976), хотя его объем нуждается в некоторой ревизии.



Эта группа сейчас включает в себя пять монотипических родов: *Praecambridium* Glaesner et Wade, *Vendia* Keller, *Vendomia* Keller, *Pseudovendia* Boynton et Ford, *Onega* Fedonkin.

Самыми замечательными особенностями *Praecambridium* являются овальное диско-видное тело, осевая передняя лопасть и следующие за ней три-пять пар небольших латеральных лопастей, которые постепенно заостряются к их внешним концам и одновременно изгибаются к заднему концу тела. Все лопасти выглядят слитными в осевой части тела чуть позади ее средней точки. Передний конец тела несколько расширен. Здесь иногда можно наблюдать пару небольших боковых валиков, отходящих от передней осевой лопасти, которая имеет спереди округлый край и несколько сужается кзади.

Интерпретация этой формы вызвала большие трудности. Сначала латеральные лопасти, наблюдаемые на поверхности мелких окаменелостей, интерпретировались как сегментальные мускульные отпечатки на тонкой, возможно, довольно мягкой раковине (Glaesner, Wade, 1966). После сравнения с родами *Cambridium* и *Discinella* (или *Mobergella*) систематическое положение *Praecambridium* оставалось совершенно неопределенным.

К настоящему времени обнаружено 13 экземпляров *Praecambridium*. Изучение этого материала привело М. Глесснера и М. Уэйд к выводу, что все лопасти являются сегментными, что число сегментов увеличивается с ростом организма от трех на ранней стадии до четырех и пяти на поздней стадии. Размеры сегментов заметно уменьшаются к заднему концу тела, где наблюдается небольшой треугольный терминальный участок, латерально ограниченный последними хорошо выраженными лопастями. В таких случаях, как уже указывалось, размер зерен породы, в которой сохранился отпечаток, делает более детальные наблюдения невозможными.

Своеобразны и пропорции этих мелких организмов, редко превышающих 5 мм в длину. Осевая лопасть занимает переднюю половину тела, а задняя половина занята латеральными лопастями. Первый сегмент (терминология М. Глесснера и М. Уэйд) имеет крыловидную форму, поскольку он сочленен или граничит с заостряющимся задним краем осевой лопасти. Последующие сегменты имеют шевроподобную форму. Формы с тремя сегментами имеют длину от 2,8 до 4,7 мм. Особи, имеющие 4 и 5 сегментов, достигают 5 мм и более в длину.

Последующая интерпретация *Praecambridium* была основана на допущении, что передний подковообразный участок тела, окружающий осевую лопасть, и сама осевая лопасть соответствуют головному отделу, за которым следует серия сегментов тела. Добавление в ходе роста особи новых сегментов на заднем конце тела характерно для *Articulata*. Выявление головного отдела также не противоречит отнесению *Praecambridium* к *Articulata*.

Отнесение *Praecambridium* к аннелидам затруднительно по двум причинам. Во-первых, относительно крупный головной отдел, которому нет аналогий среди известных кольчатых червей. Во-вторых, отсутствие каких бы то ни было латеральных продолжений тела, которые могли бы соответствовать параподиям. Возможно, какие-то придатки и были у *Praecambridium* на вентральной стороне, однако последняя пока не наблюдалась.

Значительно выше оценивается возможность отнесения *Praecambridium* к членистоногим, при этом имеется в виду некоторое сходство его с личинками трилобитов на стадии протасписа. Но это сходство слишком общее, чтобы считать *Praecambridium* протасписом трилобита. Главное отличие заключается в отсутствии осевой зоны, разделенной на сегментные кольца, и ограниченной латеральными бороздками. Это отличие представляется весьма существенным. Сходство с личинкой трилобита можно усмотреть в размерах, овальной форме, наличие осевой передней лопасти, которая напоминает глабель головного щита трилобитов, а также в небольшом количестве плевроподобных сегментов, размеры которых быстро уменьшаются в направлении к заднему терминальному треугольному участку. Расстояние от переднего края осевой лопасти до переднего конца тела равно длине этой лопасти. От переднего края



осевой лопасти веерообразно отходят тончайшие ветвящиеся валики, дистальные концы которых образуют мелкозубчатый край передней части тела. Эти ветвящиеся валики могут соответствовать тонким слепым отросткам пищеварительной (или распределительной) системы, подобным тем, что наблюдаются у трилобитов, в частности, у агностид (Öpik, 1961). Вероятность отношения Praecambridium к Trilobitomorpha или к Chelicerata приблизительно равны (Glaessner, Wade, 1971). В нижнем кембрии уже известны представители этих групп. Отдаленное родство между этими крупными группами как бы отделяет их от других классов членистоногих (Manton, 1969), поэтому допускается возможность что Trilobitomorpha и Chelicerata имели общего предка, который обладал некоторыми из наиболее существенных черт Praecambridium. В одной из последних работ М. Глесснер высказывает мнение о том, что Praecambridium весьма напоминает примитивных Trilobitomorpha или Merostomata (Glaessner, 1979в). Однако спектр сравнений может быть значительно шире.

С. Биркет-Смит (Birket-Smith, 1981a) проводит сравнение Praecambridium с анапротасписом *Elliptosephala*, анапротасписом *Olenus*, ювенильной стадией современной полихеты *Autolitus fasciatus* и с зародышем *Limulus mollucanus* (Chelicerata, Merostomata). Сравнение этого вендского организма с личинками кажется достаточно обоснованным. Характер роста Praecambridium может свидетельствовать о том, что три первых сегмента являются первичными и что эта форма является молодой особью. Интересным представляется сравнение Praecambridium с зародышем *Limulus mollucanus*, который развивается из относительно крупного яйца (Iwanoff, 1933). Стадия *Limulus* с четырьмя сегментами (один головной и три последующих) существует значительно дольше, чем любая их последующих стадий с большим числом сегментов. В течение этой относительно длительной стадии развития происходит заметная специализация клеток эмбриона и его рост. Поэтому три сегмента, следующие за головным у *Limulus*, могут рассматриваться как первичные. По-видимому, сходную картину мы наблюдаем и у Praecambridium: стадия трех сегментов, следующих за головной лопастью, является изначальной, а рост тела на этой стадии — максимальным.

Сходство структуры и развития Praecambridium и *Limulus* может указывать и на близость первого к Chelicerata, в частности к Merostomata. Кстати, филогенетическое родство между Trilobita и Chelicerata, особенно Merostomata указывалось неоднократно (Störmer, 1942; Bergström, 1973, 1979). Поэтому вполне вероятно, что Praecambridium занимает промежуточную позицию между ювенильными стадиями полихет и трилобитов и, возможно, является молодой особью вендской Spriggina или очень близкой к ней формы (Birket-Smith, 1981в).

Ниже мы подробнее познакомимся с представителями семейства Sprigginidae Glaessner, 1958 — с этими своеобразными докембрийскими животными, обладающими необычным сочетанием признаков примитивных членистоногих и полихет. А пока отметим, что в отношении Praecambridium предстоит выяснить очень важный вопрос, является ли расположение его левых и правых сегментов супротивным, как полагают до сих пор, или чередующимся. Дело в том, что другая вендская форма *Vendia sokolovi* Keller, весьма близкая Praecambridium, имеет отчетливо чередующиеся сегменты (или плоскость симметрии скользящего отражения). *Vendia* описана из керна скажины Яренск (глубина 1552 м, валдайская серия венда), и ее интерпретация была разнообразной. Большинство исследователей считают вендию представителем членистоногих, в частности, трилобитоморфных организмов (Соколов, 1965б; Келлер, 1969; Glaessner, Wade, 1971; Glaessner, 1979в), однако высказывались суждения о близости *Vendia* к пеннатулидам (Крылов, 1968, 1972; Termier, Termier, 1968) и даже к медузоидным организмам, захоронившимся на боку (Томмотский ярус. . . , 1969).

*Vendia* сохраняется как плоский отпечаток яйцевидной формы (голотип длиной 14 мм и шириной до 8 мм). Судя по отпечатку, тело организма было плоским, нерасчлененным. Передняя или цефалическая область месяцевидной или подковообразной формы. Медианный валик хорошо выражен. От него по обе стороны в чередующейся



позиции располагаются сегменты или боковые выросты по пять с каждой стороны, направленные в стороны и назад.

Из сравнения *Praecambridium* и *Vendia* ясно, что они очень близки и различаются только на родовом уровне. Длина *Praecambridium* более чем в два раза меньше длины *Vendia*, а ширина первого чуть более половины ширины последней при одинаковом количестве сегментов. Передняя лопасть составляет около двух седьмых длины *Vendia*, но почти половину у *Praecambridium*. Интересно, что чередующееся положение боковых выростов, идущих от медианного валика у *Vendia*, обнаружено и в некоторых экземплярах *Praecambridium* (Glaessner, Wade, 1971), однако М. Глесснер и М. Уэйд считает это явление артефактом: результатом легкой латеральной деформации. Подобным образом они объясняют и симметрию *Vendia*. С этим трудно согласиться, тем более, что чередующееся расположение боковых сегментов (лопастей, выростов) встречается не только у этих двух форм, но довольно широко распространено среди вендских сегментированных *Bilateria*. Наличие плоскости скользящего отражения в архитектонике этих форм нельзя считать чисто вендским явлением, поскольку в строении некоторых физиологических систем оно отмечается и у ныне живущих *Bilateria*. Но среди вендских билатерально-симметричных животных чередующееся расположение метамер, вероятно, было распространено значительно шире, и это могло быть связано, прежде всего, с процессом начальной радиации основных стволов *Metazoa*, в частности, с радиацией и становлением *Articulata*.

Здесь вероятно, уместно напомнить, что проблема возникновения членистых животных (*Articulata*) или метамерии аннелид до сих пор обсуждается и не считается окончательно решенной. В.Н. Беклемишев указывает три главных теории происхождения метамерии аннелид, созданные, в основном, в прошлом веке: 1) теория происхождения от антимерии кишечнополостных; 2) теория происхождения метамерии аннелид путем метамерной дифференцировки и упорядочения органов; 3) теория происхождения ее путем подавления поперечного деления (стробилилярная теория). В настоящее время ни одна из этих теорий не может быть принята в своей классической форме, но каждая из них содержит зерно истины (Беклемишев, 1964). В настоящей работе невозможно подробно рассматривать эти теории, однако есть основания предполагать, что изучение проморфологии бесскелетной фауны вендского периода может предоставить весомые аргументы в пользу той или иной теории. Это, прежде всего, касается теории происхождения метамерии аннелид от "цикломерии" (антимерии) кишечнополостных. Эта теория была выдвинута А. Сэджвиком (Sedgwick, 1884) и с тех пор неоднократно находила поддержку (целиком или частично) у отдельных исследователей. А. Сэджвик полагал, что аннелиды происходят от предков, сходных с *Anthozoa*, при этом рот и анус выводится из сифоноглиф замкнувшегося щелевидного рта, а брюшная сторона аннелид становится гомологичной оральной стороне тела *Anthozoa*. Тело вытянулось в длину, радиальные камеры кишечника замкнулись и превратились в целомические мешки. Щупальца полипа дали начало конечностям. Концевая зона роста аннелид находит себе гомолога в единственной зоне роста *Ceriantharia*. Таковы вкратце основные положения этой простой и изящной теории. По мнению В.Н. Беклемишева, теория Сэджвика может быть частично приложима к эктодермальной метамерии ларвального тела, но ни в коем случае не к метамерии целома и его производных, связанной с постларвальным телом. При этом отмечается парадоксальность учения А. Сэджвика в попытке выведения аннелид не из примитивных, а из высоко специализированных форм, каким являются *Anthozoa* (Беклемишев, 1964).

Анализ проморфологии вендских беспозвоночных неожиданно обнаруживает реальные аргументы в пользу теории А. Сэджвика и одновременно снимает указанное выше противоречие. Более того, проморфология некоторых бесскелетных венда вскрывает важнейшие этапы в процессе развития настоящей метамерии, которые теоретически не были предсказаны, хотя и кажутся необходимыми. Одним из таких этапов является стадия неупорядоченной, несогласованной метамерии, которая характеризуется плос-



костью симметрии скользящего отражения. Эта стадия в эволюции Articulata вряд ли была длительной, поскольку чередующееся расположение метамер является несовершенным для активно передвигающихся животных (в меньшей степени для передвигающихся с помощью волн перистальтики, идущих по вентральной стороне тела, и в огромной степени для организмов, имеющих придатки). Но эта стадия представляется совершенно естественной и даже необходимой, если выводить метамирию не из Anthozoa, а из менее специализированных и во всех отношениях более примитивных форм Radialia с осью симметрии бесконечно большого или неопределенного порядка. В венде мы застаем многие группы Radialia на этом уровне развития. Вероятно допущение, что именно формы с осью симметрии бесконечно большого или неопределенного порядка преобладали абсолютно среди Radialia и Metazoa вообще на самых ранних этапах эволюции многоклеточных. Выведение метамирии Articulata из этих примитивных Radialia неизбежно должно было привести к формам с неупорядоченным расположением метамер, подобным Vendia (Федонкин, 1985). Интересно высказывание на этот счет В.Н. Беклемишева: "Таким образом, от метамерного расположения отдельных систем органов, несогласованного и несовершенного, который мы можем приписать прототипу, и, быть может, исходной форме аннелид и моллюсков, мы видим два расходящихся ряда форм: у полихет — в сторону усиления метамерности, согласования метамирии различных систем органов, распространение ее на новые системы органов, возникновение общей метамирии тела; у моллюсков, в основном, в сторону ликвидации метамирии вследствие олигомеризации или полного исчезновения метамерно расположенных органов. Весьма вероятно, что по этим же направлениям шла и эволюция обеих групп. В обоих случаях основная тенденция развития метамирии явилась, можно думать, результатом того способа передвижения, который стал характерным для каждой из обеих групп" (Беклемишев, 1964, т. 1, с. 220).

Приведенное теоретическое отступление позволяет по-новому взглянуть на сегментированные организмы вендского периода, подобные Vendia. Очевидно, что это еще не настоящие Articulata в их современном понимании, но представители тех ветвей, которые вели к настоящим членистым Bilateria. Не исключено, что по уровню развития разнообразных систем органов эти животные стояли еще на крайне низком уровне. Так, например, сегменты Praecambridium и Vendia вполне могут отвечать боковым дивертикулам кишечника, несущим распределительную функцию. Осевая передняя лопасть Praecambridium, возможно, соответствует глотке и небольшому желудку (нечто подобное наблюдается и у Vendia, а ее медианный валик, вероятно, отвечает главной кишке). Вполне возможно, что эти организмы и представляют линию того прототипа аннелид и моллюсков, о котором писал В.Н. Беклемишев, и в этом смысле естественным кажутся колебания в оценке их систематического положения (например, Praecambridium сначала сравнивался с моллюсками, а затем — с членистоногими и полихетами). По многим признакам эта группа не "вписывается" в современную систему Metazoa, и вполне вероятно представляет особую древнюю ветвь Bilateria, которая вела к настоящим Articulata. Возможно, организмы этой группы следовало бы объединить под названием Proarticulata, которое отражало бы архаичность организации этих животных (Федонкин, 1983 а).

В валдайской серии на Летнем берегу Белого моря был найден еще один вид проартикулят *Onega stepanovi* Fedonkin (Келлер, Федонкин, 1976), своим обликом чрезвычайно напоминающий личинки некоторых трохофорных животных, но в большей степени — личинки членистоногих и онихофор. *Onega* характеризуется плоским овальным телом, в центральной части которого располагается рельефно-выступающая сегментированная зона в виде месяцевидной головной части и следующих за ней пяти парных лопастей, разделенных глубоким осевым желобком. Найдено пять экземпляров *Onega*, длина которых колеблется от 4 до 6 мм. Соответственно меняется и число сегментов: от трех до пяти, что может отражать весьма характерное для аннелид, членистоногих и некоторых других групп метамерных животных свойство увеличивать число сегментов по



мере роста отдельной особи. Пока нет оснований считать *Onega* личинкой, так как не было возможности проследить какие-либо переходные стадии от известных нам экземпляров к более крупным, однако это не исключено. Соотношение *Onega* с какой-либо более крупной формой *Metazoa* из тех, что известны в валдайской серии, не представляется возможным.

Чрезвычайно близкой по морфологии к членистоногим, в частности, к трилобитам, является *Vendomia menneri* Keller (Келлер, Федонкин, 1976). Более трети общей длины каплевидного тела организма (4 мм) занимает широкая полукруглая голова с двумя вмятинками, возможно, отвечающими глазам. От медианного валика, напоминающего рахис трилобитов, отходят шесть парных сегментов, которые уменьшаются к задней части тела. Пропорции *Vendomia*, в частности, непомерно крупная голова, делают этот организм похожим на личинку трилобита. В связи с этим уместно вспомнить гипотезу А. Термье и Ж. Термье, предложивших объединить в особую категорию под названием "нимфоиды" всех *Metazoa*, взрослая форма которых не переходит за пределы стадии, известной при других обстоятельствах как стадия личиночная (Termier, Termier, 1968; Термье, Термье, 1976). Одним из признаков личиночных беспозвоночных является полное или почти полное отсутствие минерализованного скелета. По мнению этих авторов, вендо-эдиакарская фауна была богата нимфоидами, т.е. взрослыми организмами с планом строения, близким по типу к личинкам известных нам более поздних *Metazoa*.

Другим возможным представителем докембрийских членистоногих является *Parvancorina minchami* Glaessner (Glaessner, 1958). В одной из недавних работ М. Глесснер на основе изучения 60 образцов показал возможность интерпретации этих окаменелостей в аспектах роста, питания и передвижения животного (Glaessner, 1979a). *Parvancorina* сохраняется в виде небольших щитовидных отпечатков, в пределах которых выделяется якоревидный валик. От передних латеральных дуг (антеролатеральные валики) этого якоревидного валика косо отходят изогнутые относительно крупные и длинные структуры, которые интерпретируются как передние придатки. От медианного валика отходят многочисленные более тонкие структуры, которые рассматриваются как нерасчлененные придатки. Щитовидное тело теперь описывается как панцирь с тонким маргинальным слегка выделяющимся ободком и рельефными, гладкими антеролатеральными и медианными валиками. Панцирь включает тергиты всех сомитов тела, хотя сам по себе не сегментирован. Придатки отходят правильными сериями от медианной зоны, что определенно указывает на метамерное строение тела под панцирем. За пятью парами относительно крупных передних придатков, которые, видимо, были членистыми, следуют до двадцати пар задних недифференцированных нитевидных придатков. Отнесение *Parvancorina* к членистоногим основано не только на наличии характерного панциря, но и на определенном сходстве с палеозойскими *Trilobitomorpha*: *Marella* Walcott, *Mimetaster* Gürich и *Vachonisia* Lehmann. Два последних из указанных родов известны из нижнего девона, а *Marella* из среднего кембрия (Bergström, 1979). Эти роды составляют группу *Marellomorpha* (*Trilobitomorpha*), хотя некоторые противоречия мешают объединению их в один класс. Так *Marella* имеют только две пары придатков в головной части, *Mimetaster* — три, а *Vachonisia* — четыре пары, хотя их число в каждом из существующих ныне классов артропод более или менее постоянно. Но широкие вариации количества придатков между основными группами членистоногих, возможно, предполагает более существенную вариацию в этом отношении среди ранних артропод, поэтому точное число придатков у древнейших представителей этого типа не может быть столь же важным таксономическим признаком, как для ныне живущих групп.

М.А. Глесснер отмечает сходство антеролатеральных валиков *Parvancorina* с латеральными цефалическими (щечными) шипами *Marella splendence* Walcott, но поистине замечательным является сходство панцирей *Parvancorina* и *Vachonisia rogeri* (Lehmann) и сходство дифференциации лимбов на 4 и 5 передних (косых) крупных придатков, за которыми следуют многочисленные (до 80 у *Vachonisia*) недифференцированные задние (поперечные) придатки. Точное систематическое положение *Parvancorina* еще предстоит определить, но данные, полученные к настоящему времени, заставляют по-



мещать этот род и семейство Parvacorinidae Glaessner вблизи от точки расхождения предков Trilobitomorpha в Crustacea и Chelicerata, но не среди прямых предков какой-либо из этих ветвей (Glaessner, 1979в).

Большой интерес вызывает семейство Sprigginidae Glaessner. Представители этого семейства: *Sprigginia floundersi* Glaessner, *S. borealis* Fedonkin и *Marywadea ovata* (Glaessner) в заметном количестве встречаются в кварцитах Паунд Южной Австралии (Glaessner, 1958, 1976; Glaessner, Wade, 1966), но в венде СССР редки (Федонкин, 1981а), Sprigginidae обнаруживают некоторое сходство с ныне живущими пелагическими кольчатými червями семейства Tomopteridae, но подковообразная форма головы скорее напоминает некоторых Trilobitomorpha (Glaessner, 1958, 1960). Реконструкция предков ракообразных показала определенное сходство их со *Sprigginia* (Hessler, Newman, 1975). И все же относить Sprigginidae к членистоногим вряд ли возможно, так как голова у представителей этого семейства не состоит из соответствующего числа сегментов, несущих придатки, а сегменты туловища не являются различимо членистыми и оканчиваются (у *S. floundersi* и *Marywadea*) игловидными щетинками. Имеются свидетельства наличия простой глотки у *Sprigginia* и двух простых зубов у *Marywadea*, что предполагает некоторое отношение Sprigginidae к ныне живущим полихетам Phyllococeomorpha (Glaessner, 1976). В остальном Sprigginidae не похожи на современных аннелид. Значительная цефализация этих организмов, не свойственная полихетам, и, по-видимому, существенная склеротизация покровных тканей головы, возможно, указывают на переходный характер семейства Sprigginidae в эволюции от уровня аннелид к уровню членистоногих (Термье, Термье, 1976; Glaessner, 1976; Stanley, 1976).

Недавно появилось достаточно обстоятельное исследование *Sprigginia* (Birket-Smith, 1981в), методически основанное на многократном фотографировании латексных слепков с окаменелостей (около 30 снимков с каждого экземпляра под очень пологим углом освещения и в различных направлениях с последующей прорисовкой деталей и реконструкцией).

Было установлено, что тело *Sprigginia* было отчетливо сегментировано, причем среди сегментов не было слившихся, как у членистоногих. Дорсальная поверхность тела была покрыта одним рядом кутикулярных, каудально перекрывающихся пластин. Вентральная поверхность тела несла парные сегментные пластины. Третий и последующие сегменты имели дорсальные и вентральные пары кольчатых латеральных придатков. Первый, сильно видоизмененный подковообразный сегмент имел парные дорсальные депрессии, возможно, глаза, но никаких придатков. Вентрально расположенное ротовое отверстие находится под небольшим простомиемом. Второй сегмент был также сильно видоизменен и нес атрофированные дорсальные, но увеличенные вентральные придатки, которые возможно, использовались как антенны. По мнению С. Биркет-Смита, сприггину нельзя отнести ни к аннелидам, ни к членистоногим в том смысле, как эти типы определяются ныне, хотя некоторое сходство с аннелидами семейства Hesionidae имеется (двойные латеральные ряды кольчатых придатков). Модификация переднего сегмента сприггины особенно хорошо согласуется с теорией сегментации головного щита трилобитов (Størmer, 1942): первый сегмент с глазами и второй с антеннами слиты, тогда как остальные несущие ножки сегменты являются более поздним добавлением. Поэтому С. Биркет-Смит делает вывод о том, что трилобиты, вероятно, произошли, если не от самой сприггины, то, по крайней мере, от одной или нескольких очень близких к ней форм.

Недавно автор обнаружил еще два вида необычных организмов, систематическое положение которых не вполне ясно. Один из них — *Bomakellia kelleri* Fedonkin — довольно крупное трилобитоподобное животное с головным отделом полулунной формы и веретеновидным туловищем, несущим овальные плоские боковые придатки. Метамерное строение тела подчеркивается не только боковыми придатками, но и двумя рядами бугорков, расположенных на дорсальной стороне тела. Головной отдел своими очертаниями весьма напоминает головной щит трилобитов, а осевая доля первого может соответствовать крупной гладкой глатели. Боковые придатки похожи на плевры, но



замечательно то, что каждый из придатков имеет очень правильный двоякоперистый в плане рельеф. Размеры придатков увеличиваются от переднего конца к заднему плавно закругленному концу, где наблюдаются продольно вытянутые линейные структуры неясной природы. Туловище не расчленено на осевые кольца, характерные для трилобитов. Как можно видеть, многие признаки *Vomakellia* не позволяют сближать эту форму с *Trilobitomorpha*, как, впрочем, и с ракообразными, хотя боковые придатки, имеющие двоякоперистый рельеф, могут напоминать эпиподиты и презиподиты некоторых ракообразных. Вспомним, что перистую и гребенчатую форму имеют жабры ряда морских полихет. Возможно, придатки *Vomakellia* несли наряду с функцией дыхания и функцию перемещения: с их помощью животное могло активно плавать. Не исключено, что эта форма имела тонкий панцирь, о чем можно думать, судя по узкому валику, идущему вдоль дистальных концов боковых придатков.

Другой организм *Mialsemia semichatovi* Fedonkin можно рассматривать как форму, родственную *Vomakellia*, возможно, относящуюся к одному семейству, хотя строение и пропорции их существенно отличаются. *Mialsemia* имеет в плане овальную форму, ширина которого несколько превышает длину. Узкое гладкое сигарообразное тело без следов явной сегментации несет два ряда боковых придатков, расположенных супротивно. Придатки длинные, лепестковидные, с характерной двоякоперистой скульптурой. Наиболее крупные придатки расположены в средней части тела, их размеры уменьшаются к обоим концам туловища. Плохо сохранившаяся голова имеет полулунную форму. Четкое боковое ограничение, выступающее за дистальные концы придатков, может свидетельствовать о наличии панциря.

Обе формы, кратко описанные выше, представлены единичными экземплярами и потому есть надежда, что с новыми находками прояснятся дополнительные детали строения. Но уже сейчас ясно, что эти организмы явно тяготеют к членистоногим (трилобитоморфам или хелицеровым). Наличие общих черт в плане строения *Spriggina*, *Vomakellia* и *Mialsemia* позволяет относить их к одному классу *Paratrilobita* в системе *Arthropoda*.

Завершая краткий анализ вендских *Bilateria* можно сделать следующие выводы.

1. Если допустить, что палеонтологическая летопись вендских метазоа адекватно отражает соотношение основных групп животного мира позднего докембрия, то в венде билатерально-симметричные животные составляли резко подчиненное меньшинство по отношению к радиально-симметричным животным. Это явление отчасти объясняется экологическими и тафономическими причинами, однако в качестве основной причины такой диспропорции можно допустить более раннюю диверсификацию радиальных нежели билатерий.

2. В то же время среди вендских билатерий наблюдается большое разнообразие планов строения, отражающее широкий диапазон типов организации и степени продвинутой отдельности ветвей этой крупной группы.

3. Подавляющее большинство билатерально-симметричных животных венда представлено уплощенными формами. Среди них резко преобладают разнообразные сегментированные организмы, в том числе полимерные и олигомерные формы с признаками гомономной и гетерономной метамерии, а также с характерными явлениями неупорядоченной сегментации и симметрии скользящего отражения.

4. Отсутствие или редкость животных червеобразной формы с округлым или эллиптическим сечением, которые необходимо подразумевают наличие мощной мускулатуры и, возможно, целомической полости, допускает предположение о незначительном количестве целомат среди вендских билатерий.

5. Резкое преобладание сегментированных форм среди вендских билатерий дает основание для предположений о том, что во многих ветвях метазоа процессы становления билатеральной симметрии и сегментации (метамерии) были взаимосвязанными или сопряженными.

6. Основная масса билатерий венда характеризуется особенностями, которые не наблюдаются у многоклеточных животных более поздних эпох. Важнейшей такой осо-



бенностью является плоскость симметрии скользящего отражения, которая характерна как для крайне примитивных билатерий, в частности, для полимерных форм с гомономной метамерией, так и для олигомерных билатерий с явно выраженными признаками цефализации. Плоскость симметрии скользящего отражения, по-видимому, можно рассматривать как важный, фундаментальный признак, отражающий необходимый этап в процессе эволюционного становления метамерии в различных ветвях метазоа. Этот тип симметрии, в целом не свойственный абсолютному большинству многоклеточных животных фанерозоя, вероятно, может рассматриваться как одно из палеонтологических свидетельств в пользу гипотез о возможности выведения метамерии артикулят из радиально-симметричных организмов. Однако следует еще раз подчеркнуть, что плоскость симметрии скользящего отражения вендских билатерий указывает на вероятность очень раннего происхождения билатерально-симметричных сегментированных форм от радиально-симметричных животных с осью вращения неопределенного порядка.

7. Среди сегментированных форм наиболее низкой организацией отличаются тонкие листовидные формы семейства *Dickinsoniidae*. Анализ симметрии представителей этого семейства и сопоставление их плана строения с архитектурой кишечнополостных, турбеллярий и аннелид дает основание рассматривать дикинсонид как самостоятельный ствол древнейших билатерий. Возможность выведения симметрии дикинсонид из симметрии наиболее архаичных радиалий с осью вращения бесконечно большого порядка (концентрическая организация) или с осью неопределенного порядка (радиальная организация) может свидетельствовать о крайней примитивности этой группы. Не исключено, что дикинсониды представляют один из стволов билатерий, которые раньше других отошли от радиалий. Трудно судить, насколько эта попытка была успешной, но судя по тому, что в венде кроме дикинсонид существовали и другие более высоко организованные билатерии, *Dickinsoniidae*, по-видимому, развивались как боковая тупиковая ветвь, которая прекратила свое существование, возможно, уже в венде, поскольку ни в позднем венде, ни в кембрии достоверные находки дикинсонид или близких форм не известны.

8. Особую и также весьма специфичную группу билатерий представляют животные с плоским нерасчлененным телом, обширной цефалической областью, где располагается осевая лопасть, и следующими за ней сегментами. Расположение сегментов противоположное или чередующееся. Эта группа, представленная семейством *Vendomiidae*, демонстрирует явную тенденцию к обособлению крупного головного отдела, что представляется весьма прогрессивным признаком. Однако наличие плоскости симметрии скользящего отражения в расположении сегментов и плоское овальное нерасчлененное тело этих животных может свидетельствовать о крайней архаичности этой группы, которая, возможно, представляет особую слепую ветвь, один из "экспериментов природы" на пути к настоящим *Articulata*.

9. Целый ряд весьма специфичных групп вендских билатерий весьма сложно, а чаще невозможно классифицировать в рамках современной системы метазоа. Для представителей этих групп нередко характерны комбинации признаков, свойственных по отдельности широко разошедшимся филумам более поздних эпох. В качестве примера таких необычных комбинаций можно указать наличие у представителей семейств *Sprigginiidae* и *Vomakellidae* подковообразной или полулунной головы, напоминающей по форме головной щит некоторых трилобитов, и туловища аннелидного типа. Такие формы можно рассматривать как переходные или предковые для групп, широко разошедшихся в ходе последующей эволюции.

10. На фоне весьма специфичных групп вендских билатерий выделяются линии, которые могли найти свое продолжение в фанерозое. Это относится к некоторым членистоногим, а также к редким аннелидоморфам и сабеллидитидам.



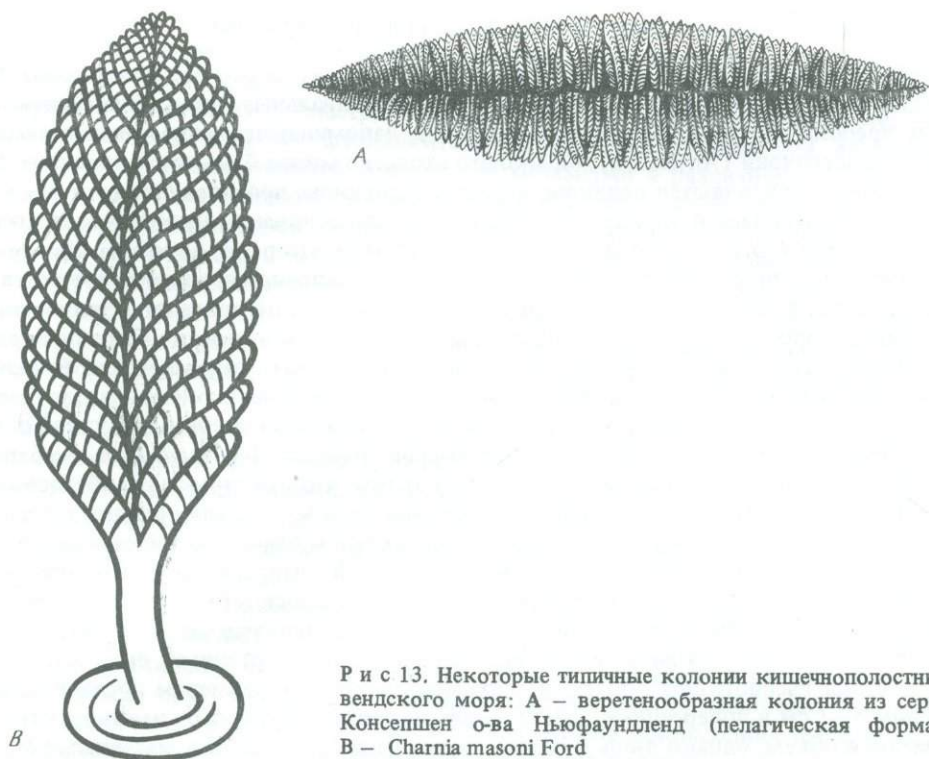
## КОЛОНИАЛЬНЫЕ ФОРМЫ И ПЕТАЛОНАМЫ

Среди вендских организмов встречено значительное количество колониальных форм, которые в целом не столь разнообразны, как колониальные организмы фанерозоя. В венде преобладали перистые формы (рис. 13), напоминающие современных альционаний и пеннагулярий (Anthozoa), однако это сходство может быть чисто внешним. Колонии не всегда сохраняются целиком, нередко на подошве прослоев остаются лишь слепки их базальных частей (прикрепительный диск или основание главного осевого полипа) или структуры, подобные вендским *Pseudorhizostomites howchini* Sprigg. Они сохраняются на нижней поверхности напластования песчаных разностей пород в виде бороздок различной формы, радиально отходящих от центральной углубления. К периферии бороздки разветвляются, становятся мельче и исчезают. Краевое ограничение обычно отсутствует. Вертикальное сечение через центр окаменелости показывает нарушение первичной слоистости породы над центральной частью *Pseudorhizostomites*, а нередко — существование структуры в виде вертикальной трубки или узкой опрокинутой воронки, заполненной неслоистой массой породы. Перечисленные особенности *Pseudorhizostomites* могут свидетельствовать о том, что эти структуры образовались в результате разложения захороненных организмов до консолидации осадка с последующим оседанием перекрывающего осадка и подтеканием осадка из подстилающего слоя (Wade, 1968). Однако существует возможность иной интерпретации этих окаменелостей. *Pseudorhizostomites* часто встречается на одной плоскости напластования вместе с различными, иногда очень тонкими отпечатками и слепками мягкотелых, сохранившихся при тех же условиях, в которых гипотетический организм, провоцировавший образования *Pseudorhizostomites*, не сохранился. Судя по размерам последних, достигающим 5–7 см в поперечнике, исчезнувший организм должен был иметь значительные размеры и объем, однако лишь в одном случае из восьмидесяти в материалах М. Глесснера и М. Уэйд наблюдалось краевое ограничение в виде дугообразной борозды, охватывающей половину окружности *Pseudorhizostomites* (Glaessner, Wade, 1966). Среди десятков окаменелостей этого вида, найденных на Зимнем берегу Белого моря и в Подолии, краевое ограничение не наблюдалось. Изложенные факты наводят на мысль, что *Pseudorhizostomites howchini* или по крайней мере часть окаменелостей, относящихся к этому виду, могут быть отпечатками гидрориз — корневидных отростков, с помощью которых организмы прикреплялись ко дну (осевое прирастание). Гидроризы известны у ныне живущих колониальных полипов, а *Pseudorhizostomites* очень напоминает гидроризу колонии гидроидных полипов *Campanularia* (Hyman, 1940).

Гидроидные, вероятно, были значительно шире распространены в венде, чем это представляется сейчас. Так, например, многие позднедокембрийские формы из группы Концепшен (п-ов Авалон, Юго-Восточный Ньюфаундленд), которые до сих пор не имеют названий, вполне могут относиться к *Hydrozoa*, в частности, некоторые колониальные формы.

Из черии Чарнвуд Средней Англии были описаны перистые колониальные полипы *Charnia masoni* Ford, а *Charniodiscus concentricus* Ford, диагностируемый как "дисковидный организм", был описан в качестве отдельного вида, поскольку лишь в одном случае перистая колония ассоциировалась с дисковидным отпечатком (Ford, 1958, 1963). Недавно Р. Дженкинс (Jenkins, Gehling, 1978) установил, что в английском типовом материале с дисковидным отпечатком (*Charniodiscus*) ассоциируется не чарния, как полагал Т.Д. Форд, а иная перистая колония, поэтому Р. Дженкинс заключил, что весь образец становится таким образом голотипом *Charniodiscus concentricus* Ford. Эта вайеподобная колония полипов демонстрирует характерные черты описанной позже из докембрийских кварцитов Паунд формы *Arborea arborea* Glaessner et Wade, которая, следовательно, стала синонимом *Charniodiscus*. Этот, вообще, частный случай палеонтологической практики описан здесь для того, чтобы внести ясность в таксономические взаимоотношения давно известных и до сих пор употребляемых названий одного и того же вида докембрийских организмов.





Р и с 13. Некоторые типичные колонии кишечнополостных вендского моря: А – веретенообразная колония из серии Концепшен о-ва Ньюфаундленд (пелагическая форма), В – *Charnia masoni* Ford

*Charnia* и вообще *Charniidae* Glaessner широко распространены в вендских отложениях мира (Русская платформа, Сибирь, Англия, Ньюфаундленд). Обычно *Charnia* интерпретируются как колониальные полипы, близкие по форме колонии к ныне живущим морским перьям – мягким кораллам отряда *Pennatularia* подкласса *Octocorallia* (Glaessner, 1961; Glaessner, Wade, 1966). И, хотя Т.Д. Форд сравнивал *Charnia* с водорослями сифонациями, в частности – с *Himanthalia* и *Cymopolia*, он оставлял альтернативную возможность отнесения *Charnia* и других рангеид к кишечнополостным (Ford, 1958; Evans et al., 1968). Строго говоря, мы не имеем достаточно веских оснований для отнесения *Charnia* не только к *Octocorallia*, но и вообще к *Anthozoa*. Одним из путей решения вопроса о систематической принадлежности чарниид и рангеид должно стать детальное изучение строения отдельных зооидов этих колоний.

Известны и другие двоякоперистые колонии полипов неясного систематического положения. Среди них есть и такие, у которых базальная часть главного полипа имеет удлиненную эллипсоидальную форму (*Vaizitsinia sophia* Sokolov et Fedonkin), и формы с прикрепительным диском. Однако в венде существовали и пелагические колониальные полипы, например, удлиненные листовидные колонии из серии Концепшен п-ова Авалон (Ньюфаундленд, Канада). Изредка встречаются колонии древовидной и кустовидной формы.

Следует заметить, что наличие дисковидного основания у *Charniidae* отличает их от всех ныне живущих *Pennatularia* (Glaessner, 1959). Базальная часть главного полипа последних имеет удлиненно грушевидную или колбасовидную форму, а дисковидное расширение подошвы известно у представителей другого отряда восьмилучевых коралловых полипов – у *Gorgonaria*.

Наряду с прикрепленными перистыми, реже вееровидными колониальными организмами в венде были широко распространены и пелагические формы колоний. Наиболее интересными из них являются вытянутые веретеновидные колонии, длиной до 30 см,



состоящие из плотно прилегающих друг к другу боковых ветвей, расположенных в чередующейся позиции и несущих многочисленных мелких полипов, которые расположены на этих ветвях подобно зернам в колосе. Другие колонии выглядят в виде крупного червеобразного тела длиной до 40 см, от которого в одну сторону отходит серия трубчатых отростков. Эти формы давно известны из серии Концепшен о-ва Ньюфаундленд, до сих пор остаются не описанными.

При анализе данных по колониальным формам венда мы можем отметить следующие особенности: крупные размеры многих колоний, незначительное разнообразие их морфологии, вероятное отсутствие функциональной дифференциации среди зооидов колонии. К этому следует добавить, что у нас нет оснований предполагать, что те колониальные формы, которые упоминались выше, могут относиться к животным более высокой организации, чем кишечнополостные. Однако положение этих организмов в системе кишечнополостных определить можно будет только в том случае, когда станет известна структура одного зооида или форма и состав склеритов или спикул, если таковые имелись у некоторых вендских колониальных организмов.

Среди фауны венда имеется много видов, систематическое положение которых пока не определено, хотя морфология этих организмов достаточно выразительна. К ним относятся, прежде всего, формы, объединяемые в тип *Petalonamae* (Pflug, 1970 a, b, 1972 a—c), однако этот тип представляет собой достаточно разнородное скопление организмов неясной систематической принадлежности. Так, если представители семейств *Rangeida Glaessner* и *Charniidae Glaessner* весьма напоминают перистые колонии современных мягких кораллов *Pennatulacea*, то представители семейства *Pteridinidae Richter* (*Pteridium simplex Richter*, *P. nenoxa Keller*) и семейства *Erniettidae Pflug* (13 родов и 28 видов, часть которых синонимы) представляются совершенно особым, возможно, только вендским явлением.

Эта группа организмов, характеризующаяся некоторыми общими чертами, в частности, листовидной или мешковидной формой тела и первичной сегментацией или ребристостью без каких-либо следов вторичной расчлененности этих сегментов. Кроме *Pteridinidae* и *Erniettidae* в группу *Petalonamae* входят *Arumberia Glaessner et Walter*, *Baicalina Sokolov*, *Namalia Germs*, *Nazepia Germs*, *Zimniella Fedonkin*, *Archangelia Fedonkin*, *Inkrylovia Fedonkin*, *Podolimirus Fedonkin*. При современном состоянии знаний об этих достаточно разных по морфологии организмах формальное объединение их в более высокие таксоны не возможно. В то же время нет никаких оснований относить их к растениям, губкам или археоциатам, как нет причины предполагать, что уровень организации этих организмов был выше, чем у *Coelenterata*. Поэтому некоторые исследователи предлагают их относить к кишечнополостным неопределенного систематического положения (*Glaessner, Walter, 1975*). Так, например, *Archangelia valdaica Fedonkin* является явно билатерально-симметричным животным. Его овоидальное в плане тело разделено сегментированной медианной зоной, причем длина сегментов уменьшается в одном направлении. Латеральные части демонстрируют пологую поперечную волнистость, при этом число волн соответствует числу сегментов медианной зоны. Указать близкие по морфологии формы на современном или ископаемом материале пока не представляется возможным, однако метамерное строение билатерально-симметричного организма может свидетельствовать о его довольно высокой организации.

Билатерально-симметричным является и другой вид *Inkrylovia lata Fedonkin*. Мешковидное тело этого крупного организма равномерно сегментировано в продольном направлении. Судя по значительным деформациям и складкам смятия, тело *Inkrylovia* было очень эластичным и, возможно, имело тонкие стенки. Плоские симметричные сегменты отходят от медианной борозды и, не меняя ширины, изгибаются в одну сторону. Длина сегментов у каждого экземпляра неизменена, хотя варьирует у различных экземпляров в зависимости от их размеров. На одном из слепков медианная борозда заканчивается трехугольным углублением, которое, возможно, отвечает ротовому отверстию. На другом образце от конца крупной *Inkrylovia* отходит небольшое листо-



видное тело, близкое ей по характеру сегментации. Не исключено, что листовидное сегментированное тело является отпечатком юной особи, не отделившейся еще от материнской. Один из образцов показывает небольшое расширение терминальной части *Inkrylovia*, которое можно интерпретировать как каблук прирастания, как прикрепительный диск и т.п. Если эти факты подтвердятся дополнительным материалом, то можно будет предположить, что описанная форма была мешкообразным билатерально-симметричным равномерно сегментированным организмом, имевшим ротовое отверстие; этот организм вел прикрепленный образ жизни и размножался почкованием.

Вообще мешковидные формы — не редкость среди известных вендских организмов. Недавно Л.А. Несовым описан новый род таких окаменелостей с типовым видом *Yarnemia ascidiiformis* Nessov (Чистяков и др., 1984). Эта форма встречается вместе с некоторыми другими вендскими окаменелостями в алевроитовых толщах среднего течения р. Онеги. В кратком описании сказано, что ярнемия представляет собой: "Организмы с мешкообразным, изменчивым по форме телом, с плотными, плохо сминаемыми покровами или оболочкой. На одной из сторон на пологом возвышении был выступ с вероятным трех- или четырехстворчатым отверстием (ротовым сифоном), недалеко от него находился еще один небольшой выступ, также, видимо, с отверстием (анальным сифоном)... Поверхность тела гладкая, его диаметр обычно около 2—3 см (Чистяков и др., 1984, стр. 18). Л.А. Несов относит *Yarnemia* к классу *Ascidacea* подтипа *Tunicata* (*Chordata*). Как возможный представитель туникат рассматривается и *Inkrylovia lata* описанная выше. Сегменты *Inkrylovia*, по мнению этого исследователя, могут соответствовать поперечным мышечным лентам, содействовавшим более эффективному, чем у асцидий, прогону воды через глотку. У современных салпи и боченочников (класс *Salpae*) подобных лент бывает около 8—9. Допускается, что срединная борозда *Inkrylovia* соответствовала положению в глотке эндостилия — органа улавливания пищи у фильтраторов среди низших хордовых.

Что касается *Yarnemia*, то кроме указанных особенностей, сближающих, по мнению Л.А. Несова, эти организмы с асцидиями, отмечаются столоноподобные выросты с продольной исчерченностью иногда соединяющие две особи (возможно, материнскую и дочернюю). В качестве одного из косвенных аргументов, в пользу сравнения упомянутых мешковидных организмов с оболочниками указывается высокое содержание ванадия во вмещающих толщах в сравнении с другими слоями (более чем на порядок). У многих современных асцидий в крови присутствует значительное количество соединений ванадия. Однако не ясно, достаточно ли это для повышения содержания ванадия в породе, и не могли ли соединения этого элемента выноситься в ходе литогенеза и последующей истории вмещающих пород.

Цитируемая работа является одной из первых, в которой поднимается вопрос о возможности существования хордовых в докембрии. Проблематичные находки, которые сравнивались с оболочниками, известны из раннего кембрия (Walcott, 1911) и позднего силура (Scourfield, 1937), а относительно высокоорганизованные хордовые — бесчелюстные (*Agnata*) — существовали уже в раннем и среднем ордовике (Ritchie, Gilbert-Tomlinson, 1977). Вероятно, следует принять во внимание и наличие конодонтов в палеонтологической летописи начиная со среднего кембрия. Известные ныне ископаемые животные — конодонтоносители весьма вероятно, относятся к хордовым (Melton, Scott, 1973). Все сказанное может указывать на сравнительно высокую вероятность существования хордовых в венде, и потому, взгляд на некоторые формы докембрийских метазоа с этой точки зрения может оказаться плодотворным.

Широко распространенными в венде являются представители семейства *Pteridinidae* Richter. Они встречаются, в частности, в серии Нама в Намибии, в докембрийских кварцитах Паунд Южной Австралии, в Юго-Восточном Беломорье, Подольском Приднестровье, на северо-западе Канады (горы Маккензи) и в штате Северная Каролина в США. Высказывались самые разные представления о природе этих организмов: их относили к *Gorgonaria* (Richter, 1955), к *Stenophora* (Gürich, 1930 a, b, 1933; Wells, Hill, 1956), к *Pennatularia* (Glaessner, 1959; Glaessner, Wade, 1966), к гипотетическому типу *Peta-*



lonamae (Pflug, 1970 a, b, 1971 a, b, 1972 a, b). Концепция Petalonamae как особой ветви докембрийской эволюции органического мира, занимающей промежуточную позицию между царствами Plantae и Animalia, была подвергнута резкой критике со стороны М. Глесснера и М. Уолтера (Glaessner, Walter, 1975). В этой же работе пересматривается взгляд на Pteridinium как представителя Pennatularia и предлагается относить род вместе с Ernietta Pflug, Namalia Germs, Nasepia Germs, Baicalina Sokoļov' и Arumberia Glaessner et Walter к кишечнополостным неясного систематического положения.

На территории СССР Pteridinium в больших количествах встречен в венде Летнего берега Белого моря, редкие находки известны на Зимнем берегу, а также в нижней части валдайской серии Подольского Приднестровья (Федонкин, 1981a; Великанов и др., 1983). В 1977 г. на р. Сюзьме был найден один экземпляр Pteridinium в вертикально ориентированном положении по отношению к плоскости напластования. Это положение, возможно, является прижизненным. Следов каких-либо базальных прикрепительных образований не обнаружено, однако на закреплённость одного конца Pteridinium указывает концентрическая форма бороздок ископаемого следа Suzmites volutatus Fedonkin, найденного в одном образце с Pteridinium, прочертившим этот след (Федонкин, 1976a).

Все эти факты могут свидетельствовать о том, что Pteridinium был прикрепленным организмом, внешне напоминавшим современные морские перья Pennatularia, однако против подобной таксономической интерпретации Pteridinium можно выдвинуть серьезные возражения. В отличие от морских перьев Pteridinium имеет нерасчлененное тело и не имеет полипов, а сами сегменты вряд ли являются таковыми. В то же время, вряд ли, как считают М. Глесснер и М. Уолтер, организация Pteridinium была выше, чем у кишечнополостных.

Наиболее обширный материал по Pteridinium получен из группы Нама в Намибии (Pflug, 1970 a, b, 1971 a, 1973). По характеру сохранности он близок к материалу, который получен в юго-восточном Белом море и Южной Австралии. Африканские образцы часто показывают три полулистовидных элемента ("петалоиды"), которые простираются от осевой линии. Один из австралийских образцов также демонстрирует три петалоида, отходящих от оси; два из них лежат очень близко и разделены тонким слоем (1 мм) кварцита, а третий расположен более или менее симметрично по другую сторону от осевой линии (Jenkins, Gehling, 1978). Троякоперистая форма Pteridinium, которую иногда можно увидеть и на беломорском материале, а также другие морфологические особенности выделяют этот организм в особую группу среди Petalonama.

Совершенно особый тип могут представлять и мешковидные Arumberia banksi Glaessner et Walter, которые относительно часто встречаются в позднем докембрии Центральной Австралии, а недавно обнаружены в венде Среднего Урала. Стенки этих чашевидных организмов характеризуются наличием выпянутых субпараллельных упругих фибрилл, несущих опорную функцию, а форма демонстрирует определенное сходство с примитивными, тонкостенными вазообразными губками, например, с такими, как раннепалеозойские Leptomitidae (Glaessner, Walter, 1975).

Недавно А. Зейлахер (Seilacher, 1984) высказал мысль о том, что петалонамы и многие другие докембрийские организмы могли представлять собой сегментированные формы, устроенные наподобие надувных матрацев. Такая конструкция помогала им поддерживать достаточно высокое внутреннее давление жидкости (гидростатический скелет). Питание этих организмов осуществлялось путем поглощения органического вещества, растворенного в воде, через стенки тела. Действительно, пока неясным остается способ питания многих петалонам. У Pteridinium пенеха обнаружены тонкие приосевые структуры, которые можно интерпретировать как кармановидные образования, возможно, служившие для ввода пищевых частиц. У представителей семейства Charniidae для ввода пищи, возможно, служили многочисленные щелевые отверстия между боковыми выростами, однако это не очевидно. Отсутствие явных полипов на боковых выростах Charnia и некоторых других подобных форм заставляет рассматривать эти организмы либо как крайне интегрированные колонии полипов, в которых индиви-



дуумы уже не различимы, либо как целостные одиночные формы, то есть как индивидуумы. В любом случае эти формы заслуживают самого пристального изучения.

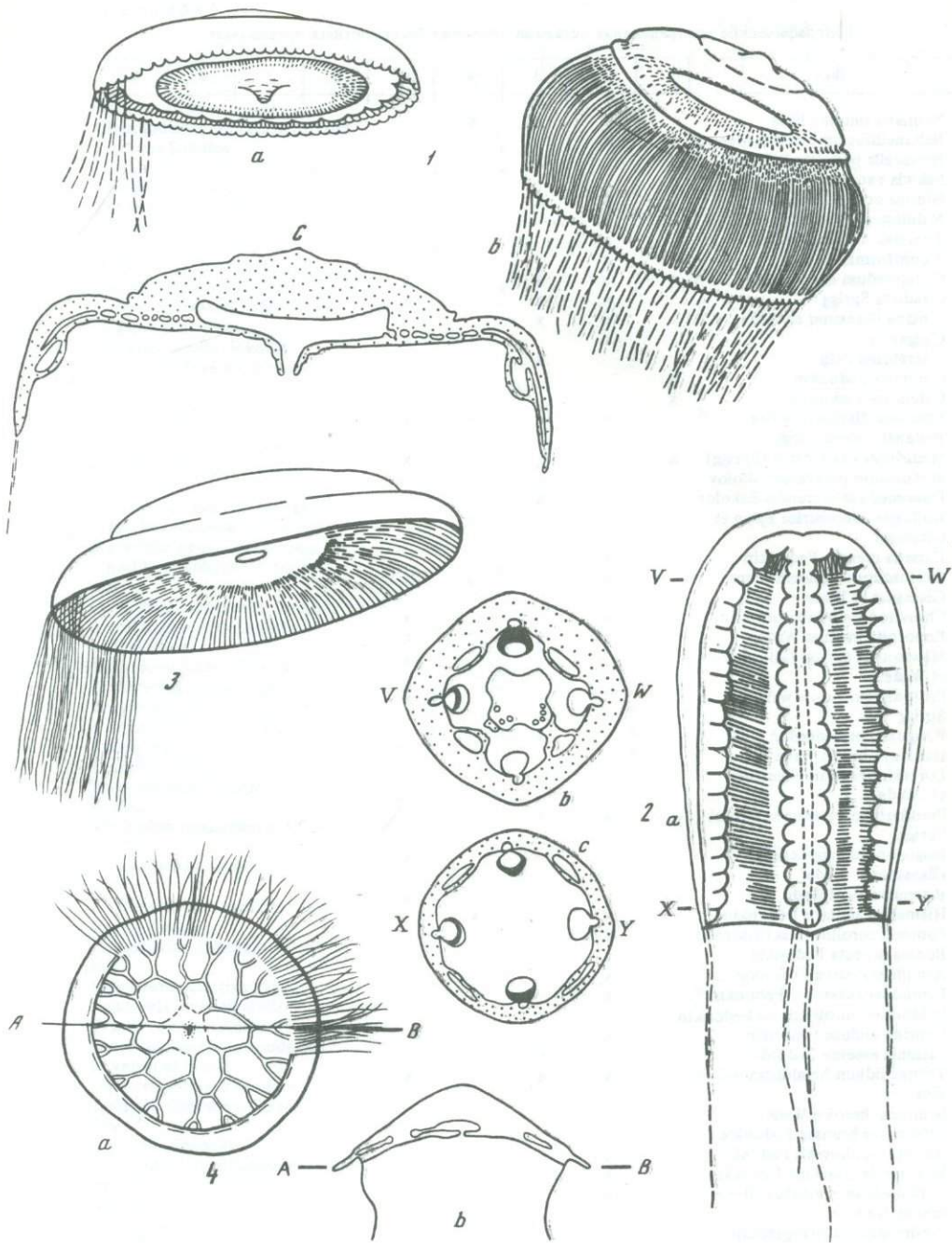
Кроме указанных выше колониальных форм, известны и другие, в частности, колонии кустовидной, вееровидной, веретеновидной и гребневидной формы. Некоторые из них достигают весьма крупных размеров (см. рис. 13). Эти формы обнаружены в известной Авалонской ассоциации вендской фауны на Ньюфаундленде, но пока не описаны детально (Anderson, Misra, 1968; Anderson, Conway, Morris, 1982).

В целом же есть основания предполагать, что в венде существовало значительно больше проблематичных групп Metazoa, чем мы считаем сейчас.

Итак, подводя итог краткой характеристике основных групп животного мира венда, можно сделать некоторые выводы. Для многоклеточных организмов вендской биоты, которая непосредственно предшествует кембрийской биоте, свойственны некоторые особенности:

1. Отсутствие или слабая склеротизация скелетных тканей (элементов) у подавляющего большинства беспозвоночных.
2. Высокое разнообразие жизненных форм.
3. Значительная дифференциация на уровне таксонов высокого ранга и низкая дифференциация на видовом уровне, что позволяет предполагать существование довендского этапа эволюции метазоа (хотя вряд ли — очень длительного).
4. Резкое преобладание кишечнополостных (что отчасти объясняется их относительно большими размерами и преимущественной сохранностью многочисленных седентарных форм).
5. Присутствие всех экологических групп: сидячий и бродячий бентос, нектон, планктон (рис. 14) и плейстон.
6. Тяготение бентоса и других групп к нормально морским условиям мелководья.
7. Сходство вендских фаунистических ассоциаций в различных регионах мира как результат отсутствия существенных экологических барьеров в течение вендской поствиссигляциальной трансгрессии (табл. 1).
8. Присутствие среди вендских Metazoa взрослых форм, напоминающих по плану строения тела личиночные стадии организмов более поздних геологических эпох.
9. Гигантизм у наиболее примитивных одиночных организмов и уменьшение размеров тела организмов по мере усложнения организации. Возможно, как результат сохранения в ископаемом состоянии наиболее крупных форм наблюдается уменьшение численности и видового разнообразия в этом же направлении. Эта тенденция, по-видимому, связана с историей возникновения и развития основных филумов метазоа.
10. Наличие специфических типов симметрии и архитектоники, неизвестных или крайне редких в фанерозое, в различных группах вендских метазоа, например, концентрическое строение цикломерных кишечнополостных или трехлучевая радиальная симметрия у некоторых представителей этого типа.
11. Первое проявление органического скелета, а в конце венда — минерального в некоторых группах.
12. Отсутствие среди известных вендских мягкотелых очевидных предков мелких скелетных организмов, которые в изобилии появляются на уровне томмотского яруса нижнего кембрия.
13. Слабая активность вагильных хищников и некрофагов.
14. Короткие трофические цепи.
15. Низкий удельный вес инфауны в бентических сообществах вендского моря с резким преобладанием сестонофагов и детритофагов.





Р и с. 14. Некоторые типичные медузы эдиакарской биоты в интерпретации М. Уэйд (Wade, 1972)  
 1 а, b, c — *Brachina delicata* Wade; 2 а, b, c — *Kimberella quadrata* (Glaessner et Wade), 3 — *Ediacaria flindersi* Sprigg, 4 а, b — *Rugoconites enigmaticus* glaessner et Wade



Таблица 1  
Географическое распределение остатков вендских бесскелетных организмов

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Nemiana simplex Palij		x	x	x					
Beltanelliformis brunsae Menner	x	x							
Bronicella podolica Sokolov			x						
Sekwia excentrica Hofmann									x
Nimbia occlusa Fedonkin		x	x						
N.dniesteri Fedonkin		x							
Tirasiana disciformis Palij		x							
T.coniformis Palij		x							
Cyclomedusa davidi Sprigg		x	x		x		x		
C.radiata Sprigg		x	x		x				
C.plana Glaessner et Wade		x	x		x				
C.gigantea					x				
C.serebrina Palij			x						
C.minuta Fedonkin	x								
C.delicata Fedonkin	x								
Ediacaria flindersi Sprigg		x	x	x	x				x
Beltanella gilesi Sprigg					x				
Medusinites asteroides (Sprigg)	x	x	x		x				x
Medusinites patellaris Sokolov			x						
Planomedusites grandis Sokolov			x						
Kullingia concentrica Føyn et Glaessner				p					x
Kaisalia mensae Fedonkin		x							
Ovatoscutum concentricum Glaessner et Wade		x		x	x				
Chondroplon bilobatum Wade		x			x				
Eoporpita medusa Wade		x	x		x				
Mawsonites spriggi Glaessner et Wade					x				
Protodipleurosoma wardsi Sprigg					x				
P.rugulosum Fedonkin		x	x						
Hallidaya brueri Wade									x
Lorensinites rarus Glaessner et Wade					x				
Pseudorhizostomites howchini Sprigg		x	x		x				
Rugoconites enigmaticus Glaessner et Wade					x				
R.tenuirugosus Wade					x				
Hiemalora stellaris Fedonkin		x	x	x					
Pomorja corolliformis Fedonkin		x							
Bonata septata Fedonkin		x							
Armillifera parva Fedonkin		x							
Evniakia aksionovi Fedonkin		x							
Irridinitus multiradiatus Fedonkin			x						
Veprina undosa Fedonkin		x							
Elasenia asevae Fedonkin			x						
Tribrachidium heraldicum Glaessner		x	x		x				
Scinnera brooksi Wade									x
Albumares brunsae Fedonkin	x								
Anfesta stankovskii Fedonkin		x							
Staurinidia crucicula Fedonkin		x							
Conomedusites lobatus Glaessner et Wade		x	x		x				
Persimedusites chahgazensis Hahn et Pflug									x
Ichnusina cocozzi Debrenne et Naud									x
Glaessnerina longa (Glaessner et Wade)				p	x			p	
G.grandis (Glaessner et Wade)									x

Таблица 1 (окончание)

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Arborea arborea (Glaessner)					x				
Charniodiscus concentricus Ford		p					x		
C.planus Sokolov			x						
C.oppositus Jenkins et Gehling		x	x		x				
C.longus Glaessner et Wade					x				
Phyllozoon hanseni Jenkins et Gehling					x				
Charnia masoni Ford		x		x			x	x	x
Pteridinium simplex (Gürich)						x			
Pteridinium nenoxa Keller	x	x	x		x				x
Rangea schneiderhoejni Gürich						x			
Nasepia altae Germs						x			
Baicalina sessilis Sokolov									x
Arumberia banksi Glaessner et Walter									x
Namalia villiersiensis Germs						x			
Ernetta plateaensis Pflug						x			
Inkrylovia lata Fedonkin	x								x
Archangelia valdaica Fedonkin	x								
Podolimirus mirus Fedonkin			x						
Valdainia plumosa Fedonkin			x						
Ramellina pennata Fedonkin		x							
Vaveliksia velikanovi Fedonkin			x						
Zolotytsia biserialis Fedonkin		x							
Vaizitsinia sophia Sokolov et Fedonkin		x							
Lomosovius malus Fedonkin			x						
Dickinsonia costata Sprigg	x	x	x		x				
D.elongata Glaessner et Wade		x			x				
D.tenuis Glaessner et Wade		x	x		x				
D.lissa Wade		x			x				
D.brachina Wade									x
Platypholinia pholiata Fedonkin		x							
Vladimissa missarzhevskii Fedonkin		x							
Palaeoplatoda segmentata Fedonkin	x								
Praecambrium sigillum Glaessner et Wade					x				
Parvancorina minchami Glaessner		x			x				
Velancorina martina Pflug						x			
Vendomia menneri Keller	x								
Vendia sokolovi Keller									x
Pseudovendia charnwoodensis Boynton et Ford							x		
Onega stepanovi Fedonkin	x								
Spriggina floundersi Glaessner					x				
S.borealis Fedonkin	x								
Marywadea ovata Glaessner					x				
Protechiurus edmondsi Glaessner						x			
Bomakelia kelleri Fedonkin	x								
Mialsemia semichatovi Fedonkin		x							

Примечание. Цифрами обозначены: 1 — Летний берег Белого моря; 2 — Зимний берег Белого моря; 3 — Подольское Приднестровье; 4 — Хорбусуонка, Оленекское поднятие; 5 — Флиндерс Рейндж, Южная Австралия; 6 — Намибия; 7 — Чарнвуд Форест, Великобритания; 8 — Ньюфаундленд; 9 — другие местонахождения; x — наличие; p — формы, отнесенные к данному виду условно.



## Глава II

# СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ВЕНДСКИХ METAZOA

### ТИП COELENTERATA

### КЛАСС CYCLOZOA

### Род *Nemiana* Palij, 1976

Типовой вид. *N. simplex* Palij, 1976.

Д и а г н о з. Отпечатки сидячих животных в виде позитивного гипорельефа или негативного эпирельефа. Слепки представляют собой выпуклые диски с гладкой поверхностью, расположенные группами или (редко) в одиночку.

В и д о в о й с о с т а в. Род монотипический.

*Nemiana simplex* Palij, 1976

Табл. V, фиг. 3

Синонимике см.: Палий, 1976, с. 70.

О п и с а н и е. Слепки, как правило, круглые, выпуклые, гладкие. Большинство неровностей (вмятины, морщинки, складки и т.п.) является следами деформации мягкого тела при захоронении. Однако тончайшие концентрические бороздки, изредка наблюдаемые у наиболее крупных экземпляров, скорее свидетельствуют о наличии у немиян кольцевой мускулатуры. В тех случаях, когда есть возможность отделить слепок от породы перекрывающего слоя, можно наблюдать оральную часть организма, в частности, рот, сохранившийся в виде небольшой округлой депрессии на относительно уплощенной верхней поверхности дисковидного тела (см. рис. 2А). Слепки немиян, которые обычно захороняются *in situ*, чаще всего располагаются группами от нескольких экземпляров до сотен, подчас сплошь покрывая поверхности напластования на многие метры. Вследствие тесного соприкосновения слепки деформируются, принимая иногда форму многоугольника. Отмечаются экземпляры, сохранившиеся в стадии почкования и простого продольного деления.

Р а з м е р ы (в мм): диаметр 2–60, высота 1–10, диаметр ротового отверстия около одной трети диаметра диска.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря; могилевская свита (ямпольские слои), ярьшевская свита (бернашевские слои) и нагорянская свита (джуржевские слои) Подолии; хатыспытская свита Оленекского поднятия (р. Хорбусуонка).

М а т е р и а л. 9 слепков хорошей сохранности из слоя 11 разреза валдайской серии, Зимний берег Белого моря, руч. Медвежий (между Вепревским и Зимнегорским маяками), сотни экземпляров из могилевской, ярьшевской и нагорянской свит Подолии, массовый материал из хатыспытской свиты Оленекского поднятия.

### Род *Beltanelliformis* Menner in Keller et al., 1974

Типовой вид. *B. brunsae* Menner in Keller et al., 1974

Д и а г н о з. Отпечатки округлые с намекающей центральной почти совершенно гладкой частью, окаймленной по периферии нежной эксумбреальной зоной. Никаких следов гонад, как и оральной апертуры, ни на одном из экземпляров не наблюдается. Новый род напоминает *Beltanella* дифференциацией центральной и периферической частей и концентрической складчатостью, наблюдаемой на последней. Отличается от *Beltanella* отсутствием следов гонад и орального отверстия и плоской, даже вогнутой, а не вздутой центральной частью и размерами, не превышающими 1,5 см (Келлер и др., 1974).

В и д о в о й с о с т а в. Род монотипический.



Синонимике см.: Федонкин, 1981, с. 58.

**О п и с а н и е.** Выпуклые или слегка уплощенные слепки (позитивный гипорельеф), в плане округлые или слегка деформированные с тонкими концентрическими морщинками преимущественно по периферии и гладкой, почти плоской центральной частью. Морщинки не являются правильно концентрическими, но могут сливаться и разветвляться. Сохраняются они не всегда, а у мелких форм диаметром менее 5 мм — редко или отсутствуют. Крупные экземпляры диаметром до 20 мм иногда имеют около центра небольшие углубления (табл. V, фиг. 2). Эта особенность может иметь большое таксономическое значение и экземпляры с подобным углублением пока относятся нами к *V. brunsaе* условно до получения дополнительного материала.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Валдайская серия севера Русской платформы.

**М а т е р и а л.** Более 200 экз. найдено в валдайской серии на Онежском полуострове в 5 км выше устья р. Сюзьмы.

### Р о д *Cyclomedusa* Sprigg, 1947

**Т и п о в о й в и д.** *C. davidi* Sprigg, 1947.

**Д и а г н о з.** Очертания округлые, поверхность диска несет несколько или много концентрических борозд, которые разделяют слегка приподнятые, выступающие участки (морщины). Расположение последних указывает на первоначально коническую форму центральной части или у некоторых видов — всего тела. Многие экземпляры демонстрируют тонкие, прямые, радиальные бороздки, интерпретируемые как гастродермальные каналы. Оральная сторона этих часто встречающихся организмов сохраняется крайне редко. Вполне вероятно, что они прикреплялись к субстрату их аборальными конусами.

**В и д о в о й с о с т а в.** Описано семь видов рода *Cyclomedusa*: *C. davidi* Sprigg, 1947; *C. radiata* Sprigg, 1947; *C. plana* Glaessner et Wade, 1966; *C. gigantea* Glaessner et Wade, 1966; *C. serebrina* Palij, 1966; *C. minuta* Fedonkin, 1981; *C. delicata* Fedonkin, 1981:

### *Cyclomedusa* cf. *davidi* Sprigg, 1947

Табл. I, фиг. 3

Синонимике см.: Федонкин, 1981, с. 58.

**О п и с а н и е.** Центральный бугорок обычно невысокий (позитивный гипорельеф). Расстояние между концентрическими бороздками не всегда выдерживается по окружности и колеблется в пределах 0,5—4 мм. Диаметр зонтика от 10 до 50 мм. Уступ, отделяющий внутреннюю зону от внешней более рельефный у крупных экземпляров. Радиальных бороздок не наблюдается.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря; чернокаменная свита сълвицкой серии Среднего Урала; кварциты Паунд Южной Австралии; серия Консепшен, юго-восток о-ва Ньюфаундленд.

**М а т е р и а л.** 12 экз. найдено в валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря.

### *Cyclomedusa* cf. *plana* Glaessner et Wade, 1966

Табл. II, фиг. 1, 3, 5; табл. V, фиг. 7

**О п и с а н и е.** Широкий плоский диск иногда расчленен нерегулярными радиальными бороздками, что более характерно для крупных экземпляров с диаметром зонтика более 30 мм. У мелких экземпляров зонтик обычно гладкий. Центральная концентрически устроенная зона с аборальной стороны имеет вид бугорка, окруженного концентрическими морщинками, а с оральной стороны — напоминает вложенные друг в друга и несколько смещенные блюдца (табл. V, фиг. 7).



**Размеры** (в мм). Диаметр зонтика от 15—45 до 200—300, диаметр центральной концентрически морщинистой зоны составляет обычно около 1/3 диаметра зонтика.

**Распространение.** Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря; могилевская и ярышевская свиты Подольского Приднестровья.

### *Cyclomedusa radiata* Sprigg, 1947

Табл. I, фиг. 7

Синониму см.: Федонкин, 1981, с. 59.

**Описание.** Плоский центральный купол отделен глубокой бороздкой от внешней относительно узкой зоны, несущей многочисленные тончайшие радиальные бороздки, часть которых может быть прослежена и в центральной части. Центральный купол имеет тонкие концентрические бороздки.

**Размеры** (в мм). Диаметр зонтика 36, диаметр центрального купола 24, расстояния между радиальными бороздками внешней зоны колеблется от 1,5 до долей миллиметра.

**Распространение.** Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря; кварциты Паунд Южной Австралии.

**Материал.** Найден 1 экз. в слое 11 разреза валдайской серии по руч. Медвежий на Зимнем берегу Белого моря (между Вепревским и Зимнегорским маяками).

### *Cyclomedusa minuta* Fedonkin, 1981

Табл. XX, фиг. 8

*Cyclomedusa minuta* Fedonkin: Федонкин, 1981, с. 59, табл. IV, фиг. 2

**Описание.** Мелкая медуза, сохранившаяся в виде уплощенного слепка с чуть погруженным центральным бугорком, вокруг которого располагаются правильно концентрические валики близкой ширины.

**Размеры** (в мм). Диаметр зонтика — 7, ширина центрального бугорка — 1, ширина концентрических валиков — 0,4—0,6, количество концентрических валиков — 6.

**Сравнение.** Из описанных в литературе видов рода *Cyclomedusa* эта форма ближе всего по строению *C. davidi* Sprigg (Wade, 1972 b), отличаясь более правильной концентричностью, мелкими размерами и плоской формой. От концентрически правильной *C. radiata* Sprigg (Wade, 1972b) *C. minuta* отличается отсутствием тонких радиальных бороздок и значительно меньшими размерами. От *C. plana* Glaëssner et Wade описанная форма отличается отсутствием широкой гладкой внешней зоны тела.

**Распространение.** Валдайская серия венда. Онежский полуостров.

**Материал.** Найден один экземпляр хорошей сохранности и несколько экземпляров, возможно, относящихся к этому виду, но плохой сохранности, — в глинистой толще разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5,6 км выше устья (Онежский полуостров).

### *Cyclomedusa delicata* Fedonkin, 1981

Табл. I, фиг. 4

*Cyclomedusa delicata* Fedonkin: Федонкин, 1981, с. 59—60.

**Описание.** Крупное овальное плоское тело с конической центральной частью и многочисленными концентрическими валиками, равномерно покрывающими все тело и разделенными тончайшими бороздками. Концентрические валики в центральной части тела несколько уже, чем в широкой и плоской периферической части, где ширина валиков по мере удаления от центра практически не меняется как-нибудь направленно, хотя и колеблется. Редкие более широкие валики, характерные для центральной части тела, иногда образуют концентрические уступы.



**Р а з м е р ы** наиболее крупного экземпляра (№ 4464/335) следующие (в мм): диаметр зонтика 116, ширина тонких концентрических валиков 0,5–1,2, ширина широких валиков до 2,5. Количество валиков может достигать 40, а возможно, и более.

**С р а в н е н и е.** Описанная форма морфологически близка к *Cyclomedusa davidi* Sprigg, отличаясь большим количеством валиков, их меньшей шириной.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Валдайская серия, Онежский полуостров.

**М а т е р и а л.** Два экземпляра хорошей сохранности найдены в глинистой толще разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 11 км выше устья (Онежский полуостров).

#### Р о д *Tirasiana* Paliј, 1976

**Типовой вид.** *T. disciformis* Paliј, 1976.

**Д и а г н о з.** Отпечатки сидячих животных в виде позитивного гипорельефа и негативного эфирельефа. Слепки выпуклой формы, вплоть до конической, несут на поверхности концентрические скульптуры в виде уступов и валиков. Расположены группами по несколько экземпляров или в одиночку (Палиј, 1976, с. 71).

**Видовой состав.** Два вида — *T. disciformis* Paliј и *T. coniformis* Paliј (Палиј, 1976).

#### *Tirasiana disciformis* Paliј

Табл. XXIX, фиг. 1

Синонимия см.: Федонкин, 1981, стр. 57.

**О п и с а н и е.** Умеренно выпуклые слепки в виде дисков средних размеров на нижних плоскостях напластования. На главный несколько уплощенный диск наложен второй, меньшего размера и относительно более выпуклый, в центре которого есть небольшой круглый бугорок, который, возможно, отвечает тонкому короткому стебельку, с помощью которого тирасиана закреплялась на грунте. Уходящий в породу край поверхности главного диска довольно резко загибается внутрь. Об этом может свидетельствовать тот факт, что в отличие от нижней, аборальной поверхности тела, которая легко отделяется от подстилающей породы, центральный бугорок часто оказывается цементированным с подстилающим слоем и при изъятии слепка из вмещающей породы имеет более свежий скол в сравнении с окружающей поверхностью аборальной стороны. Весьма характерным является боковое почкование и простое продольное деление.

**З а м е ч а н и е.** Есть основания предполагать, что по крайней мере некоторые экземпляры, описанные как *T. disciformis*, следует идентифицировать с *Ediacaria flindersi* Sprigg (Jenkins, 1981). Этот вопрос требует специального изучения.

**Р а з м е р ы** (в мм). Диаметр главного диска 10–27, диаметр второго диска 5–17, высота слепка 1–5.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря; ярышевская свита, бернашевские слои, среднее Приднестровье; чернокаменская свита сыльвицкой серии Среднего Урала.

**М а т е р и а л.** Массовый материал из ярышевской свиты Подолии, из нижней части разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря, из хатыспытской свиты Оленекского поднятия.

#### Р о д *Paliella* Fedonkin, 1980

**Типовой вид.** *P. patelliformis* Fedonkin, 1980.

**Д и а г н о з.** Плоское и округлое тело состоит из центрального бугорка с уплощенной вершиной и широкой гладкой внешней зоны, которые отделены узким кольцевидным желобком. Щупальца отсутствуют. Радиальные элементы (обычно нерегулярные одиночные и парные бороздки) наблюдаются лишь у наиболее крупных экземпляров.



**Видовой состав.** Род монотипический.

**Сравнение.** *Paliella* близка по строению к *Cyclomedusa*, отличаясь отсутствием концентрических борозд по всему зонтику или в центральной части как у *C. plana* Glaessner et Wade. Мелкие формы *Paliella* напоминают *Medusinites asteroides* Sprigg, отличаясь отсутствием четких радикальных борозд, пересекающих внешнюю зону последних.

### *Paliella patelliformis* Fedonkin, 1980

Табл. III, фиг. 3, 4, 9; табл. X, фиг. 5

*Paliella patelliformis* Fedonkin; Федонкин, 1980б, с. 10–11, табл. II, фиг. 1–3; Федонкин, 1981, с. 62–63, табл. XXXI, фиг. 2, 3; табл. XXXII, фиг. 1, 2.

**Описание.** У наиболее крупных экземпляров наблюдаются слабые ундуляции краевой части зонтика или его латеральные деформации, а также радиальные желобки, глубокие и короткие, отходящие от края зонтика или тонкие одиночные и парные доходящие от края зонтика до центрального кольцевого желобка. Внутренняя часть, окаймленная кольцевым желобком лишена радиальных борозд и у крупных экземпляров относительно плоская, а у мелких слегка выступающая в виде бугорка с плоской вершиной. Мелкие юные экземпляры сохраняются в виде более выпуклых слепков, чем крупные. Нередки случаи нахождения группами, иногда парами, в которых особи тесно прижаты друг к другу и окаймлены общей неширокой зоной. Такое нахождение свидетельствует о том, что *Paliella* размножались простым продольным делением. Однако имеются явные свидетельства множественного деления (два типа: линейный и гроздевидный), и столониального типа бесполого размножения, когда от центральной части особи отходит длинный стеблевидный стolon, на конце которого иногда можно видеть дочернюю особь.

**Размеры** (в мм). Диаметр зонтика 5–45, диаметр центральной зоны 2–12, расстояние между парными тонкими желобками 0,5.

**Распространение.** Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря; могилевская свита (ломозовские слои) Подольского Приднестровья.

**Материал.** Около 20 экз. хорошей сохранности из нижней части разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря в 5 км к северу от Зимнегорского маяка. Несколько десятков экземпляров из ломозовских слоев могилевской свиты Подольи (Новоднестровская ГЭС).

### Род *Ediacaria* Sprigg, 1947

**Типовой вид.** *E. flindersi* Sprigg.

**Диагноз.** Поверхность эксумбреллы демонстрирует центральный диск и внешнее кольцо. Резкая кольцевая борозда, отделяющая диск от внешнего кольца, может соответствовать краю гастральной полости. Радиальные бороздки приурочены главным образом к внешнему кольцу. На поверхности субумбреллы наблюдается округлый центральный рот без придатков. Один образец, по-видимому, демонстрирует многочисленные, длинные, тонкие периферические шупальца.

**Видовой состав.** Род монотипический.

### *Ediacaria flindersi* Sprigg, 1947

Табл. I, фиг. 1, 2, 5, табл. II, фиг. 4, табл. VII, фиг. 5.

Синонимичу см.: Wade, 1972, p. 218–219.

**Описание.** Представители этого вида во многих ассоциациях являются наиболее многочисленными окаменелостями, возможно, потому, что и размеры их значительно больше, чем у многих других докембрийских медузовидных организмов. За редким исключением обычно сохраняется аборальная сторона или эксумбрелла (пози-



тивный гипорельеф). Как правило, это плоские гладкие слепки, но нередко и достаточно рельефные формы, на которых кроме центрального диска и внешнего кольца в центре диска рельефно выступает небольшой бугорок, который может быть окруженным несколькими концентрическими морщинками в результате постмортальных деформаций тела. По той же причине и вокруг центрального диска могут располагаться концентрические морщины, но чаще диск и внешнее кольцо отделены четким невысоким уступом или бороздой. Радиус диска составляет от двух третей до трех четвертей общего радиуса. Радиус центрального бугорка составляет четверть или одну пятую радиуса центрального диска. На внешнем кольце иногда видны частые, очень тонкие и прямые бороздки, радиально идущие к периферии. Значительно лучше они сохраняются на оральной поверхности тела, где их можно наблюдать практически по всему внешнему кольцу. Диаметр ротового отверстия близок диаметру центрального бугорка или чуть меньше. Тонкие короткие щупальца, составляющие краевой венчик, чаще наблюдаются именно с оральной стороны. Характерной особенностью этого вида является сочетание (или чередование?) нескольких типов бесполого размножения: почкование, продольное деление и столонияльное размножение, которые нередко фиксируются в ископаемом состоянии.

**Размеры** (в мм). Наиболее часты находки экземпляров диаметром 40–50, но встречаются формы, диаметр которых достигает 450 и более.

**Распространение.** Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря; могилевская и ярышевская свиты Подольского Приднестровья; хатыспытская свита Оленекского поднятия.

**Материал.** Несколько экземпляров из слоя 1 разреза усть-пинезской свиты валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря; массовый материал из ломозовских слоев могилевской свиты Валдайской серии Подольского Приднестровья; десятки форм из верхней части хатыспытской свиты по р. Хорбусуонке (Оленекское поднятие).

### Род *Nimbia* Fedonkin, 1980

**Типовой вид.** *N. occlusa* Fedonkin, 1980.

**Диагноз.** Плоские дисковидные организмы, которые сохраняются в виде кольцевидных или овальных структур на подошве прослоев алевролита (позитивный гипорельеф). Периферическая часть диска сохраняется в виде рельефного краевого валика. Обширное поле внутри кольца обычно гладкое, реже с небольшим бугорком в центре.

**Видовой состав.** Два вида: *N. occlusa* и *N. dniesteri*.

### *Nimbia occlusa* Fedonkin, 1980

Табл. III, фиг. 1, 6, 7

*Nimbia occlusa* Fedonkin: Федонкин, 1980 б, с. 8. табл. I, фиг. 1, 2; Федонкин, 1981, с. 60–61, табл. XXXII, фиг. 3, 6.

**Описание.** Форма кольца от круглой до овальной. Радиус центральной гладкой зоны в 3–5 раз превышает ширину внешнего валика. В низком рельефе валик пологий и гладкий, в более высоком рельефе в некоторых случаях наблюдаются регулярные, но слабые пережимы валика или, что бывает реже — поперечные бороздки. В центре гладкой зоны иногда сохраняется небольшой пологий бугорок с острой вершиной.

**Размеры** (в мм). Диаметр кольца 15–4, ширина валика 3–5, расстояние между пережимами валика 1,5–4.

**Распространение.** Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря; могилевская свита (ломозовские и ямпольские слои) Подольского Приднестровья.

**Материал.** Около 15 экз. различной сохранности из нижней пачки (слои I) разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря в 5 км к северу от Зимнегорского маяка. 6 экземпляров из могилевской свиты Подольского Приднестровья.



**Г о л о т и п** — ПИН № 3994/384—А. Валдайская серия венда, могилевская свита, ломозовские слои, правый берег Днестра, Новоднестровская ГЭС.

**О п и с а н и е.** Мелкие дисковидные организмы с плоской и гладкой центральной частью и рельефно выступающим краевым валиком, который имеет трапецевидное сечение. Ротовое отверстие небольшое и сохраняется в виде мелкой округлой вмятинки в центре диска. От краевого валика отходят редкие, тонкие и короткие щупальца, которые сохраняются не всегда. Достаточно часто наблюдается продольное деление организмов.

**Р а з м е р ы** (в мм). Диаметр 10—30, ширина краевого валика 3—6, диаметр ротового отверстия 2—3, длина щупалец 5—6 мм, их толщина до 1.

**С р а в н е н и е.** В отличие от *Nimbia occlusa* Fedonkin (Федонкин, 1980б, 1981), имеющей гладкий или сегментированный краевой валик округлого сечения, вид характеризуется резкорельефным валиком трапецевидного сечения и относительно большей шириной его.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Венд, валдайская серия, могилевская свита, ломозовские слои. Подольское Приднестровье. Материал. 5 слепков и несколько противотпечатков хорошей сохранности из ломозовских слоев могилевской свиты, вскрытых близ Новоднестровской ГЭС.

#### Р о д *Protodipleurosoma* Sprigg, 1949

*Protodipleurosoma*: Sprigg, 1949, с. 79; Treatise..., 1956, с. F 79.

**Т и п о в о й в и д.** *P. wardi* Sprigg, 1949.

**Д и а г н о з.** Отпечаток эксумбреллы округлый, широкое внешнее кольцо (валиком?) покрыто узкими концентрическими бороздками, среднее поле большое, округлое с оvoidальной, неровно сжатой и разделенной на лопасти центральной площадью (желудок?) и нерегулярно развитыми радиальными желобками (радиальные каналы?), не дихотомически ветвящимися, первичные желобки глубокие, достигающие субмаргинального желобка (радиальный канал?), дающие начало более коротким желобкам путем разветвления около основания.

**В и д о в о й с о с т а в.** *Protodipleurosoma wardi* Sprigg, верхний докембрий Южной Австралии; *P. rugulosum* Fedonkin, верхний докембрий (венд) севера Русской платформы.

**З а м е ч а н и я.** Род *Protodipleurosoma* был описан Р. Сприггом (Sprigg, 1949) на очень скудном материале, что отчасти послужило поводом для отнесения названия типового вида *P. wardi* в синонимику *Ediacaria flindersi* Sprigg (Glaessner, Wade, 1966). Более обширный материал значительно лучшей сохранности из валдайской серии Зимнего берега показывает, что *Protodipleurosoma* является совершенно особым родом среди докембрийских кишечнополостных.

#### *Protodipleurosoma rugulosum* Fedonkin, 1980

Табл. V, фиг. 4, 5, 6; рис. 15

*Protodipleurosoma rugulosum* Fedonkin: Федонкин, 1980б, с. 13—14, табл. II, фиг. 4, 5; Федонкин, 1981а, с. 64—65, табл. XXXI, фиг. 4—6.

**О п и с а н и е.** Медианная борозда обычно располагается не строго по середине овального отпечатка и делит центральный диск на две неравные вытянутые лопасти. Мелкие борозды и морщинки, радиально отходящие от медианной борозды, делаются тоньше к периферии центрального диска и не заходят на кольцевую зону. Последняя хорошо сохраняется у крупных экземпляров, а у мелких — сильно редуцирована или отсутству-



ет. На голотипе по периферии тела видны полукруглые выросты, которые могут отвечать репродуктивным органам или отпочковывающимся дочерним особям. Как правило одна из лопастей центрального диска бывает сильнее испещрена радиальными морщинами, чем другая.

**Размеры** (в мм). Диаметр тела 15–80, диаметр центрального диска 15–60, ширина радиальных морщинок 0,5–3.

Р и с. 15. *Protodipleurosoma rugulosum*  
Fedonkin.

Рисунок с фотографии, выросты по краю зонтика могут отвечать почкующимся дочерним особям или репродуктивным органам



**Сравнение.** Новый вид отличается от *Protodipleurosoma wardi* большим количеством морщин, относительно более крупными размерами и наличием боковых выростов у наиболее крупных экземпляров.

**Распространение.** Венд, валдайская серия; Зимний берег Белого моря; могилевская свита Подольского Приднестровья.

**Материал.** Около 20 слепков хорошей сохранности и фрагменты.

#### СЕМЕЙСТВО CHONDROPLIDAE WADE, 1971

Пневматофор камерный, билатерально симметричный, осевая зона узкая, камеры сужаются от одного конца оси к другому, оставляя "вырез" между концами камер левой и правой лопастей либо в области, где камеры имеют наименьшую ширину, либо с обоих концов.

#### Род *Chondroplon* Wade, 1971

**Типовой вид.** *C. bilobatum* Wade, 1971.

**Диагноз.** Пневматофор крупный, двухлопастной, осевая линия выражена четко в виде вентральной борозды и, возможно, в виде тупого дорсального киля. Начальная камера крупная и продолговатая. Последующие наиболее ранние камеры кольцевидные, более поздние камеры не смыкаются, а демонстрируют периферический вырез в той части, где они становятся шире. Наиболее поздние камеры также образуют вырез с противоположного конца тела, где они имеют наименьшую ширину и располагаются поперечно. Внешние концы камер образуют волнистый край. Высота камер больше их ширины. Камеры разделены глубокими швами. Крупные радиальные складки на поверхности голотипа рассматриваются как случайные.

**Видовой состав.** Род монотипический.

*Chondroplon* sp.

Табл. VI, фиг. 4

**Описание.** Фрагмент мелкой особи (неполная лопасть пневматофора) сохранившийся в позитивном гипорельефе. Вентральная борозда выражена слабо. Начальная камера не сохранилась. Наблюдается более тридцати волнисто изогнутых камер, тонких у вентральной борозды и расширяющихся дистально. По мере приближения к начальной камере, другие камеры становятся короче и их изгиб в этом же направлении делается все круче.



**Размеры** (в мм). Максимальная ширина лопасти пневматофора 22; видимая длина лопасти 27; расстояние между осевыми линиями камер в их дистальных частях около 1,0; то же в их проксимальных частях — до 0,5.

**Распространение.** Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря.

**Материал.** Один фрагмент из слоя 11 разреза валдайской серии венда, вскрытой в правом борту руч. Медвежий на Зимнем берегу Белого моря.

### Род *Ovatoscutum* Glaessner et Wade, 1966

**Типовой вид.** *Ovatoscutum concentricum* Glaessner et Wade, 1966.

**Диагноз.** Пневматофор щитовидный со слабо выраженной осью. Начальная камера маленькая, концентрически окружена узкими, продолговатыми, изогнутыми камерами, которые образуют у периферической границы в том месте, где камеры имеют наименьшую ширину, нечто вроде треугольного выреза, который очень плохо выражен. Этот вырез расположен по оси тела, но не достигает центра. Камеры разделены глубокими узкими бороздками.

**Видовой состав.** Род монотипический.

### *Ovatoscutum concentricum* Glaessner et Wade, 1966

Табл. VI, фиг. 1–3

*Ovatoscutum concentricum*: Glaessner et Wade, 1966, p. 612–613, pl. 97, fig. 8; Wade, 1971, p. 188, pl. 6, fig. 5, 6; Glaessner, 1979, p. A91–A92, fig. 5; Федонкин, 1981б, 98–99.

**Описание.** Складки смятия и заворачивание краев пневматофора свидетельствуют о том, что он был мягким и гибким. Камеры рельефные, округленно трапецевидные в поперечном сечении разделены глубокими бороздками полукруглого сечения. Ширина борозд близка ширине камер. Противоположная сторона пневматофора, судя по завернутому краю на одном из образцов, имела несколько иной облик: камеры значительно более широкие, менее рельефные и плоские, разделяются узкими неглубокими бороздками. Область выреза, вероятно, была склеротизирована в значительно меньшей степени, нежели основная часть пневматофора, несущая камеры, и поэтому чаще сминалась или не сохранялась. Этот вырез отчетливо наблюдается лишь на одном из пяти экземпляров, найденных в венде Русской платформы. Максимальное число камер 20, наименьшее 12. За последней камерой по периферии пневматофора расположена узкая и гладкая краевая кайма, которая имеет наибольшую ширину на конце оси, противоположном вырезу.

**Размеры** (в мм). Длина до 65, ширина до 60, толщина камер до 1,5, ширина краевой каймы до 5.

**Распространение.** Венд, усть-пинезская свита валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря; кварциты Паунд в районе хребта Флиндерс, Южная Австралия.

**Материал.** Пять экземпляров хорошей сохранности из слоя I разреза валдайской серии (усть-пинезская свита) на Зимнем берегу Белого моря.

### FAM. INCERTAE

### Род *Eoporpita* Wade, 1972

**Типовой вид** *E. medusa* Wade, 1972.

**Диагноз.** Очертания округлые или овальные. Оральная сторона несет две группы булавовидных полипидов. Полипиды внешнего кольца почти одинаковой длины и располагаются несколькими концентрическими сериями. Полипиды внутренней зоны, расположенные сериями, уменьшаются в размерах в направлении к центру, где находится крупный центральный конус. Над полипидами располагаются остатки тонкого пнев-



матофора с многочисленными узкими концентрическими кольцевыми камерами. Аборальная сторона дисковидного тела демонстрирует тончайшие радиальные бороздки. Видовой состав. Род монотипический.

### *Eoporgita medusa* Wade, 1972

Табл. VI, фиг. 5

*Eoporgita medusa*: Wade, 1972a, p. 198–204, pl. 40, fig. 1–6; pl. 41, fig. 6a, b, text-fig. 2; Glaessner, 1979b, p. A 92, fig. 6; Федонкин, 1981б, с. 99.

**Описание.** В позитивном гипорельефе центральный конус (гастрозооид) и окружающая его внутренняя зона полипидов (гонозооидов) сохранилась как наиболее рельефно выступающая часть оральной стороны тела по отношению к относительно плоской зоне внешнего кольца полипидов (дактилозооиды). Полипиды лишь слегка расширяются дистально. Узкий валик, окружающий небольшую овальную область в центре слепка, свидетельствует о том, что стенка гастрозооида была тонкой. Гонозооиды внутренних серий очень короткие, тонкие и ориентированы наклонно вниз. Более крупные и длинные гонозооиды внешних серий имеют радиальную ориентировку. Дактилозооиды, даже во внутренних сериях, значительно толще и длиннее гонозооидов и ориентированы радиально. Полипиды внутренней и внешней зон расположены в концентрических сериях очень тесно, без промежутков. Количество серий дактилозооидов не менее 6–7, близко этому и число серий гонозооидов. Аборальная сторона гладкая, вогнутая в центре (возможно, деформация при захоронении), местами еле различимы тончайшие короткие дуговидные бороздки, ориентированные концентрически, которые могут соответствовать границам кольцевых камер пневматофора. Если это так, то ширина кольцевых камер приблизительно равна толщине по полипидов соответствующей серии.

**Размеры** (в мм). Диаметр дисковидного тела, заключающего пневматофор, 65, диаметр отверстия гастрозооида 9, диаметр внутренней зоны полипидов 35, диаметр организма, измеренный по концам полипидов внешних серий, до 85, максимальная толщина дактилозооидов 2,5, минимальная толщина гонозооидов 0,5.

**Распространение.** Кварциты Паунд серии Уилпена Южной Австралии; валдайская серия на Зимнем берегу Белого моря.

**Материал.** Один слепок хорошей сохранности, найденный в осыпи из верхней части обнажения валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря.

### Род *Kaisalia* Fedonkin, 1984

Типовой вид. *Kaisalia mensae* Fedonkin, 1984.

**Диагноз.** Крупный дисковидный организм округлой формы. Аборальная сторона демонстрирует относительно правильную концентрическую организацию плана строения, которая выражается в наличии регулярных плоских концентрических колец, охватывающих весь диск. Кольца отделены тончайшими бороздками. Два рельефных концентрических валика, один в центральной зоне, другой — на расстоянии двух третей радиуса от центра, свидетельствуют о дифференциации внутреннего строения. Радиальные элементы отсутствуют.

**Состав.** Род монотипический.

**Сравнение.** Среди вендских кишечнополостных значительное количество форм имеет концентрический план строения, но ближе всего к новому роду стоит род *Cyclomedusa* Sprigg (Sprigg, 1947) и род *Kullingia* Glaessner (Føyn, Glaessner, 1979). Но в отличие от *Cyclomedusa* новый род характеризуется частой и регулярной концентричностью. Отличия нового рода от концентрически правильной *Kullingia* заключается в том, что у последней концентричность выражается не широкими плоскими кольцами, а более частыми кольцевыми ребрами, окружающими плоскоконическую центральную часть, составляющую одну шестую диаметра зонтика.



**Голотип** — ПИН, 4482/284, усть-пинежская свита валдайской серии венда, Зимний берег Белого моря.

**Описание.** Обширный плоский диск делится относительно рельефными валиками (которые местами выглядят как уступы) на три концентрических зоны: внутреннюю, среднюю и периферическую. Внутренняя часть составляет около одной пятой диаметра диска и ограничена одним или парой соседних валиков. Средняя зона, более широкая, занимает около половины радиуса диска. В этой зоне уже отчетливо правильные концентрические кольца, которые имеют близкую ширину. В средней зоне наблюдается семь таких колец, причем внешнее из них сопряжено с широким валиком, местами переходящим в уступ, который ограничивает среднюю зону. Внутренняя и средняя зоны составляют относительно приподнятую часть аборальной стороны, и в этой части диска организм имеет наибольшую толщину. Внешняя зона, плоская и тонкая, состоит из шести колец, и здесь мы наблюдаем определенное уменьшение их ширины в направлении к краю: так например ширина внешнего кольца составляет около двух третей ширины второго кольца этой зоны. Концентрические кольца в средней и внешней зонах обычно разделяются тончайшими бороздками. Местами с этими кольцевыми бороздками сопряжены узкие валики, которые располагаются строго вдоль борозды, как правило, с внутреннего края кольца, который обращен к центру. Это может свидетельствовать о наличии относительно плотных и узких концентрических образований, тесно соприкасающихся с бороздками или даже совпадающих с ними в плане, но расположенных во внутренних частях тела или на его оральной стороне.

**Размеры** голотипа (в мм). Радиус диска до 80, радиус центральной зоны около 16, ширина средней зоны около 30, ширина внешней зоны 28. Максимальная ширина колец 6, наименьшая 3.

**Распространение.** Усть-пинежская свита валдайской серии венда, Зимний берег Белого моря.

**Материал.** Голотип, сохранившийся в виде плоского слепка на подошве алеврولита из слоя 1 разреза усть-пинежской свиты, между ручьями Медвежий и Еловый в 5 км к северу, Зимний берег Белого моря. Там же обнаружено несколько фрагментов.

## К Л А С С INORDOZOA

### Р о д Irridinitus Fedonkin, 1983

**Типовой вид.** *I. multiradiatus* Fedonkin, 1983.

**Диагноз.** Мелкие округлые слепки базальной части полипа, сохраняющиеся в позитивном гипорельефе. Рельеф невысокий. Центральная часть обычно прогнута. От центра отходят многочисленные тонкие радиальные валики или морщинки.

**Видовой состав.** Род монотипический.

**Сравнение.** Форма базальной части описанного полипа напоминает *Nemiana* (Палий, 1976), однако существенным отличием являются многочисленные радиальные структуры, отходящие от центра к периферии у представителей нового рода.

### *Irridinitus multiradiatus* Fedonkin, 1983

Табл. VIII, фиг. 5, 6

**Голотип** — ПИН № 3994/524; валдайская серия венда, могилевская свита, ломо-зовские слои, правый берег Днестра, Новоднестровская ГЭС.

**Описание.** Радиальные элементы на слепках *I. multiradiatus* выглядят по-разному в зависимости от характера сохранности. Чаще это просто тонкие морщинки, нерегулярно отходящие от центра к периферии. Среди них могут быть более глубокие, рассекающие край тела, и очень тонкие морщинки. Экземпляры с радиальными



морщинками, подобные изображенному на табл. VIII, фиг. 5, вероятно, являются слепками, на которых запечатлелись особенности поверхности подошвы полипа. Поэтому трудно сказать в какой степени указанные морщинки отражают количество и порядок расположения внутренних радиальных структур. Иной характер имеют слепки, на которых запечатлелось строение внутренней части этих полипов (табл. VIII, фиг. 6). Эти слепки обычно имеют сравнительно невысокий рельеф и сохраняются на кровле слоя. От небольшого центрального углубления, которое отвечает ротовому отверстию, к периферии отходят многочисленные неветвящиеся радиальные валики (каналы гастро-васкулярной системы?), которые достигают узкого краевого валика. Вполне вероятно, что краевой валик отвечает кольцевому каналу гастроваскулярной системы. Число радиальных каналов может достигать 40 и более.

**Размеры** (в мм). Диаметр полипа до 20, диаметр ротового отверстия 2–3, толщина радиальных каналов 0,5, ширина кольцевого канала до 1,5.

**Распространение.** Венд, валдайская серия, могилевская свита Подольского Приднестровья, усть-пинежская свита юго-восточного Беломорья.

**Материал.** Более десятка слепков и отпечатков различной сохранности из ломозовских слоев могилевской свиты, вскрытых близ Новоднестровской ГЭС. Несколько экземпляров из кернов скважин и из естественных обнажений усть-пинежской свиты валдайской серии в юго-восточном Беломорье.

### Р о д *Veprina Fedonkin*, 1980

Типовой вид. *V. undosa* Fedonkin, 1980.

**Диагноз.** Крупный зонтик отчетливо делится на две широкие зоны, которые разделяются пологой гладкой кольцевой депрессией. Внешняя зона характеризуется более резким рельефом и регулярными радиально идущими ребрами, разделенными относительно узкими ложбинками. Внутренняя зона близкой ширины имеет подобную, но менее правильную ребристость и огибает продолговатую депрессию в центре.

**Видовой состав.** Род монотипический.

**Сравнение.** По характеру ребристости зонтика *Veprina* напоминает *Peutoia Walcott* из среднего кембрия Канады или *Actinophyllum Phillips* из девона Англии (Trealise..., 1956), отличаясь наличием двух концентрических зон, большим количеством ребер и, по-видимому, более эластичным телом.

### *Veprina undosa* Fedonkin, 1980

Табл. IV, фиг. 6

*Veprina undosa*; Федонкин, 1980б, с. 9–10, табл. I, фиг. 6; 1981, с. 61–62, табл. XXXI, фиг. 1.

**Описание.** Внутренняя ребристая зона шавно огибает узкую продолговатую депрессию лишь с одного конца, тогда как с противоположного конца депрессии внутренняя зона делается уже и упирается (или переходит) во внешнюю зону, пересекая разделяющую эти зоны кольцевую ложбинку. На слепке в позитивном гипорельефе помимо широких ребер отчетливо видны узкие и длинные валики, особенно многочисленные во внутренней зоне. Они располагаются параллельно радиально идущим ребрам или косо секут последние, нередко соединяясь или пересекая друг друга. Эти узкие валики либо могут быть слепками морщин, либо слепками щупалец, более коротких и многочисленных в центре и более длинных, но редких во внешней зоне. Центральная продолговатая депрессия, придающая телу билатеральность, возможно, отвечает ротовой щели.

**Размеры** (в мм). Диаметр тела до 60; ширина внешней ребристой зоны 10–15; ширина внутренней ребристой зоны 6–11; ширина центральной депрессии 2–4; ширина ребер внешней зоны 1,5–3; ширина тонких валиков 0,3–0,5; их длина до 15.

**Распространение.** Венд, валдайская серия; Зимний берег Белого моря.



**Материал.** Один экземпляр (слепок и неполный отпечаток) хорошей сохранности и несколько фрагментов, возможно, относящихся к этому виду из слоя 1 разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря.

### Род *Armillifera* Fedonkin, 1980

**Типовой вид.** *Armillifera parva* Fedonkin, 1980.

**Диагноз.** Мелкое овальное тело отчетливо разделено на две зоны. Внешняя, относительно узкая, "бахромчатая" зона несет многочисленные короткие и тонкие щупальца одинаковой длины. Внутренняя зона, гладкая и прогнутая в центре (негативный гипорельеф), несет по периферии рельефные выступы, имеющие в плане форму запятой, головка которой обращена к центру, а "хвостик" идет вдоль границы между внутренней и внешней зонами.

**Видовой состав.** Род монотипический.

### *Armillifera parva* Fedonkin, 1980

Табл. VII, фиг. 3

*Armillifera parva*: Федонкин, 1980б, с. 14–15, табл. II, фиг. 7; 1981, с. 65–66, табл. XXXII, фиг. 4.

**Описание.** Овальная форма отпечатка, имеющегося в распоряжении автора, возможно, объясняется боковым сжатием первично круглого тела, о чем свидетельствуют и разные размеры, и форма выступов внутренней зоны. Эти дуговидные выступы напоминают форму вложенных друг в друга и сильно смещенных по латерали плоских овальных чаш, так что каждая нижняя чаша перекрыта верхней лишь частично. Щупальца сохранились не по всей внешней зоне, хотя сама она отчетливо видна по всей периферии тела. Внутренняя зона отделена от внешней узкой кольцевой бороздкой. Внешнее ограничение отпечатка четкое и сохраняется в виде уступа или тонкого желобка.

**Размеры (в мм).** Диаметр тела минимальный 8, максимальный 11, ширина внешней зоны (длина щупалец) 1,5, толщина щупалец 0,25, ширина выступов внутренней зоны максимальная 1,0.

**Распространение.** Венд, валдайская серия, Архангельская область, Зимний берег Белого моря.

**Материал.** Голотип, слой 11 разреза валдайской серии по руч. Медвежий в 5 км к северу от Зимнегорского маяка (Зимний берег Белого моря).

### Род *Elasenia* Fedonkin, 1983

**Типовой вид.** *E. aseevae* Fedonkin, 1983.

**Диагноз.** Мелкий дисковидный организм, сохраняющийся в позитивном гипорельефе в виде полусферического слепка, внутренняя зона которого занята относительно крупным центральным диском, а во внешней кольцевой зоне расположен ряд мелких круглых бугорков, прилегающих к центральному диску.

**Видовой состав.** Род монотипический.

**Сравнение.** Новый род несколько напоминает *Medusinites Glaessner et Wade*, 1966 однако внешняя кольцевая зона последнего не несет каких-либо бугорков, а лишь редкие радиальные бороздки.

### *Elasenia aseevae* Fedonkin, 1983

Табл. VIII, фиг. 7, 8

**Голотип** — ПИН, № 3994/338; валдайская серия венда, могилевская свита, ломозовские слои, правый берег Днестра, Новоднестровская ГЭС.

**Описание.** Центральный диск, отвечающий, вероятно гастральной полости, относительно плоский, его диаметр составляет около одной трети диаметра тела голо-



типа. Семь округлых бугорков внешней кольцевой зоны, прилегающих к центральному диску, возможно, отвечают гонадам, однако их распределение по окружности не вполне равномерно: некоторые из них прижаты друг к другу, между иными наблюдаются небольшие промежутки. На некоторых бугорках видна апикальная вмятина. Края тела, судя по их деформации, были тонкими и нежными. Оральная часть неизвестна.

**Размеры голотипа (в мм).** Диаметр тела 11; диаметр центрального диска 4; диаметр бугорков внешней зоны 2.

**Распространение.** Венд, валдайская серия, могилевская свита, ломозовские слои; Подольское Приднестровье.

**Материал.** Голотип и один более крупный экземпляр, возможно, относящийся к этому виду, из ломозовских слоев могилевской свиты, вскрытых близ Новоднестровской ГЭС.

#### СЕМЕЙСТВО BONATIIDAE FEDONKIN, FAM. NOV.

Плоские дисковидные организмы. Широкая периферическая зона гладкая или покрытая нерегулярными концентрическими морщинками, каких-либо радиальных элементов в этой зоне не наблюдается. В относительно более рельефной внутренней зоне расположены клиновидные или овальные элементы, радиально ориентированные вокруг небольшой центральной депрессии. Симметрия неопределенно большого порядка.

#### Род *Bonata* Fedonkin, 1980

Типовой вид *B. septata* Fedonkin, 1980.

**Диагноз.** Слепки круглые или овальные, состоящие из двух концентрических зон. Внешняя кольцевая зона относительно широкая и плоская с редкими концентрическими морщинами. Внутренняя зона, более рельефная и относительно приподнятая (позитивный гипорельеф), состоит из многочисленных радиальных клиновидных лопастей или лепестков, имеющих округлые дистальные и острые проксимальные окончания, не доходящие до центра.

**Состав.** Род монотипический.

**Сравнение.** Своей центральной частью *Bonata* несколько напоминает *Peutoia pathorsti* Walcott из среднего кембрия Британской Колумбии (Treatise..., 1956), отличаясь от последней отсутствием четырехлучевой симметрии и наличием широкой внешней зоны.

#### *Bonata septata* Fedonkin, 1980

Табл. VIII, фиг. 4

*Bonata septata*: Федонкин, 1980б, с. 12–13, табл. I, фиг. 8, 9; 1981а, с. 63–64, табл. XXX, фиг. 5–7.

**Описание.** Клиновидные лопасти центральной зоны обычно плотно прилегают друг к другу. Иногда в случае деформации тела могут наблюдаться случаи скупивания и смятия лопастей, в одной из частей центральной зоны, а в другой части между лопастями можно видеть промежутки в виде неглубоких радиальных желобков, более широких у центра и сужающихся дистально. По дну этих желобков иногда идут небольшие валики, не доходящие до периферии центральной зоны. Несмотря на то, что клиновидные лопасти имеют четкие ограничения, вся центральная зона, по-видимому, представляла собой единый нерасчлененный как бы гофрированный диск, в центре которого располагалось небольшое ротовое отверстие. Складки смятия и заворачивание краев тела говорит о том, что внешняя кольцевая зона была достаточно эластичной и нежной, особенно по краям. В некоторых случаях внешняя зона не сохраняется. У юных особей число клиновидных лопастей обычно значительно меньше, чем у взрослых, а внешняя зона относительно узка.



Размеры (в мм). Диаметр тела до 40; диаметр центральной зоны 8–20; длина клиновидных лопастей до 5 и более; минимальное количество лопастей 11, максимальное 19.

Распространение. Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря.

Материал. 4 слепка различной сохранности, из слоя 1 разреза валдайской серии венда на Зимнем берегу Белого моря.

#### СЕМЕЙСТВО NIEMALORIIDAE FEDONKIN, FAM. NOV.

Медузовидные или чашевидные организмы, аборальная сторона которых выпуклая, периферическая, оральная сторона слабо вогнутая с небольшим округлым ротовым отверстием посредине. Частые краевые щупальца указывают на радиальную симметрию неопределенно большого порядка. Иные радиальные элементы (оральная апертура, каналы гастроваскулярной системы и т. д.) не наблюдаются.

#### Род *Niemalora* Fedonkin, 1982

*Pinegia* Fedonkin: Федонкин, 1980б, с. 9; 1981а, с. 61

Типовой вид. *N. stellaris* Fedonkin (= *Pinegia stellaris* Fedonkin, 1980б).

Диагноз. Чашевидное тело с гладкой или концентрически морщинистой аборальной частью и многочисленными щупальцами, радиально отходящими от внешнего края тела. Сохраняется в негативном эфирельефе, реже — в позитивном гипорельефе. Ротовое отверстие круглое. Манубриум отсутствует.

Состав. Род монотипический.

Сравнение. План строения *Niemalora* отвечает морфологии одиночных полипов низших Hydrozoa, но более детальное сравнение затруднительно из-за отсутствия тонких черт строения. Морфологически близкая форма была описана Р. Сприггом как медуза под названием *Medusina filamentis* из докембрийских кварцитов Паунд Южной Австралии (Sprigg, 1949). Позже это название было сведено в синонимичку *Pseudohizostomites howchini* Sprigg (Glaessner, Wade, 1966).

#### *Niemalora stellaris* Fedonkin, 1982

Табл. VIII, фиг. 1, 4, 6

*Pinegia stellaris* Fedonkin: Федонкин, 1980б, с. 9, табл. I, фиг. 3–5; 1981а, с. 61, табл. XXX, фиг. 1–3.

Описание. Слепки, как правило, резко рельефные, так как центральная часть заметно опущена относительно периферической части тела, несущей щупальца. Реже встречаются совершенно плоские отпечатки. Аборальная сторона гладкая, плоская или выпуклая, изредка наблюдаются концентрические морщинки. Различия в строении базальной части у разных экземпляров определяется, вероятно, разной степенью сохранности и деформациями тела после захоронения. Щупальца короткие и тонкие, иногда головчатые, их количество колеблется у разных экземпляров от 15–20 до 40 и более.

Размеры (в мм). Диаметр (без щупалец) 3–40; толщина щупалец 0,3–2; их длина 3–15; высота слепка до 4.

Распространение. Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря; могилевская свита валдайской серии Подольского Приднестровья; хатыспытская свита Оленекского поднятия.

Материал. Более 20 отпечатков и слепков из слоя 1 разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря; более десятка экземпляров из ломозовских и ямпольских слоев могилевской свиты Подольского Приднестровья; 12 экз. из средней и верхней частей хатыспытской свиты Оленекского поднятия (р. Хорбусуонка).



## Род *Evmiaksia Fedonkin*, 1984

Типовой вид *Evmiaksia aksionovi Fedonkin*, 1984.

Диагноз. Медузы, сохраняющиеся в виде плоских отпечатков дисковидной формы, в пределах которых различимы две широкие концентрические зоны. Во внутренней зоне вокруг относительно приподнятого центрального бугорка располагаются многочисленные овалы, ориентированные радиально своими длинными осями. Внешняя зона относительно гладкая отделена от внутренней зоны узким валиком.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Новый род несколько напоминает *Elasenia*, отличаясь формой овальных структур и их расположением во внутренней зоне, широкой внешней зоной и наличием центрального бугорка.

### *Evmiaksia aksionovi Fedonkin*, 1984

Табл. XX, фиг. 2

Голотип — ПИН, № 3993/657; венд, валдайская серия, усть-пинезская свита, Зимний берег Белого моря.

Описание. Центральный бугорок широкий уплощенный, ограниченный узким валиком. Расположенные во внутренней зоне овальные структуры, вероятно, отвечающие гонадам, имеют удлиненную форму и располагаются на некотором расстоянии от центрального бугорка своими проксимальными концами, в то время как их дистальные концы прилегают к узкому валику, разграничивающему внутреннюю и внешнюю зоны. Внешняя зона относительно широкая и плоская, без следов радиальных структур, но с многочисленными нерегулярными концентрическими морщинками. Краевое ограничение ровное. Щупалец не наблюдается.

Размеры голотипа (в мм). Диаметр зонтика 56, внутренней зоны 24, центрального бугорка 10, длина овальных структур около 5, их ширина до 2, ширина валика, разграничивающего внутреннюю и внешнюю зоны 1.

Распространение. Венд, валдайская серия, усть-пинезская свита, Зимний берег Белого моря.

Материал. Голотип, сохранившийся в виде слепка и отпечатка хорошей сохранности в слое I разреза усть-пинезской свиты между ручьями Медвежий и Еловый на Зимнем берегу Белого моря.

## К Л А С С TRILOBOZOA

### С Е М Е Й С Т В О ALBUMARESIDAE FEDONKIN FAM. NOV.

Небольшие медузовидные организмы, форма зонтика дисковидная или лопастная с маргинальными щупальцами или без таковых. Гастроваскулярная система в виде ветвящихся каналов. Характерной особенностью данного семейства является трехлучевая радиальная симметрия.

В состав семейства входят три рода докембрийских сцифоидных медуз: *Skinnera Wade*, 1969; *Albumares Fedonkin*, 1976; *Anfesta Fedonkin*, 1984.

### Род *Albumares Fedonkin in Keller et Fedonkin*, 1976

Типовой вид *A. brunsaе Fedonkin*.

Диагноз. Мелкие медузы с уплощенным зонтиком, который имеет трехлопастное строение. От центра зонтика отходят три валика, сужающихся радиально, которые разделяют лопасти зонтика. В каждой из трех лопастей из центральной части идут по три канала гастроваскулярной системы, которые четырежды дихотомируют в направлении к краю зонтика. Следов кольцевого канала не наблюдается. По краю зонтика располагаются многочисленные, тонкие и короткие щупальца.

Видовой состав. Род монотипический.



## Albumares brunsaе Fedonkin, 1976

Табл. IX, фиг. 1, 4

*Albumares brunsaе Fedonkin*: Келлер, Федонкин, 1976, с. 38, табл. I, фиг. 1, 2; Федонкин, 1981а, с. 60, табл. IV, фиг. 1, 6.

**Описание.** Небольшие медузы с полусферическим уплощенным зонтиком, характеризующиеся трехлучевой радиальной симметрией. От центра зонтика отходят три ротовые лопасти, сохранившиеся в виде валиков. Они начинаются небольшими утолщениями (гонады), делаются тоньше к периферической части зонтика и заканчиваются у его края небольшими бугорками, возможно, отвечающими ропалиям. В каждом из трех секторов медузы, разделенных ротовыми лопастями, от центральной части идут по три канала гастро-васкулярной системы, которые четырежды дихотомируют по направлению к краю зонтика. Следов кольцевого канала не наблюдается. По краю зонтичный диск несет большое количество тончайших коротких щупалец, число которых превышает 100.

**Размеры** (в мм). Диаметр зонтика — 13, длина ротовых лопастей — 5, толщина щупалец по краю зонтика — 0,15.

**Распространение.** Венд, валдайская серия Онежский полуостров.

**Материал.** 3 экз. хорошей сохранности найдены в песчанистой толще разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5 км выше устья (Онежский п-ов).

## Род *Anfesta Fedonkin, 1984*

Типовой вид. *Anfesta stankovskii Fedonkin, 1984*.

**Диагноз.** От центра радиально под углом  $120^\circ$  отходят три удлинённых валика с округлыми дистальными и проксимальными окончаниями, которые, вероятно, соответствуют гонадам. Зонтик рассечен на узкие радиальные направленные лопасти, число которых кратно трем. Дистальные окончания лопастей раздваиваются.

**Сравнение.** План строения нового рода очень близок двум другим родам вендских медуз: *Skinnera Wade, 1969* и *Albumares Fedonkin, 1976*. Общим для этих медуз является и порядок радиальной симметрии, который вообще не характерен для кишечнополостных. Новый род отличается от *Skinnera* главным образом формой и расположением гонад, характером маргинальной зоны зонтика и наличием лопастей. От *Albumares* новый род отличается дисковидной, а не трехлопастной формой зонтика и наличием радиальных лопастей.

## *Anfesta stankovskii Fedonkin, 1984*

Табл. IX, фиг. 2

**Голотип** — ПИН, № 3993/260, нижняя пачка разреза усть-пинежской свиты валдайской серии венда на Зимнем берегу Белого моря, между руч. Медвежий и Еловый.

**Описание.** Длина сосисковидных валиков, вероятно, отвечающих гонадам, составляет приблизительно две трети радиуса зонтика, поэтому дистальные концы гонад не достигают края зонтика. В интеррадиусах, ограниченных гонадами, располагаются узкие длинные лопасти, слегка расширяющиеся дистально. Только те лопасти, которые расположены одинаково удаленно от гонад, ограничивающих этот интеррадиус, ориентированы строго радиально. Другие лопасти ориентированы проксимальными концами в направлении к гонадам и берут начало над последними. Таким образом гонады занимают относительно более низкое положение на субумбрелле, чем лопасти, которые располагаются выше. Дистальные концы лопастей дважды раздваиваются: сначала на двое одной относительно длинной бороздой, затем каждая из долей рассекается на двое относительно более узкой и короткой бороздой. Число борозд, по-видимому, равно 18, поскольку над каждой из гонад располагается по одной лопасти, остальные лопасти располагаются в интеррадиусах. Иногда сохраняются тончайшие щупальца, количество которых трудно определить.



Размеры (в мм). Диаметр зонтика до 18, длина гонад до 5, их ширина до 1,3.  
Распространение. Усть-пинежская свита валдайской серии венда, Зимний берег Белого моря.

Материал. 2 экз. хорошей сохранности из слоя 1 разреза усть-пинежской свиты валдайской серии венда между руч. Медвежий и Еловый в 5 км к северу от Зимнегорского маяка.

#### FAM. INCERTAE

#### Род *Tribrachidium* Glaessner, 1959

Типовой вид. *Tribrachidium heraldicum* Glaessner, 1959.

Диагноз. Дискovidный организм, слегка выпуклый с относительно, круто наклоненной периферической границей. Одна сторона (оральная?) имеет три приподнятые руки, которые радиально расходятся под равными углами, искривляются по часовой стрелке и соединяются с периферией диска, где они утоняются. Изредка видна небольшая Y-образная бороздка в центре между руками. От каждой руки ее выгнутой стороны отходит небольшой приподнятый участок ("булла"). Дистальные части рук приблизительно на 0,7 их длины несут короткие шпательные щупальца по внешней стороне и на заостряющейся части каждой руки. Тонкие, длинные, прямые или слегка искривленные щетинковидные структуры могут располагаться в промежутках между руками, простираясь от выгнутой части каждой руки вкrest заостряющейся части соседней руки. Противоположная сторона (аборальная?) диска демонстрирует лишь несколько концентрических бороздок.

Состав. Род монотипический.

#### *Tribrachidium heraldicum* Glaessner, 1959

Табл. IX, фиг. 3, 5, 6

Синониму см.: Федонкин, 1981а, с. 72.

Описание. Мелкие дискovidные окаменелости. В негативном эфирельфе от центральной части отходят три "руки". Эти руки плавно искривляются в направлении против часовой стрелки, становятся параллельными периферическому ограничению и заостряются к окончаниям. Дистальные части рук на протяжении приблизительно двух третей их длины несут многочисленные короткие щупальца (около 20 на каждой руке), образующие по внешнему краю тела подобие бахромы. В каждом из трех участков между руками находится ответвление, отходящее от выгнутой части руки вблизи от центра и почти касающееся своим концом вогнутой части соседней руки в точке, расположенной на расстоянии около 1/4 ее длины от дистального конца.

Слепок с верхней, оральной поверхности (позитивный эфирельф), который встречается в ископаемом состоянии значительно реже, демонстрирует следующие особенности строения. Верхняя сторона имеет щитовидную слегка выпуклую форму. В средней части наблюдаются три дуговидных углубления, ориентированных своими узкими окончаниями в сторону центра диска. Внешние концы дуговидных углублений относительно более широкие и глубокие за счет небольших округлых терминальных расширений. Поверхность диска испещрена тончайшими радиальными бороздками и валиками, которые впадают в дуговидные углубления. Такое строение оральной стороны позволяет интерпретировать трибрахидиум как более примитивное животное, нежели это предполагалось ранее (Glaessner, Wade, 1966, Федонкин, 1981а). Возможно, дуговидные углубления с терминальным расширением могут отвечать ротовым щелям, хотя не исключено, что лишь терминальные расширения служили для ввода пищи. Тончайшие радиальные бороздки, впадающие в дуговидные углубления, можно интерпретировать как микрорельеф, способствующий транспортировке питательных частиц со всей площади зонтика к ротовым отверстиям, что могло осуществляться с помощью мерцательного эпителия. Если продолжить анализ морфологии трибрахидиума в этом



же ключе, то "руки", несущие в их дистальных частях короткие "щупальца" можно и даже следует рассматривать как распределительную систему, близкую по организации каналам гастроваскулярной системы. Если такая интерпретация окажется справедливой, то следует помещать трибрахидиум скорее в тип кишечнополостных, чем какую-либо иную группу метазоа. Косвенным доводом в пользу именно этого можно рассматривать и поворотную симметричную третьего порядка этого организма, которая достаточно широко встречается у вендских медуз (*Albumares Fedonkin*, *Anfesta Fedonkin*, *Skinpera Wade*), но не характерна для других групп вендских и ныне живущих метазоа. Изложенное выше дает нам некоторые основания относить *Tribrachidium* к кишечнополостным класса *Trilobozoa*.

**Размеры** (в мм). Диаметр наименьшего экземпляра 7, наибольшего — 15.

**Распространение.** Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря; могилевская свита Подольского Приднестровья; кварциты Паунд Южной Австралии.

**Материал.** 5 отпечатков из слоя I и два отпечатка из слоя II разреза усть-пинежской свиты валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря между Вепревским и Зимнегорским маяками. 4 отпечатка из ломозовских слоев могилевской свиты валдайской серии, вскрытых у Новоднестровской ГЭС, Подольское Приднестровье. Два отпечатка из глинистой толщи усть-пинежской свиты в низовьях р. Сюэмы (правый берег 5,5 км, выше устья, Летний берег Белого моря).

## К Л А С С CONULATA MOORE ET HARRINGTON, 1956

### О Т Р Я Д CONULARIIDA MILLER ET GURLEY, 1896

#### ПОДОТРЯД CONCHOPELTINA MOORE ET HARRINGTON, 1956

#### С Е М Е Й С Т В О CONCHOPELTIDAE MOORE ET HARRINGTON, 1956

#### Р о д *Conomedusites* Glaessner et Wade, 1966

**Типовой вид.** *Conomedusites lobatus* Glaessner et Wade, 1966.

**Диагноз.** Тека, образующая низкий конус с концентрической морщинистостью, разделена четырьмя глубокими радиальными бороздками. Соответственно периферическая граница четырехлопастная. Каждая лопасть может быть дальше разделена мелкими выемками. По периферической границе может сохраняться венчик довольно толстых щупалец.

**Видовой состав.** Род монотипический.

#### *Conomedusites* cf. *lobatus* Glaessner et Wade, 1966

#### Табл. VIII, фиг. 1

**Описание.** Крупный экземпляр, сохранившийся в позитивном гипорельефе, характеризуется относительно гладкой центральной конической частью, которая имеет округло-квадратное очертание. По краю теки виден отчетливый валик. Радиус теки в плане составляет приблизительно половину радиуса тела. Четыре борозды, пересекающие широкое внешнее кольцо, не проходят на площадь теки. Края тела указывают на его четырехлопастное строение, однако видны и более мелкие ундуляции края. Щупальца не сохранились. Отсутствие концентрической морщинистости и глубоких радиальных борозд в области теки может свидетельствовать о том, что в центральной части окаменелости запечатлелась не внешняя (нижняя) поверхность теки, а скорее ее внутренняя поверхность или поверхность самого тела организма.

**Размеры** (в мм). Диаметр тела до 50, диаметр теки до 22, ширина валика, окаймляющего теку до 2.

**Распространение.** Представители рода *Conomedusites* известны в докембрийских кварцитах Паунд Южной Австралии (Glaessner, Wade, 1966). Описанный здесь экземпляр найден в ломозовских слоях могилевской свиты близ Новоднестровской ГЭС (Подольское Приднестровье).



Материал. Один экземпляр хорошей сохранности из лозовских слоев могилевской свиты венда на правом берегу р. Днестр близ Новоднестровской ГЭС. Несколько мелких экземпляров из слоя I Зимнегорского разреза усть-пинежской свиты.

## К Л А С С SCYPHOZOA (?)

### FAM. INCERTAE

#### Р о д *Staurinidia* Fedonkin, gen. nov.

Типовой вид. *Staurinidia crucicula* Fedonkin sp. nov.

Диагноз. Мелкие медузы, характеризующиеся просто устроенной гастроваскулярной системой в виде четырех радиальных каналов, берущих начало от маленькой, гастральной полости в центре зонтика. Сердцевидные раздувы дистальных частей радиальных каналов, вероятно, отвечает гонадам. Краевые щупальца, тонкие и редкие, сохраняются не всегда.

Сравнение. Среди докембрийских медуз подобные организмы пока не известны. План строения *Staurinidia* очень напоминает таковой нынеживущей гидроидной медузы *Obelia* (*Leptomedusa*). Это сходство выражается в расположении и количестве радиальных каналов и гонад, а также в отсутствии велума, который у *Obelia* рудиментарен (Иванов и др., 1981). Различия заключаются в том, что у *Obelia* при значительно меньших размерах имеется кольцевой канал, который, впрочем, мог и не сохраниться у *Staurinidia*, далее — ротовой стебелек и многочисленные маргинальные щупальца.

Состав. Род монотипический.

#### *Staurinidia crucicula* Fedonkin, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1, 5

Голотип — ПИН, № 3993/392А, усть-пинежская свита валдайской серии венда, Зимний берег Белого моря.

Описание. Медузы сохраняются в виде довольно глубоких отпечатков на подошве прослоев (негативный гипорельеф), что может свидетельствовать о высоте зонтика и значительной толщине мезоглеи. На площади отпечатка зонтика рельефно выступают радиально расходящиеся узкие валики, отвечающие четырем радиальным каналам гастроваскулярной системы. Дистальные окончания валиков переходят в широкие, сердцевидные и еще более рельефные раздувы, которые могут соответствовать гонадам. Край зонтика очень тонкий неровный и вероятно, лишенный кольцевого канала. Тонкие и короткие маргинальные щупальца сохраняются редко.

Размеры (в мм). Диаметр зонтика 6–10, минимальная ширина радиальных каналов до 1, ширина гонад максимальная до 3, длина маргинальных щупалец 4–5.

Распространение. Усть-пинежская свита валдайской серии венда, Зимний берег Белого моря.

Материал. Пять экземпляров различной сохранности из слоя 5 разреза усть-пинежской свиты валдайской серии венда близ руч. Медвежий в 5 км к северу от Зимнегорского маяка (Зимний берег Белого моря).

#### СЕМЕЙСТВО POMORIIDAE FEDONKIN FAM. NOV.

Мелкие медузы, для которых характерно наличие двух венчиков щупалец: один из них идет по краю зонтика, другой окружает манубриум. Форма последнего свидетельствует о наличии оси радиальной симметрии шестого порядка, однако кратность количества щупалец установить не удалось. Тончайшие щупальца приротового венчика отходят пучками.



## Род *Pomoria* Fedonkin, 1980

Типовой вид. *P. corolliformis* Fedonkin, 1980.

Диагноз. Мелкие медузы, имеющие два венчика тесно расположенных щупалец: приротовой и краевой. Приротовой венчик окружает заметно выступающий манубриум с небольшим круглым ротовым отверстием. Аборальная сторона не известна.

Состав. Род монотипический.

Сравнение. Близких по морфологии формы среди ископаемых и современных медуз автору не известны. План строения субумбреллы *Pomoria* несколько напоминает оральный конец актиний и анемон, хотя двойной венчик щупалец встречается не только у Actiniaria (Anthozoa), но и у Hydrozoa, в частности у одиночных полипов Branchiostegianthus, Syncoryne и Corymorpha (Руководство . . . , 1937;)

### *Pomoria corolliformis* Fedonkin, 1980

Табл. VII, фиг. 2

*Pomoria corolliformis*; Федонкин, 1980 б, с. 11, табл. I, фиг. 7; 1981а, с. 63, табл. XXX, фиг. 4.

Описание. Щупальца приротового венчика располагаются небольшими пучками по 2–4 щупальца в пучке и не выходят за край зонтика. Манубриум, по-видимому, достаточно длинный. В его поперечном сечении видны боковые полукруглые выступы, количество которых, вероятно равно 6. На голотипе от манубриума отходят два (а возможно, и более) длинных загнутых отростка, толщина которых в 2–3 раза превышает толщину щупалец. Не исключено, что эти отростки являются репродуктивными органами.

Размеры (в мм). Диаметр зонтика (без краевых щупалец) 16–20, длина приротовых щупалец 4–6, длина краевых щупалец до 10, толщина щупалец приротовых 0,3–0,4, краевых до 0,7–0,8, толщина отростков до 1,5, их длина до 10–12, длина манубриума не менее 5–6, диаметр ротового отверстия 2.

Распространение. Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря.

Материал. 2 экз. хорошей сохранности, из слоя 11 разреза валдайской серии венда на Зимнем берегу Белого моря.

## ТИП PLATHELMINTHES (?)

### Род *Platypholinia* Fedonkin gen. nov.

Типовой вид. *Platypholinia pholiata* Fedonkin, sp. nov.

Диагноз. Плоские листовидные организмы, передний конец которых сужен и плавно заострен, а задний конец тела плавно закруглен. От переднего конца отходит медиальный валик, теряющийся в средней части тела. По обе стороны от валика и субпараллельно ему идут более тонкие валики и бороздки. Признаков ануса и репродуктивных органов не наблюдается.

Сравнение. Передне-задняя ориентировка, листовидная форма плоского тела и простота строения сближает новый род с некоторыми турбелляриями, в частности в прямокишечными планариями, среди которых иногда встречаются довольно крупные формы. Однако отсутствие данных о строении репродуктивных органов у *Platypholinia* делает невозможным более детальное сравнение. Важно отметить, что для турбеллярий вообще не характерен терминально расположенный рот: большинство представителей этого класса обладает брюшным ртом. Тем не менее, у нас нет оснований приписывать новому роду более высокую организацию, чем у планарий, поэтому с определенной степенью условности мы относим *Platypholinia* к типу Plathelminthes.

Видовой состав. Род монотипический.



*Platypholinia pholiata* Fedonkin sp. nov.

Табл. XIX, фиг. 5, 6

Голотип — ПИН, № 3993/195; валдайская серия венда, редкинский горизонт, слой 10 разреза усть-пинежской свиты на Зимнем берегу Белого моря.

Описание. Поверхность листовидного тела совершенно плоская и гладкая, за исключением осевой срединной зоны, где располагаются линейные структуры. Эти структуры простираются от плавно заостренного переднего конца и постепенно теряются в средней части тела или задней его трети. Небольшая депрессия на крайней точке переднего конца тела предполагает наличие терминального рта. Именно у этой точки берет начало узкий и длинный медиальный валик, который, по-видимому, соответствует простой глотке или прямой неветвящейся кишке. Узкие длинные морщинки по обе стороны от медиального валика могут отвечать нервным стволам или, что более вероятно, продольным мышцам, которые осуществляли втягивание переднего конца тела при захвате пищевых частиц.

Размеры (в мм). Длина наиболее крупного экземпляра около 60, ширина до 28, ширина медиального валика 1,5–2.

Распространение. Венд, валдайская серия (редкинский горизонт), усть-пинежская свита, Зимний берег Белого моря.

Материал. Два полных отпечатка и один фрагмент хорошей сохранности из слоя 10 разреза усть-пинежской свиты валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря в 5 км к северу от Зимнегорского маяка.

Род *Vladimissa* Fedonkin, gen. nov.

Типовой вид. *V. missarzhevskii* Fedonkin, sp. nov.

Диагноз. Плоское листовидное тело, широкое в средней части и заостренное с переднего и заднего концов. Край мелкобугорчатый. В средней части тела наблюдаются два ряда небольших бугорков, расположенные продольно.

Сравнение. План строения представителей нового рода близок таковому ныне живущих прямокишечных турбеллярий *Mesostoma* (Иванов 1981, с. 305, рис. 268). У этих крупных рабдоцелид по обе стороны от кишки располагаются два ряда больших покоящихся яиц. К сожалению, строение пищеварительной системы и других физиологических систем у *Vladimissa* пока неизвестно. Однако те данные, которыми мы располагаем, позволяют нам с большой степенью вероятности относить *Vladimissa* к турбелляриям.

Видовой состав. Род монотипический.

*Vladimissa missarzhevskii* Fedonkin, sp. nov.

Табл. XIX, фиг. 7

Голотип — ПИН, № 3993/204. Валдайская серия венда, редкинский горизонт, слой 11 разреза усть-пинежской свиты на Зимнем берегу Белого моря.

Описание. Судя по слепку, листовидное тело имело значительную толщину (первые миллиметры). Поверхность тела гладкая. Передне-задняя ориентировка определяется по краевой насечке, косо направленной по отношению к плоскости билатеральной симметрии. В средней части тела близко друг к другу располагаются два ряда округлых бугорков одинакового размера. Каждый из рядов, ориентированных продольно, содержит по четыре (возможно, и более) бугорка, которые могут соответствовать репродуктивным органам, в частности, семенным пузырькам или яйцевым капсулам. Центральная часть заметно изогнута, что связано, вероятно, с постмортальными изменениями. Ротовое отверстие не наблюдается.

Размеры (в мм). Длина около 45, ширина 32, ширина бугорков около 1,5, расстояние между соседними насечками краевой части тела в его средней части (максимальное) до 2. К передней и задней части тела насечки уменьшаются.



Распространение. Валдайская серия венда, редкинский горизонт, усть-пинежская свита, Зимний берег Белого моря.

Материал. Один слепок с хорошо сохранившейся краевой частью и центральной зоной из слоя 11 разреза усть-пинежской свиты на Зимнем берегу Белого моря в 5 км к северу от Зимнегорского маяка.

## ТИП PROARTICULATA

### КЛАСС DIPLEUROZOA

#### СЕМЕЙСТВО DICKINSONIIDAE

#### Род *Palaeoplatoda* Fedonkin, 1979

Типовой вид. *Palaeoplatoda segmentata* Fedonkin.

Диагноз. Уплощенное листовидное тело, волнисто-деформированное по периферии и суженное с боков в средней части. Вентральная (?) сторона тела покрыта тонкими поперечными валиками, отходящими от медианной зоны и слегка загнутыми в одном направлении.

Состав. Род монотипический.

#### *Palaeoplatoda segmentata* Fedonkin, 1979

Табл. XVI, фиг. 1, 3, 6

Описание. Латеральные части вытянутого лишнего придатков тела обычно выпуклы. Сегментация в виде тонких поперечных валиков наблюдается отчетливо на одной (вентральной?) стороне тела, а на другой стороне (дорсальной?) сегментация очень слабо выражена или отсутствует. Неровные волнисто-деформированные края тела свидетельствуют об их эластичности при жизни организма.

Размеры (в мм). Длина тела — более 70; ширина тела — 30; ширина медианного валика — 2; длина сегментов — 0,6.

Распространение. Валдайская серия, Онежский полуостров.

Материал. 12 экз. различной сохранности найдено в нижней песчанистой толще разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5 км выше ее устья, Онежский п-ов.

#### Род *Dickinsonia* Sprigg 1947

#### *Dickinsonia costata* Sprigg, 1947

Табл. XVI, фиг. 2; табл. XVII, фиг. 1, 2, 5, 6, 7; табл. XVIII, фиг. 1, 2, 3

Синонимике см.: Федонкин, 1981, с. 69–70.

Описание. Плоское овоидальное билатерально-симметричное тело, отчетливо сегментированное, длина которого близка ширине. На некоторых отпечатках видна продольная медиальная бороздка. Тело подразделяется на узкие и длинные сегменты, слегка расширяющиеся к внешним их концам. Чем ближе к переднему или заднему концам тела располагаются сегменты, тем большую изогнутость они имеют в сторону соответствующего конца, уменьшается угол между ними и медианной линией. На одном из отпечатков видно, что вдоль медианной борозды по обе стороны идут два валика, от которых и берут начало сегменты. Наиболее мелкие экземпляры имеют округлую форму.

Размеры (в мм). Длина наименьшего полного отпечатка *D. costata* 10, ширина 9, количество сегментов 26. Наибольший отпечаток, к сожалению, неполный, имеет ширину 50, видимую длину 40, видимое количество сегментов — 30. Судя по фрагментам, существовали и более крупные экземпляры.

Распространение. Венд, валдайская серия: усть-пинежская свита Онежского



полуострова (Летний берег) и Зимнего берега Белого моря, могилевская свита Подлии; кварциты Паунд Южной Австралии.

Материал. 11 экз. хорошей сохранности найдено в разрезе валдайской серии по р. Сюзьме (Онежский п-ов) и на Зимнем берегу Белого моря между Вепревским и Зимнегорским маяками.

*Dickinsonia cf. tenuis* Glaessner et Wade

Табл. XVI, фиг. 4

**Описание.** Фрагмент относительно небольшого плоского тела, длина которого вдвое превышает ширину. Отчетливо выраженный медиальный валик несколько опущен относительно латеральных сегментированных частей тела и к заднему концу постепенно утончается. От глубоких борозд, идущих по обе стороны медиального валика, отходят тончайшие сегменты, количество которых достигает 25 на 1 см длины тела. Образец описан с отпечатка на нижней поверхности пласта песчаника.

**Размеры (в мм).** Видимая длина тела 42, ширина тела, судя по сохранившейся полностью правой стороне тела, не превышала 20, длина сегментов, измеряемая вдоль медианной линии, 0,3.

**Распространение.** Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря.

**Материал.** Один неполный отпечаток хорошей сохранности из слоя 11 разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря по руч. Медвежий.

*Dickinsonia lissa* Wade 1972

Табл. XVI, фиг. 5, 7; табл. XVII, фиг. 3

*Dickinsonia lissa* Wade: Wade, 1972b, tabl. 6, fig. 6; tabl. 7, fig. 1, 4

**Описание.** Удлиненно-листовидное тело деформировано в передней части. Очень тонкие сегменты составляют острый угол ( $50-60^\circ$ ) с медиальной линией и имеют наклон к задней части тела. Медианный валик высоко приподнят и не утончается к заднему концу.

**Размеры (в мм).** Длина тела 21, ширина в средней части тела 7, ширина медианного валика 0,4, количество сегментов на 1 см длины тела превышает 40.

**Распространение.** Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря, кварциты Паунд Южной Австралии.

**Материал.** 5 экз. хорошей сохранности из слоя 11 разреза валдайской серии по руч. Медвежий, Зимний берег Белого моря, между Вепревским и Зимнегорским маяками.

## К Л А С С VENDIAMORPHA

### С Е М Е Й С Т В О VENDOMIIDAE KELLER

#### Р о д *Onega Fedonkin*, 1976

*Onega stepanovi* Fedonkin, 1976

Табл. XIX, фиг. 1, 2, 4, 8, 9

*Onega stepanovi* Fedonkin: Келлер, Федонкин, 1976, с. 42, табл. I, фиг. 3, 6; Палий и др., 1979, с. 68, табл. LVIII, фиг. 2; Федонкин, 1980 в, табл. I, фиг. 6; 1981, с. 71, табл. XIII, фиг. 5, 6.

**Описание.** Мелкие животные, с овальным плоским телом, очерченным четким контуром, в центральной части которого располагается рельефно выступающая сегментированная зона, несколько смещенная к более узкому заднему концу тела. Эта зона имеет следующее строение: за несегментированным месяцевидным участком вдоль продольной оси тела следует 5 парных продольных лопастей, ориентированных перпендикулярно к оси тела и разделенных глубоким и широким осевым желобком; внешние концы лопастей слегка загнуты в сторону широкого конца тела. Длина лопастей постепенно уменьшается к узкому концу тела.

**Размеры (в мм).** Длина тела голотипа 6, ширина тела 3,8, ширина рельефной



сегментированной зоны 1,9, длина рельефной сегментированной зоны 2,8, ширина лопастей 0,3. Из восьми отпечатков, которые были найдены на нижней поверхности пласта глинистых песчаников, два (один из них голотип) имеют близкие размеры и одинаковое строение. Третий отпечаток, 4 в длину и около 2,5 в ширину, имеет всего три сегмента, плохо различимых из-за недостаточной сохранности. Максимальная длина тела 7,5.

**Распространение.** Валдайская серия, Онежский п-ов.

**Материал.** Найдено 8 отпечатков хорошей сохранности в нижней песчанистой толще разреза усть-пинезской валдайской серии по р. Скузьме в 5 км выше устья (Онежский полуостров).

#### Род *Vendomia* Keller, 1976

##### *Vendomia menneri* Keller, 1976

Табл. XXI, фиг. 7

*Vendomia menneri* Keller: Келлер, Федонкин, 1976, с. 43, табл. I, фиг. 4; Палий и др., 1979, с. 69, табл. LVII, фиг. 5; Федонкин, 1980 в, табл. II, фиг. 2; 1981 а, с. 72, табл. XIII, фиг. 2.

**Описание.** Овоидальное небольшое тело, более трети которого занимает широкая полукруглая голова с двумя симметрично расположенными вмятинками, которые, возможно, отвечают глазам. Медианный валик начинается в головной части; отходящие от медианного валика парные вытянутые сегменты заметно уменьшаются к задней части тела. В этом же направлении уменьшается угол между сегментами и медианным валиком от 85 до 45°.

**Размеры (в мм).** Длина тела 4, ширина тела 3, ширина медианного валика 0,2, количество сегментов 6.

**Распространение.** Валдайская серия. Онежский полуостров.

**Материал.** Один полный отпечаток хорошей сохранности и два мелких отпечатка, возможно относящихся к этому виду.

#### Род *Vendia* Keller, 1969

**Типовой вид.** *Vendia sokolovi* Keller, редкинский горизонт венда Русской платформы.

**Диагноз.** Отпечаток яйцевидной формы. В передней части располагается нерасчлененное поле, имеющее вид полумесяца и отдаленно напоминающее головной щит трилобита. Его серповидные края направлены косо назад, сливаясь с общим овальным контуром отпечатка. С внутренней стороны к переднему полю прилегают медианный валик, от которого отходят боковые отростки. Вдоль медианного валика проходит не очень заметное углубление, которое сильно сужается в месте прикрепления боковых отростков.

**Замечания.** Систематическая принадлежность рода *Vendia* неясна. Одни авторы сближали его с трилобитоподобными организмами, однако наша форма лишена двусторонней симметрии: боковые отростки у нее не супротивно, а чередуясь друг с другом. Другие исследователи (А.Ю. Розанов) предполагали, что *Vendia* — это лежащая на боку медуза, третьи относили ее к неизвестным нам древним кишечнополостным животным.

##### *Vendia sokolovi* Keller, 1969

Табл. XXI, фиг. 1

1963. Трилобитообразный организм. В кн.: Верхний докембрий . . . , табл. 18, фиг. 11.

1969. *Vendia sokolovi*: Келлер, с. 175, табл. XVI, фиг. 5.

**Голотип** — экз., изображенный на табл. 18, фиг. 11 (Верхний докембрий . . . , 1963).

**Описание.** Небольшой представитель рода *Vendia*, длиной 14 мм и шириной 8 мм. Переднее поле гладкое без каких-либо скульптурных образований. Ширина 4



медианного валика достигает 1 мм, длина отходящих от него отростков 3—4 мм, при ширине 0,8 мм. Вдоль медианного валика проходит не очень заметное углубление боковых отростков. Задняя часть животного полностью не сохранилась. По-видимому, центральный стержень резко заканчивается; значительно длиннее его были боковые отростки в задней части.

Материал. Один отпечаток.

Местонахождение. Архангельская обл., скв. Яренск глуб. 1552 м, редкин-ский горизонт, усть-пинежская свита.

## ТИП ARTHROPODA КЛАСС PARATRILOBITA

### Род *Bomakellia* Fedonkin, gen. nov.

Типовой вид. *B. kelleri* Fedonkin sp. nov.

Диагноз. Крупное животное, в строении которого четко обособляется головной отдел полумесяцевидной формы и вытянутое тело с многочисленными боковыми придатками. Широкий головной отдел в его приосевой части занимает выпуклая осевая доля овальной формы. Латеральные части головного отдела менее рельефны. Задняя часть осевой доли головного отдела менее рельефна. Задняя часть осевой доли головного отдела имеет округлый выступ и две выемки по обе стороны от него. По этой извилистой границе происходит сочление тела с головным отделом. Тело, относительно узкое спереди, постепенно расширяется к средней части и заметно сужается к заднему концу. По краям относительно плоской дорсальной стороны располагаются два ряда бугорков ближнего диаметра. Тесно расположенные боковые придатки имеют овальную форму и демонстрируют двоякоперистую скульптуру поверхности каждого из них. Размер придатков увеличивается по направлению к заднему концу тела.

Сравнение. Близость между родами *Bomakellia* и *Mialsemia* Fedonkin n.gen. определяется наличием у обоих характерной системы боковых придатков с перистовидной скульптурой и несегментированной поверхности вытянутого тела. Отличие заключается в разных пропорциях: *Mialsemia*, несмотря на узкое вытянутое тело в целом имеет овальную форму, которая определяется характером роста придатков. Кроме того, *Bomakellia* отличается крупным головным отделом.

Видовой состав. Род монотипический.

### *Bomakellia kelleri* Fedonkin, sp. nov.

Табл. XXI фиг. 6

Голотип — ПИН, № 3992/401; венд, нижняя толща разреза валдайской серии, по правому берегу р. Сюзьмы в 5 км выше ее устья, Летний берег Белого моря.

Описание. Головной отдел рельефный с круто наклоненными фронтальной и латеральными сторонами. Крупная осевая доля овальной формы, возможно, отделяется от латеральных долей узкой бороздой (это хорошо видно слева и несколько хуже с правой стороны головного отдела). Спереди узкая фронтальная борозда отделяет осевую долю от неширокого фронтального поля, которое переходит в более широкие латеральные доли. По переднему краю головного отдела наблюдаются узкие короткие валики, направленные вперед. По мере движения от фронтального поля вправо и назад на латеральной доле можно видеть пять валиков, направленных от осевой доли к краю головного отдела. Эти валики выпядают как ундуляция поверхности латеральной доли, при этом наименьшая волна находится спереди, а наибольшая — сзади. Плохо сохранившаяся левая часть слепка не позволяет сказать, присуща ли эта ундуляция латеральным долям изначально, или же является артефактом.

Ширина заднего выступа по меньшей мере в четыре раза уже ширины головного отдела. В целом головной отдел четко отделен от туловища извилистой бороздой.



Дорсальная сторона туловища не обнаруживает явной сегментации. В задней половине справа видны два возможных сегмента, занимающие промежуточную позицию по отношению к боковым придаткам, что в целом не характерно для артикулят, поэтому не исключено, что эти два элемента образовались в процессе захоронения из-за механического повреждения правой части дорсальной стороны.

Наличие двух серий бугорков по краям дорсальной стороны и плевроподобные придатки могут свидетельствовать о метамерном строении туловища этого организма, однако эта метамерия, по-видимому, не охватывала покровы осевой части туловища, как, например, у трилобитов. Пока не ясно, как соотносится количество дорсальных бугорков с числом придатков: спереди справа видно, что одному бугорку соответствует один придаток, но в средней части одному придатку соответствует два бугорка. Справа сохранилось 11 придатков, слева — 7 неполных. Размеры придатков увеличиваются в направлении от переднего к заднему концу более чем в два раза, угол между осевой линией придатков и боковой стороной туловища становится острее, а сами придатки несколько выгибаются в том же направлении. Скульптура лучше всего видна на наиболее крупных из придатков: от медианного валика, прямого у передних и изогнутого у задних придатков, отходят в обе стороны короткие валики меньшей ширины.

Задняя часть туловища плавно закруглена, не несомненно наличие каких-то продольно вытянутых линейных структур, фрагменты которых сохранились на слепке относительно ниже поверхности дорсальной стороны.

Систематическое положение *V. kelleri* не вполне ясно. Головной отдел весьма напоминает по форме головной щит трилобитов, а его осевая доля может соответствовать крупной гладкой глабели. Если боковые придатки и похожи на плевры, то туловище не расчленено на осевые кольца, как у трилобитов. Двоякоперистый рельеф плевроподобных придатков напоминает презиподиты и эпиподиты некоторых ракообразных. Вероятно эти придатки также несли функцию дыхания, а возможно, и передвижения (плавания), если они были подвижными. Вполне возможно, что *V. kelleri* относится к особой группе метазоя, представляющей вендский этап радиации *Articulata*. Дополнительный материал возможно, позволит более точно определить положение среди главнейших типов этой группы.

**Размеры** (в мм). Видимая длина голотипа около 95; длина туловища около 80; максимальная ширина туловища без придатков 22; ширина головного отдела около 30; длина придатков от 7 до 18; ширина от 4 до 8; диаметры дорсальных бугорков 1—2.

**Распространение.** Венд. редкинский горизонт валдайской серии, усть-пинежская свита юго-восточного Беломорья.

**Материал.** Описание нового вида произведено по единственному экземпляру, сохранившемуся в виде слепка и противоотпечатка. Левая сторона и задняя часть слепка сохранились не полностью. Кроме того, вдоль тела чуть левее плоскости симметрии проходит узкая борозда, пересекающая головной отдел, а в задней части тела переходящая в узкий валик. Эта линейная структура, вероятно, образована в результате механического нарушения в еще нелигифицированном осадке. Образец происходит из нижней пачки разреза усть-пинежской свиты валдайской серии венда, вскрытого по правому берегу р. Сюзьмы в 5 км выше устья, Онежский п-ов, Летний берег Белого моря.

### Р о д *Mialsemia Fedonkin, gen. nov.*

Типовой вид. *M. semichatovi Fedonkin, sp. nov.*

**Диагноз.** Организм овальной формы, в строении которого четко обособляется относительно узкое веретенообразное туловище, по обе стороны от которого расположены удлинённые плоские придатки с округлыми дистальными окончаниями. Туловище гладкое несегментированное. Один его конец (задний?) довольно резко сужается и в этой области наблюдается неширокий медианный валик, ограниченный двумя



короткими бороздками. От плавно заостренного конца туловища отходят два коротких узких валика. Другой конец туловища (передний?) плавно закруглен. Головной отдел полулунной формы. Наиболее крупные придатки располагаются в средней части тела, их размеры равномерно быстро уменьшаются к обоим концам вытянутого туловища. Вдоль линии сочленения придатков с туловищем наблюдаются тесно расположенные бугорки на латеральных частях последнего. Придатки демонстрируют двоякоперистую скульптуру в виде медианного валика и отходящих от него в чередующейся позиции коротких поперечных валиков. Внешние концы придатков ограничены узкой гладкой зоной.

**С р а в н е н и е.** Отсутствие явной сегментации туловища и наличие плевроподобных придатков с характерной двоякоперистой скульптурой несколько сближает новый род с родом *Bomakellia Fedonkin, gen. nov.*, однако отличие в пропорциях и форме животного, а также в характере роста придатков позволяет выделять описанную форму в новый род.

**С о с т а в.** Род монотипический.

*Mialsemia semichatovi Fedonkin, sp. nov.*

Табл. XXI, фиг. 2,3

Г о л о т и п — ПИН АН СССР, № 3993/401.

**О п и с а н и е.** Единственный экземпляр представлен слепком хорошей сохранности и неполным противоотпечатком. Легкая латеральная деформация показывает, что животное было достаточно мягким или эластичным. Сигаровидное туловище не несет никаких признаков сегментации, за исключением боковых рядов слабо выраженных бугорков в зонах сочленения придатков с туловищем. Эти бугорки хорошо сохранились лишь справа. На уровне точки сочленения второго от заднего конца придатка туловище довольно резко сужается и заостряется. Именно в этой области наблюдается узкий медианный валик, ограниченный узкими продольными бороздками. От заостренного конца тела отходят две узкие короткие линейные структуры, напоминающие фурку. Организм имел семь пар придатков. Проксимальные концы боковых придатков, как и их внешние дистальные концы, плавно закруглены. Эти плоские плевроподобные придатки заметно расширяются дистально. Расположение придатков супротивное. Каждый из них имеет четкое ограничение, узкий продольный двойной валик, идущий от точки сочленения и чуть не доходящий до дистального конца (возможно, из-за недостаточной степени сохранности), и отходящие от продольного валика короткие простые поперечные валики, расположенные в чередующейся позиции. На слепке в той части, которая сохранилась полнее, отчетливо видно, что плоские перистые придатки как бы лежат на довольно толстой гладкой подложке полукруглой формы, внешний край которой иногда выступает за дистальные концы придатков. Боковое ограничение, заметно выступающее за дистальные концы придатков, хорошо заметно в виде неширокой гладкой зоны и спереди на левой деформированной части слепка. Не исключена возможность, что это ограничение отвечает краю панциря, закрывающего тонкие перистые придатки.

Систематическое положение *Mialsemia* не ясно. Головной отдел относительно небольшой, полулунной формы, но сохранился очень плохо, чтобы судить о деталях его строения. Не вполне ясно, какую сторону организма демонстрирует окаменелость: дорсальную или вентральную. Никаких иных придатков, кроме боковых перистых придатков, не наблюдается. Эти придатки весьма похожи на преэпиподиты и эпиподиты ракообразных, но при этом они, как и у *Bomakellia* были лепестковидные и нерасчлененные, а их двоякоперистая форма обусловлена наличием рельефного медианного и отходящих от него поперечных валиков.



Род *Spriggina* Glaessner; 1958*Spriggina borealis* Fedonkin, 1979

Табл. XXI, фиг. 5

*Spriggina borealis*: Палий и др., 1979, с. 67, 68, табл. LIX, фиг. 1; Федонкин, 1980в, табл. I, фиг. 1; 1981а, с. 71, табл. X, фиг. 5.

**О п и с а н и е.** Простомииум подковообразный, чуть превышающий по ширине сегментированное тело в его наиболее широкой средней части. Сегменты средней части — наиболее длинные, широкие и слегка загнуты к хвостовому концу. Задние сегменты короткие и прямые. Неглубокая медианная бороздка местами сужена небольшими бугорками, которыми начинаются сегменты.

**Р а з м е р ы** (в мм). Длина с простомииумом 55, ширина сегментированной части тела до 20, длина сегмента максимальная 2,5, ширина медианной борозды до 1,5, видимое количество сегментов 19.

**С р а в н е н и е.** Строением головы и характером сегментации описанная форма близка к *Spriggina floundersi* Glaessner (Glaessner, 1958; Glaessner, Wade, 1966), отличаясь от нее значительно меньшим количеством и формой сегментов, а также относительно большими размерами тела.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Валдайская серия венда, Онежский полуостров.

**М а т е р и а л.** Один экземпляр хорошей сохранности и несколько фрагментов, возможно, относящихся к этому виду, найдены в песчанистой толще разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5 км выше устья, Онежский п-ов.

## КОЛОНИАЛЬНЫЕ ФОРМЫ, ПЕТАЛОНАМЫ, ДРУГИЕ ПРОБЛЕМАТИКИ

Род *Pseudorhizostomites* Sprigg, 1949

**Т и п о в о й в и д.** *Pseudorhizostomites howchini* Sprigg, 1949

**Д и а г н о з.** Бороздки, радиально расходящиеся от центра, ветвятся и становятся тоньше в направлении к периферии. Четкая периферическая граница отсутствует. От центра вверх через осадок проходит канал, заполненный несложной массой осадка.

**С о с т а в.** Род монотипический.

*Pseudorhizostomites howchini* Sprigg, 1949

Табл. X, фиг. 2, 3

Синониму см.: Федонкин, 1981, с. 68

**О п и с а н и е.** Тонкие бороздки, радиально отходящие от центра, беспорядочно ветвятся к периферии, делаются мельче и исчезают. Центральная часть обычно значительно углублена (негативный гипорельеф). Бокового ограничения структур не наблюдалось.

**Р а з м е р ы** (в мм). Ширина радиальных структур от 9–10 до 50–60, высота вертикального канала до 10–12.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Усть-пинезская свита валдайской серии венда, Зимний берег Белого моря; могилевская свита Подолии; кварциты Паунд Южной Австралии.

**М а т е р и а л.** Около 20 экз. найдено в разрезе валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря между Вепревским и Зимнегорским маяками. Несколько экземпляров найдено в ломозовских слоях могилевской свиты, вскрытых у Новоднестровской ГЭС (Подольское Приднестровье).



## ТИП PETALONAMAE PFLUG, 1972

СЕМЕЙСТВО CHARNIIDAE GLAESSNER, 1979

Листовидные тела ("петалоиды") единичные вытянутые, часто с узким стеблем и расширенным дисковидным основанием, с медианной бороздой или иной медианной структурой. Вторичные ветви располагаются как выпуклые параллельные структуры между первичными ветвями.

В состав семейства входят три рода докембрийских организмов: *Charnia* Ford; *Charniodiscus* Ford; *Glaessnerina* Germs.

### Род *Charnia* Ford, 1958

Типовой вид. *C. masoni* Ford, 1958.

Д и а г н о з. Узкие петалоиды с синусоидальной медианной линией и резко выраженными первичными бороздами, образующими острые углы с соответствующими вторичными бороздками и ветвями, поэтому последние занимают почти поперечную позицию на петалоиде.

Видовой состав. Род монотипический.

### *Charnia masoni* Ford, 1958

Табл. XII, фиг. 4; табл. XIII, фиг. 2, 3, 4

О п и с а н и е. Фрагменты крупных вайеподобных тел. Зигзаговидная медианная борозда нерегулярная. Первичные ветви, составляют с осью тела 30–50°. Вторичные ветви разделены глубокими бороздами. Максимальное количество их на одной первичной ветви достигает 15. Каждая вторичная ветвь несет тонкие бороздки (8–10), параллельные осевой линии петалоида.

Р а з м е р ы (в мм). Ширина вайеподобной колонии до 80, видимая длина до 170, ширина вторичных ветвей в приосевой части колонии до 6, длина до 13, расстояние между бороздками на вторичных ветвях до 1.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря; хатыспытская свита Оленекского поднятия; серия Чарнвуд Средней Англии.

М а т е р и а л. 15 экз. хорошей сохранности найдено в слое I разреза валдайской среди на Зимнем берегу Белого моря между Вепревским и Зимнегорским маяками. 5 экз. найдено в хатыспытской свите Оленекского поднятия (р. Хорбусуонка).

## СЕМЕЙСТВО PTERIDINIIDAE RICHTER, 1955

Листовидные вытянутые структуры ("петалоиды"), грубо билатерально симметричные, возможно, сложно и эластично деформированные в процессе захоронения, с четкой медианной бороздой, которая нередко демонстрирует серию небольших ромбических элементов ("комиссуры"); более заметны поперечные, остро врезанные борозды и выпуклые ветви; может сохраняться почти гладкая маргинальная зона.

### Род *Pteridinium* Gürich, 1933

Синониму см.: Glaessner, 1979, p. A99

### *Pteridinium nenoxa* Keller, 1974

Табл. XI, фиг. 1–4

Синониму см.: Федонкин, 1981, с. 66–67.

О п и с а н и е. Листовидные билатерально-симметричные сегментированные формы с отходящими от медианной линии тонкими межсегментальными ребрами, загнутыми в одну сторону и сближающимися в латеральных частях. Разделенные ребрами сегменты в основном двух видов: резко угловатые и округлые (а у крупных форм — уплощен-



ные) в вертикальном сечении, параллельном медианной линии. Целых отпечатков не найдено, но по фрагментам, которые, вероятно, относятся к этому виду, можно предположить, что все тело было метамеризовано. Расположение сегментов не супротивное, а чередующееся. Комиссурные бугорки сохраняются не всегда. Некоторые экземпляры несут мелкие бугорки на каждом из сегментов вблизи медианной линии. Один экземпляр, относимый условно к *Pteridinium nepoha*, имеет на дистальных концах относительно коротких сегментов раздвоения в виде парных коготков (Федонкин, 1981а, табл. VII, фиг. 4).

**Размеры** (в мм). Видимая длина отпечатков до 200, ширина до 80, длина сегментов, измеряемая вдоль медианной линии, 4–9. Видимое количество сегментов — до 25.

**Замечание.** Описанная форма идентична *Pteridinium cf. simplex*, который был описан из кварцитов Паунд Южной Австралии (Glaessner, Wade, 1966), но существенно отличается от *Pteridinium simplex* (Gürich) из серии Нама Юго-Западной Африки, детально описанного в работах Р. Рихтера и особенно Г. Пфлюга (Richter, 1955; Pflug, 1970а). Эти различия видны в характере сочленения соседних сегментов и парных симметричных сегментов с медианной линией, форме сегментов и их количестве, в отсутствии гладкой зоны (*zona levis*) и сложно устроенной медианной зоны с ярко выраженными комиссурами и комиссурными порами, а также следов комиссурных и петалоидных каналов у экземпляров из валдайской серии. Учитывая хорошую сохранность описанных окаменелостей, большинство из перечисленных отличий между *Pteridinium* из валдайской серии и серии Нама трудно объяснить только тафономическими или преэволюционными различиями. Однако без детального сравнительного изучения окаменелостей из серии Нама определить степень отличия их от окаменелостей из валдайской серии пока сложно, (вполне возможно, эти различия надвидового или более высокого ранга).

**Распространение.** Венд, валдайская серия, Онежский п-ов (Летний берег) и Зимний берег Белого моря; кварциты Паунд, Южная Австралия; могилевская свита Подольского Приднестровья.

**Материал.** Более 50 экз. различной сохранности найдено в нижней песчанистой толще разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5 км выше устья (Онежский п-ов). Три экземпляра найдено в валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря близ Зимнегорского маяка. Два отпечатка найдены в ломозовских слоях могилевской свиты Подольского Приднестровья.

### Род *Inkrylovia* Fedonkin, 1979

**Типовой вид.** *Inkrylovia lata* Fedonkin, 1979.

**Диагноз.** Крупные мешковидные, билатерально-симметричные формы, равномерно сегментированные в продольном направлении. Плоские изогнутые в одну сторону сегменты разделены тонкими бороздками, отходящими от более глубокой медианной борозды к боковым сторонам тела. Концы мешковидного тела слегка раздвоены. Расположение сегментов не строго супротивное.

**Видовой состав.** Род монотипический.

### *Inkrylovia lata* Fedonkin, 1979

Табл. XII фиг. 3,5

*Inkrylovia lata* Fedonkin: Палий и др., 1979, с. 69–70, табл. LVI, фиг. 1–4; Федонкин, 1980в, с. 29, табл. I, фиг. 5; 1981, с. 68–69, табл. VII, фиг. 6; табл. VIII, фиг. 1–4; табл. IX, фиг. 1–4.

**Описание.** Тело *Inkrylovia* было, по-видимому, очень эластичным, о чем свидетельствуют пологие случайные складки, образовавшиеся при захоронении. На одном из слепков (Федонкин, 1981а, табл. IX, фиг. 4) медианная борозда заканчивается треугольным углублением, которое, возможно, отвечает ротовому отверстию, однако,



ни на одном экземпляре не видно каких-либо признаков внутренних органов. На одном из образцов (Федонкин, 1981а, табл. VIII, фиг. 4) видно, как от конца *Inkrylovia* отходит небольшое листовидное сегментированное тело, близкое по характеру сегментации. Не исключено, что это более юная особь, не отделившаяся от материнской. Другой экземпляр (табл. IX, фиг. 2) показывает небольшое расширение терминальной части *Inkrylovia*. Если эти факты подтвердятся дополнительным материалом, то можно предположить, что описанная форма была мягкотелым мешкообразным организмом, который вел прикрепленный образ жизни и размножался почкованием.

**Р а з м е р ы** (в мм). Ширина мешковидного тела колеблется в пределах 40–60, видимая длина полностью сохранившегося экземпляра (Федонкин, 1981, табл. VIII, фиг. 3) около 70, но судя по фрагментам может достигать и 100. Длина сегментов варьирует от 4,5 до 6,5, но у каждого экземпляра она постоянна.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Валдайская серия, Онежский п-ов.

**М а т е р и а л.** 15 экз. найдено в песчанистой толще разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5 км выше устья, Онежский полуостров.

### Р о д *Archangelia* Fedonkin, 1979

**Т и п о в о й в и д.** *Archangelia valdaica* Fedonkin, 1981.

**Д и а г н о з.** Билатерально-симметричное животное, тело которого имеет овоидальную форму. Осевая зона представляет собой последовательность широких и коротких сегментов, образующих в продольном вертикальном срезе зигзагообразную линию. Размеры сегментов постепенно уменьшаются в одном направлении. Латеральные части имеют поперечную пологую волнистость.

**В и д о в о й с о с т а в.** Род монотипический.

### *Archangelia valdaica* Fedonkin, 1979

Табл. XI, фиг. 5

*Archangelia valdaica* Fedonkin: Палий и др., 1979, с. 69, табл. LVII, фиг. 1, 3; Федонкин, 1980в, с. 29, табл. II, фиг. 4; 1981а, с. 72–73, табл. XII, фиг. 4, 5.

**О п и с а н и е.** Выгнутое, яйцевидное в плане тело разделено осевой зоной, ширина которой относится к ширине организма как 1:5. Видимое число сегментов осевой зоны — 12, но если достроить недостающую часть, то их количество вряд ли превышает 15. Длина сегментов (измеряемая вдоль оси тела) уменьшается быстрее, чем их ширина. Число пологих поперечных волн латеральных частей, видимо, соответствует числу сегментов осевой зоны.

**Р а з м е р ы** (в мм). Видимая длина тела 45, ширина 27; длина сегментов осевой зоны: максимальная 4,5, минимальная 2,5; ширина сегментов осевой зоны: максимальная 7, минимальная 5.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Валдайская серия, Онежский полуостров.

**М а т е р и а л.** Один слепок и фрагменты противотпечатка найдены в песчанистой толще разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5 км выше устья, Онежский п-ов.

### Р о д *Podolimirus* Fedonkin, 1983

**Т и п о в о й в и д.** *Podolimirus mirus* Fedonkin, 1983

**Д и а г н о з.** Крупный билатерально-симметричный организм, состоящий из дуговидно изогнутых парных сегментов, широких в проксимальной части и сужающихся дистально. Отходя от плоскости симметрии под углом 80–85°, сегменты довольно круто изгибаются и в их дистальной части становятся субпараллельными указанной плоскости. Размеры сегментов последовательно уменьшаются в одном направлении, а именно к зоне роста. Концы последних сегментов в этой зоне выходят на одну линию, образуя подобие гребня.

**В и д о в о й с о с т а в.** Род монотипический.



**С р а в н е н и е.** По характеру сегментации описанный род близок роду *Pteridinium* Gürich, 1933 и, возможно, вместе с последним относится к семейству Pteridiniidae Richter, 1955. Отличия нового рода заключается в значительно больших размерах и пропорциях сегментов, в совершенно ином строении зоны роста.

#### *Podolimirus mirus* Fedonkin, 1983

Табл. X, фиг. 4

**Г о л о т и п** — ПИН, № 3994/524; валдайская серия венда, могилевская свита, ломозовские слои, правый берег Днестра, Новоднестровская ГЭС.

**О п и с а н и е.** На голотипе (отпечаток) в правой части сохранилось 9, а в левой — 6 сегментов. Сегменты гладкие, уплощенные, с узкими краевыми валиками. Их концы, возможно, неправильно раздвоены. Расположение сегментов не строго супротивное, с заметным смещением. Судя по нерегулярному уменьшению ширины отдельных сегментов в направлении от проксимального к дистальному концу, сегменты были относительно подвижны и могли частично перекрывать друг друга, по крайней мере в их дистальных частях. Однако нельзя упускать из виду возможные нарушения сплошности тела после гибели организма и в процессе его захоронения. Дистальные части последних 10—12 сегментов субпараллельны, и их концы выходят на одну линию, образуя гребенчатый конец. Первый правый сегмент заметно шире последующих, особенно в его проксимальной части, где расположен относительно небольшой, но рельефно выступающий трапецевидный участок. В отличие от второго и последующих сегментов начало первого сегмента не округлое, а округло-угловатое.

**Р а з м е р ы** (в мм). Длина тела 170, видимая ширина 100, ширина первого сегмента в проксимальной части 22, ширина краевых валиков до 1,5.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Венд, валдайская серия, могилевская свита, ломозовские слои, Подольское Приднестровье.

**М а т е р и а л.** Голотип и два отпечатка (фрагменты) из ломозовских слоев могилевской свиты, вскрытых близ Новоднестровской ГЭС.

#### *Pod Valdainia* Fedonkin, 1983

**Т и п о в о й в и д.** *Valdainia plumosa* Fedonkin, 1983.

**Д и а г н о з.** Двокоперистый, сегментированный организм. Тело короткое, широкое. Медианная линия округло-зигзагообразная. Широкие гладкие сегменты плавно изогнуты в сторону зоны роста. Расположение сегментов отчетливо чередующееся. Проксимальные концы сегментов округлые, дистальные концы плавно и косо заостренные. Сегменты разделены парой борозд, между которыми проходит узкий длинный валик. Конец тела в зоне роста раздвоен.

**С р а в н е н и е.** Описанный род близок к *Pteridinium* Gürich, 1933 по общему плану строения, но отличается пропорциями, формой сегментов, наличием валика между соседними сегментами, расходящимися в стороны, наименьшими сегментами в зоне роста, которые создают раздвоенный конец тела.

**В и д о в о й с о с т а в.** Род монотипический.

#### *Valdainia plumosa* Fedonkin, 1983

Табл. X, фиг. 1

**Г о л о т и п** — ПИН, № 3994/276. Валдайская серия венда, могилевская свита, ломозовские слои, правый берег Днестра, Новоднестровская ГЭС.

**О п и с а н и е.** Сужение сегментов в направлении от их проксимальных частей к дистальным концам начинается на некотором расстоянии от медианной линии, причем, главным образом, за счет более крутого изгиба того края сегмента, который обращен в сторону, противоположную зоне роста. Дистальные окончания наиболее крупных сегментов — тонкие, косозаостренные. На голотипе сегменты отделены друг от друга от-



носителем узкой зоной, состоящей из двух бороздок и узкого валика, между ними. Этот межсегментный валик начинается у медианной линии и проходит к дистальным концам соседних (одной стороны) сегментов. Ширина межсегментных валиков варьирует, причем чем шире валик, тем уже сегмент. Кроме того, со стороны зоны роста организма сегменты отделены от межсегментных валиков значительно менее глубокой бороздой, чем с противоположной стороны. Эти особенности склоняют к мнению, что межсегментные валики являются частями сегментов или достаточно жестко сопряженными с ними структурами, расположенными со стороны зоны роста организма. Эти части или структуры, видимо, запечатлелись в осадке в тех участках тела, где сегменты в той или иной степени деформированы. Наиболее крупные сегменты отходят от оси тела почти под прямым углом, но по мере приближения к зоне роста угол между сегментами и осью тела уменьшается и в зоне роста составляет 30–40°.

**Размеры** (в мм). Видимая длина голотипа 70, максимальная ширина 82, максимальная ширина сегментов 12, минимальная — 4, ширина межсегментных валиков 1–3,5.

**Распространение.** Венд, валдайская серия, могилевская свита, ломозовские слои, Подольское Приднестровье.

**Материал.** Два слепка и два противоотпечатка хорошей сохранности из ломозовских слоев могилевской свиты, вскрытых близ Новоднестровской ГЭС.

#### FAM. INCERTAE

#### Род *Ramellina* Fedonkin, 1980

**Типовой вид.** *Ramellina pennata* Fedonkin, 1980.

**Диагноз.** Мелкие двоякоперистые формы, сохраняющиеся в позитивном гипорельефе в виде осевого валика (главный полип?) и отходящих по обе стороны от него под прямым углом более коротким валиков (вторичные полипы или боковые выросты, на которых располагаются вторичные полипы). Расположение боковых валиков чередующееся, а их ширина близка ширине осевого валика.

**Видовой состав.** Род монотипический.

#### *Ramellina pennata* Fedonkin, 1980

Табл. XIV, фиг. 1.

**Описание.** Вторичные полипы (или боковые выросты) имеют слегка расширенные дистальные концы, их максимальная длина — в середине колонии, минимальная — по концам, что придает колонии листовидную форму. Один конец колонии плавно закруглен, другой — плавно заостренный. На остром конце вторичные полипы (или боковые отростки) более тонкие, а угол между ними и осевым полипом острее, чем в средней части колонии. Это может указывать на зону роста колонии со стороны плавно-заостренного конца. Боковые ограничения в виде уступа или краевой бороздки достаточно четкие.

**Размеры** (в мм). Длина осевого полипа 20–35, ширина 1–2, длина вторичных полипов (или боковых выростов) в средней части колонии 4,5–6, их ширина 1–1,5, количество — около 20.

**Распространение.** Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря.

**Материал.** Два слепка и неполные противоотпечатки хорошей сохранности из нижней части разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря.

#### Род *Vaveliksia* Fedonkin, 1983

**Типовой вид.** *Vaveliksia velikanovi* Fedonkin, 1983.

**Диагноз.** Проблематичные организмы, сохраняющиеся в виде продолговатых слепков и отпечатков, у которых отчетливо выделяются две части: относительно небольшой правильной формы диск, который может соответствовать прикрепительному



диску организма, и примыкающий к диску концом длинной оси эллипсовидная часть, отвечающая, вероятно, мягкому бокаловидному мешку. На другом конце эллипсовидной части, противоположном диску, не наблюдается плавного замыкания эллипса, но присутствуют короткие линейные элементы, вытянутые вдоль длинной оси и создающие подобие гребенчатого края.

**Видовой состав.** Род монотипический.

**Сравнение.** Обратноконическая форма тела с прикрепительным диском в основании характерна для многих групп седентарных метазоа. Морфологическая примитивность описанного рода заставляет искать сравнения прежде всего с наиболее просто устроенными кишечнополостными, в частности с некоторыми одиночными гидроидными полипами. Более детальное сравнение затруднительно, пока не будет известен порядок симметрии и другие особенности строения этих организмов.

#### *Vaveliksia velikanovi* Fedonkin, 1983

Табл. XII, фиг. 1

**Голотип** — ПИН, № 3994/581. Валдайская серия венда, могилевская свита, ломозовские слои, правый берег Днестра, Новоднестровская ГЭС.

**Описание.** Длина бокаловидного мешка в 3—4 раза, а его ширина в 1,5 раза превышает диаметр прикрепительного диска. Мешок соединяется с диском с помощью короткой ножки, которая не всегда проявляется в окаменелостях, будучи перекрытой прикрепительным диском при смятии организма в условиях захоронения. Противоположный диску оральный конец несет венчик коротких щупалец, окружающих ротовое отверстие. Поверхность слепков бокаловидного мешка бывает гладкой или бугристой в зависимости от того, вероятно, какая поверхность мешка запечатлелась в осадке: внутренняя или внешняя.

**Размеры** (в мм). Длина 30—80, ширина мешка максимальная до 35, диаметр прикрепительного диска 8—20.

**Распространение.** Венд, валдайская серия, могилевская и ярышевская свиты, Подольское Приднестровье.

**Материал.** Несколько слепков различной сохранности из ломозовских слоев могилевской свиты, вскрытых близ Новоднестровской ГЭС, и два слепка из бернашевских слоев ярышевской свиты, вскрытых в карьере близ пос. Озаринцы.

#### Род *Zolotytsia* Fedonkin, 1981

**Типовой вид:** *Zolotytsia biserialis* Fedonkin, 1981.

**Диагноз.** Два рода овальных тел (полипов или зооидов), расположенных по обе стороны от медианной борозды. В каждом из рядов овальные тела разделены глубокими бороздами, более узкими, чем медианная борозда. Длина овальных тел, измеряемая вдоль медианной борозды, закономерно уменьшается в обоих рядах в одном направлении.

**Состав.** Род монотипический.

#### *Zolotytsia biserialis* Fedonkin, 1981

Табл. XII, фиг. 2, табл. XIV, фиг. 2

**Голотип** — ГИН, № 4482/158; валдайская серия, Зимний берег Белого моря.

**Описание.** Расположение овальных тел по обе стороны от медианной линии нельзя считать симметричным. Голотип показывает также несоответствие размеров округлых тел в правом и левом рядах. Это несоответствие, возможно, объясняется растяжением правого ряда и сжатием левого ряда округлых тел при изгибе всего организма влево, однако доказать первичную симметричность расположения и соответствие размеров тел в обоих рядах на имеющемся материале не представляется возможным.



Размеры голотипа (в мм). Видимая длина около 70, ширина 17, длина овальных тел от 3 до 6, их видимое количество в одном ряду — 9.

Распространение. Венд, валдайская серия: Зимний берег Белого моря, Подольское Приднестровье.

Материал. Два неполных экземпляра из сл. 1 разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря между руч. Медвежий и Еловый и один экземпляр, возможно, относящийся к этому виду из осыпи в том же местонахождении. Один фрагмент плохой сохранности из бернашевских слоев могилевской свиты на левом берегу р. Днестр выше с. Бернашевки близ плотины ГЭС.

#### Род *Vaizitsinia* Sokolov et Fedonkin, 1983

Типовой вид. — *V. sophia* Sokolov et Fedonkin, 1983; венд, валдайская серия; Зимний берег Белого моря, дер. Вайзица.

Диагноз. Небольшие перистые колонии. От основного полипа отходят билатерально два ряда боковых выростов. Базальная часть колонии выглядит в виде короткого стебля, заканчивающегося эллипсоидальным утолщением. Характерно четкое боковое ограничение колонии.

Состав. Род монотипический.

Сравнение. Форма колонии весьма характерна для современных *Pennatularia* (*Octocorallia*), однако веских оснований относить *Vaizitsinia* к этой группе нет. Среди докембрийских организмов новый род весьма близок *Charniodiscus* Ford, но последний имеет одно существенное отличие (помимо более крупных размеров), а именно — прикрепительный диск базальной части главного полипа.

#### *Vaizitsinia sophia* Sokolov et Fedonkin, 1983

Табл. XIV, фиг. 3, 4, 6

Голотип — ПИН, № 3993/1305, Архангельская обл., Зимний берег Белого моря, дер. Вайзица, скв. 202, глуб. 328 м; венд, валдайская серия.

Описание. Двоякоперистая листовидная колония моноподиального типа ветвления. Основной полип относительно широкий внизу, кверху постепенно утончается. Базальная часть основного полипа образует короткий стебелек, оканчивающийся удлинненно-яйцевидным утолщением, который служил, возможно, для внедрения в илистый грунт. На боковых сторонах основного полипа тесно и регулярно расположены побочные выросты (возможно, дочерние полипы), их видимое количество в одном ряду превышает 22. Короткие и толстые снизу, побочные выросты достигают максимальной длины в средней части колонии, выше их размеры уменьшаются. Дистальные концы побочных выростов имеют округлое окончание, их ширина в этой части несколько больше, чем в проксимальной. В некоторых участках сохранилась поперечная сегментация выростов, имеющая характер тонких, регулярных ложбинок. Боковое ограничение колонии четкое и сохранилось в виде широкого плоского валика, который несколько расширяется книзу. На уровне дистального конца восьмого (снизу) побочного выроста от ограничивающего валика с обеих сторон отходит, расширяясь книзу, тонкий "шлейф", который указывает на существование пленки, частично облекающей нижние выросты и образующей симметричные полости в нижней части колонии.

Размеры (в мм). Видимая длина колонии 70, максимальная ширина до 37. Наибольшая толщина побочных выростов до 3,5, длина до 15. Длина стебелька колонии, лишённого побочных выростов, 18.

Распространение. Валдайская серия венда, Зимний берег Белого моря, Архангельская обл.

Материал. Два неполных экземпляра средней сохранности.



## Род *Lomosovis Fedonkin*, 1983

Типовой вид. *Lomosovis malus Fedonkin*, 1983.

**Диагноз.** Крупные древовидные колониальные организмы. Базальная часть представляет собой высокий, относительно широкий обратно-конический ствол с небольшим прикрепительным диском в основании. От верхней части ствола отходят относительно тонкие трубчатые отростки, которые заканчиваются венчиком тонких длинных щетинок. Подобные отростки могут отходить и от боковых сторон базального ствола, при этом нередко дихотомически ветвятся. Поверхность организма гладкая.

**Сравнение.** Строение и размеры представителей нового рода заставляют искать аналогий прежде всего среди относительно примитивных организмов, таких как губки или кишечнополостные, однако более детальное сравнение пока затруднительно за неимением достаточного количества материала.

**Видовой состав.** Род монотипический.

### *Lomosovis malus Fedonkin*, 1983

Табл. XV, фиг. 2

**Голотип** — ПИН, № 3994/418. Валдайская серия венда, могилевская свита, ломозовские слои, правый берег Днестра, Новоднестровская ГЭС.

**Описание.** Верхняя часть базального ствола имеет два полукруглых выроста, которые продолжаются либо в длинные трубчатые отростки, либо в более короткие кистевидные окончания. Ниже ствол может иметь два-три отростка различной длины. В их проксимальной части отростки обычно довольно толстые, затем сужаются и там, где они в свою очередь разветвляются, они могут слегка утолщаться. Поверхность отростков и базального ствола гладкая, хотя на отростках наблюдаются преимущественно продольные, тонкие и длинные морщинки. Базальный ствол в одном случае несет явные поперечные морщинки: это тонкие, двойные, почти прямые бороздки, пересекающие ствол от одного края до другого. Судя по тонким, случайным морщинкам, изгибам и следам перекручивания и смятия, отростки да и базальный ствол были довольно мягкими и гибкими. Концы отростков и ответвлений обычно имеют кистевидный облик.

**Размеры.** Длина базального ствола 70–80 мм, ширина минимальная 15–20 мм, ширина максимальная 25–40 мм, длина отростков 60–100 мм, их толщина 6–11 мм, длина кистевидных окончаний 10–30 мм.

**Распространение.** Венд, валдайская серия, могилевская свита, ломозовские слои, Подольское Приднестровье.

**Материал.** 3 экз. с сохранившейся базальной частью и отростками и несколько фрагментов на одной плите тонкозернистого песчаника из ломозовских слоев могилевской свиты, вскрытых близ Новоднестровской ГЭС.



### Глава III

## МЕТАЗОА ИЗ ВЕНДА УРАЛА

Отпечатки мягкотелых животных были впервые открыты на Урале в бассейне р. Косьвы в 1972 г. в единичных экземплярах (Беккер, 1977). Позднее коллекция была пополнена и в настоящее время насчитывает около двух десятков экземпляров. Помимо р. Косьвы, фауна эдиакарского типа выявлена и в другом пункте р. Койве, удаленном от первого местонахождения на расстояние около 100 км. В обоих местонахождениях возраст отпечатков определяется их принадлежностью сылвицкой серии. Однако на реке Косьве они приурочены к чернокаменским, а на р. Койве к вышележащим устьсылвицким отложениям. Таким образом, в свободном разрезе сылвицкой серии устанавливаются два уровня развития фауны эдиакарского типа. Фауна каждого уровня весьма своеобразна и, судя по предварительным данным (возможно, это вызвано недостаточной изученностью), не содержит общих форм. Поэтому ниже описание фауны каждого уровня приводится отдельно.

### ФАУНА ЧЕРНОКАМЕНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ

На р. Косьве отпечатки бесскелетных животных обнаружены в верхней части Широковского водохранилища, несколько ниже пос. Няра. Здесь, на крутом правом берегу водохранилища, наблюдаются развалы зеленовато-серых, серых плитчатых песчаников и алевролитов. Песчаники мелкозернистые, во многих случаях слюдистые и тонкослоистые. Вниз по р. Косьве песчаники и алевролиты сменяются высыпками зеленовато-серых и бордовых аргиллитов. На поверхности песчаников встречены язгчковые гиероглифы и струйки стекания. В песчаниках и алевролитах наблюдаются кольца Лизеганга и "закрученная" слоистость, свидетельствующая об оползании осадков.

Принадлежность отпечатков чернокаменским отложениям сылвицкой серии сомнений не вызывает. Более того, положение отложений в разрезе указывает на вероятную их приуроченность нижней половине чернокаменской свиты.

Metazoa встречены только на поверхностях песчаных плит в виде рельефных округлых отпечатков. Они представлены медузоидами, что определяет своеобразие косьвинского местонахождения и обособляет его от ряда других районов развития подобной фауны. При беглом знакомстве обращают на себя внимание определенные черты сходства некоторых экземпляров с эдиакарской фауной. Более углубленное рассмотрение показывает, что прямое отождествление косьвинских и эдиакарских форм затруднительно, в связи с существенными различиями в строении и размерах. Так, например, у косьвинских форм полностью отсутствует отчетливо выраженная радиальная ребристость, столь характерная для эдиакарских медузоидов, для представителей рода *Cyclomedusa* (Sprigg, 1947; Wade, 1972a). Хотя этот признак негативный и следовательно может быть уточнен при дальнейших более детальных поисках, однако, мы не можем его не учитывать. Генетическая природа радиальной ребристости докембрийских медузоидов еще во многом неясна. Полагают (Wade, 1972a), что радиальная структура напоминает гастродермальные каналы более молодых форм.

На современной стадии изучения трудно определить значение различий между уральскими и эдиакарскими медузоидами. Проф. М. Глесснер, ознакомившись с моей коллекцией, отметил (устное сообщение), что формы, близкие к уральским, наблюдаются и среди эдиакарской фауны, но еще детально не обработаны.

Вместе с тем, уральские экземпляры обнаруживают определенное сходство с остатками, описанными В.М. Палием в 1975 и 1977 гг. из вендских отложений Приднестровья как представители рода *Tirasiana*.



Р о д *Tirasiana* Palij, 1975*Tirasiana disciformis* Palij

Табл. XXIX, фиг. 1

**О п и с а н и е.** Одиночные слепки слабо возвышающиеся над поверхностью напластования и образованные вложенными друг в друга дисками различного размера. Наружный диск всегда больше внутреннего. Ограничения дисков, в особенности внешнего, достаточно резкие. Округлый бугорок не всегда занимает центральное положение, а иногда несколько смещен к краю второго диска.

**Размеры (в мм)**

Измерения	1-й экз.	2-й экз.
Диаметр внешнего диска	22	32
Диаметр внутреннего диска	10	18
Диаметр округлого бугорка	2	8
Высота слепка	2	3

**С р а в н е н и е.** От других представителей рода *Tirasiana* отличается наиболее простым строением, обусловленным наличием двух дисков.

**М е с т о н а х о ж д е н и е.** Пермская обл., Широковское водохранилище, пос. Няра, сълвицкая серия, чернокаменная свита.

**М а т е р и а л.** Два экземпляра хорошей сохранности. № 1/11406, ЦГМ, обр. 1/74.

*Tirasiana concentralis* Becker, sp. nov.

Табл. XXIX, фиг. 3

**Н а з в а н и е** от *concentralis* (лат.) — концентрическая.

**Г о л о т и п** — ЦГМ № 1/11406, обр. 232/72; пермская обл., Широковское водохранилище, пос. Няра; сълвицкая серия, чернокаменная свита.

**Д и а г н о з.** Рельефный округлый слепок на поверхности напластования с концентрической скульптурой и бугорком в центре.

**О п и с а н и е.** Рельефный слепок эллипсоидной формы и состоит из четырех вложенных друг в друга колец-валиков последовательно уменьшающегося диаметра. В центральной, наиболее выпуклой части эллипса имеется бугорок. Наиболее рельефны второй и четвертый валики, и на поверхности второго валика наблюдается слабо рельефный округлый желобок, который местами отсутствует. В целом, слепок имеет форму уплощенного конуса с четырьмя уступами различной рельефности.

Измерения, мм	Голотип		2-й экз.
	максимальный	минимальный	максимальный
Диаметр первого внешнего валика	24	20	50
Диаметр второго валика	16	14	38
Диаметр третьего валика	11	9	34
Диаметр четвертого валика	6	5	25
Диаметр центрального бугорка	3	2,5	2,5
Высота слепка от поверхности	5-4,5	—	3

Как следует из приведенных данных, размеры *Tirasiana concentralis* варьируют в довольно широком диапазоне (20—50 мм).

**С р а в н е н и е.** От *Tirasiana coniformis* Palij отличается более сложной скульптурой в виде четырех (а не трех) валиков и менее выпуклой конусовидной формой. Отличие



от *T. disciformis* ясны, если учесть, что эта форма характеризуется простым строением, с двумя концентрическими валиками.

**Распространение.** Чернокаменная свита сыльвицкой серии Среднего Урала. **Материал.** 2 экз. хорошей сохранности.

*Tirasiana cf. coniformis* Palij

Табл. XXIX, фиг. 2

В коллекции имеется один рельефный, хотя и не полностью сохранившийся отпечаток на поверхности серого слюдистого алеволита (№ 1/11406, ЦГМ; обр. 2/72). Он эллипсоидной формы и образован тремя вложенными друг в друга кольцами-валиками различной рельефности с выпуклым центральным бугорком. Диаметр первого (внешнего) валика 18 мм, второго 11 мм, третьего 7 мм, центрального бугорка 3 мм. Высота рельефа — 2–3 мм.

Знакомство с коллекциями В.М. Паля позволяет считать, что отпечаток подобен формам, описанным им как *T. coniformis*. Отличие заключается в меньших размерах (для голотипа соответственно 28, 21, 13, 2) и в меньшей высоте рельефа голотипа (6 мм). *T. cf. coniformis* Palij распространена в чернокаменной свите сыльвицкой серии Среднего Урала и в ярьшевской свите (бернашевские слои) среднего Приднестровья.

*Tirasiana cocarda* Becker, sp. nov.

Табл. XXIX, фиг. 4

**Название** от слова кокарда.

**Голотип** — ЦГМ, экз. № 1/11406, обр. 2/1972; Пермская обл., Широковское водохранилище, пос. Няр; сыльвицкая серия, чернокаменная свита.

**Диагноз.** Одиночный рельефный выпуклый слепок на поверхности напластования с концентрической морщинистостью и бугорком в центре.

**Описание.** Рельефный выпуклый слепок, имеющий форму близкую эллипсоидной и состоящий из пяти вложенных друг в друга колец-валиков, последовательно уменьшающегося диаметра. Первые два внешних валика выражены резко, но проявлены не повсеместно, в частности, в левой части изображения неотчетливо выражены. Другие три, более внутренние, валики прослеживаются повсеместно без всяких перерывов. В наиболее выпуклой центральной части эллипса имеется округлый бугорок. Наиболее рельефен третий валик, резко возвышающийся над поверхностью, образованный первыми двумя внешними валиками. Другой отличительной особенностью третьего и второго валиков является тонкая продольная морщинистость, облегающая эти поднятия. На втором валике также повсеместно прослеживаются три морщины (руги) и локально появляется четвертая. Количество руг на третьем валике достигает 7, однако устойчиво выдерживаются по всему периметру валика лишь два, остальные местами теряются. В отличие от других, на третьем валике имеются три радиальные насечки, рассекающие его на три различные сегмента. Слепок в целом имеет форму уплощенного конуса с пятью уступами различной рельефности.

**Размеры** (в мм)

Измерения	Голотип	
	максимальное	минимальное
Диаметр первого внешнего валика	60	52
— второго валика	47	39
— третьего валика	34	30
— четвертого валика	20	16
— пятого валика	8	6
— центрального бугорка	1,5	1,5
Высота слепка от поверхности	6	5

**С р а в н е н и е.** От других представителей рода отличается размерами, большей выпуклостью, а главное более сложной скульптурой, выражающейся в развитии пяти колец-валиков и наличии тонкой продольной мощности.

**З а м е ч а н и я.** От большинства представителей рода *Cyclomedusa* отличается почти полным отсутствием радиальной ребристости и иной морфологией.

По внешнему облику напоминает в три раза уменьшенный голотип *Cyclomedusa annulata* (Sprigg), но резкое различие в размерах и некоторые отличия в морфологии не позволяют отождествлять эти формы.

Косьвинские *Tirasiana* обитали в обширном мелководном несколько опресненном бассейне. Об опреснении свидетельствует геохимическое изучение сыльвицких пород и, в частности, анализ Sr/Ba, изменяющегося в пределах 0,2–0,6. В этом отношении они напоминают некоторых представителей современных сцифомедуз, освоивших опресненные воды фиордов и эстуариев. Чернокаменные медузоиды заселяли динамически активную часть бассейна, на что указывают многочисленные текстурные особенности вмещающих отложений.

**М е с т о н а х о ж д е н и е.** См. голотип.

**М а т е р и а л.** 1 экз. хорошей сохранности.

Metazoa чернокаменных отложений Косьвинского местонахождения обнаруживают наибольшую близость с бесскелетной фауной вендских отложений Приднестровья (Палий, 1975, 1976). Общими формами являются *Tirasiana disciformis* Palij, T.cf. *coniformis* Palij, *Nemiana simplex* Palij.

На Урале найдены и новые формы, неизвестные в венде Подолии (*Tirasiana centralis* Beck., *T. cocarda* Beck.).

#### ФАУНА УСТЬСЫЛВИЦКИХ ОТЛОЖЕНИЙ

На р. Койве ископаемые остатки встречены в районе устья этого правого притока р. Чусовой к западу от основной полосы распространения сыльвицких отложений, в зоне развития линейных складок девона. Сыльвицкая серия обнажается здесь на сравнительно небольшой территории и представлена преимущественно наиболее молодыми устьсылвицкими отложениями, которые перекрываются с размывом различными горизонтами девона и ограничиваются протяженными тектоническими нарушениями. Длительное время рассматриваемые отложения относились к нижнему девону, так как именно из них происходят известные находки "псилофитовой флоры" и отпечаток ядра "*Murchisonia* cf. *demidoffi* Vern.". Позднее находки не были повторены, и высказывались сомнения в их органической природе.

Устьсылвицкая свита сложена коричневато-серыми среднезернистыми песчаниками, зеленовато-серыми алевролитами, пестроцветными бордовыми и зеленовато-серыми алевропелитами. Терригенные породы характеризуются отчетливой ритмичностью. Тектурные особенности пород весьма разнообразны. Наблюдаются симметричные и асимметричные знаки ряби, струйки стекания, иногда напоминающие остатки псилофитов, капли дождя, трещины усыхания, многочисленные гиероглифы, среди которых имеются формы, внешне напоминающие ядра брахиопод. Менее развиты складки оползания. В алевролитах и алевропелитах отмечаются своеобразные блестящие поверхности.

Описанные ниже слепки происходят из коренных выходов на правом берегу р. Койвы в районе ее устья. Они почти полностью тождественны формам, недавно описанным в бассейне р. Амадеус Центральной Австралии.



Р о д *Arumberia* Glaessner et Walter, 1975

**Д и а г н о з.** Серия радиально расходящихся от пологого возвышения преимущественно прямолинейных ребер, разделенных неглубокими желобками.

**В и д о в о й с о с т а в.** Один вид *A. banksi* Glaessner et Walter. Его отпечатки известны из песчаников Арумбера северной части бассейна р. Амадеус в Центральной Австралии, из свит Куибис и Шварцранд серии Нама Южной Африки, из иркутского горизонта Прибайкалья (р. М. Анай) и из устьсылвицкой свиты Среднего Урала.

*Arumberia banksi* Glaessner et Walter, 1975

Табл. XXIX, фиг. 5а–в

**О п и с а н и е.** На поверхности песчаника три рельефных радиально ребристых слепка. На каждом из них преимущественно прямолинейные ребра разделены неглубокими желобками. Слепки отличаются степенью сохранности, деталями строения и поэтому описываются раздельно.

На первом слепке размером 8×7 см в центральной части образца (фиг. 5а) отчетливо устанавливается возвышение площадью 1,5×2 см и высотой 1,5×2 мм, от которого полукругом радиально расходятся ребра, разделенные параллельными желобками. Ребристость достаточно выдержанная и лишь в нескольких случаях отмечается раздвоенные ребер. Высота ребер не превышает 1–1,5 мм, а их протяженность изменяется от 1 см до 4,5 см. Ширина ребер от 2 до 5 мм. В некоторых случаях отмечается увеличение ширины ребер по мере удаления от центрального поднятия. В этом же направлении уменьшается рельефность ребристости. Профиль ребристости обычно выпуклый, реже уплощенный. Разделяющие ребра желобки заметно уже ребер (см. таблицу измерений). Все желобки отчетливо выполаживаются к центральному поднятию и значительно реже, в виде исключения, выклиниваются по мере удаления от вершинки. Помимо многочисленных продольных желобков, иногда наблюдаются редкие короткие косые желобки, разделяющие ребра на отдельные сегменты.

На втором слепке размером 7×5 см степень сохранности не позволяет наблюдать возвышение. Отчетливо устанавливается параллельная рельефная ребристость протяженностью до 5 см. В сохранившемся смежном слое видна ребристость подобного же направления (фиг. 5б).

На третьем слепке размером 10×5 см сохранилась лишь часть возвышения. Прямолинейная рельефная ребристость прослеживается фрагментарно. В смежных слоях отчетливо наблюдается ребристость (фиг. 5в) двух различных направлений. Величина несогласия между двумя разными направлениями ребристости достигает 90°. Глесснер и Уолтер (Glaessner, Walter, 1975) считают ребристость подобного типа отпечатком дистального края рассматриваемых форм.

**Р а з м е р ы (в мм)**

Измерения	Ширина		Длина	
	ребер	желобков	ребер	желобков
Первый слепок	2–5	1–2	7–45	7–5
Второй слепок	1–4	1–3	25–55	15–40
Третий слепок	1–4	1–2	20–30	10–30

**С р а в н е н и е.** По сравнению с описанными формами (Glaessner, Walter, 1975) уральский экземпляр скорее приближается к наименьшим из общих размеров, но отличается несколько большей шириной желобков.

**З а м е ч а н и я.** Имеющиеся реконструкции изображают *Arumberia banksi* в виде кубковидных прикрепленных животных высотой — 5–20 см. Их внутренние и внешние стенки осложнены продольной ребристостью. Полагают, что они принадлежат кишечнополостным неопределенного систематического положения. Известные местонахождения



*Agumbergia* приурочены к докембрию Австралии и Сибири. *Agumbergia* найдены и в серии Нама (Южная Африка).

Помимо *Agumbergia* в устьевых песчаниках р. Косьювы наблюдались своеобразные дихотомически ветвящиеся ископаемые следы типа *Chondrites* (Беккер, 1977).

**М а т е р и а л.** Один образец с тремя слепками ЦГМ, № 1/11406, обр. 2646/1969. Пермская обл., с. Усть-Койва. Сылвицкая серия, усть-сылвицкая свита.

## Глава IV

### ПАЛЕОИХНОЛОГИЯ ВЕНДСКИХ МЕТАЗОА

Ископаемые следы жизнедеятельности беспозвоночных являются одной из немногих транзитных групп окаменелостей, диапазон существования которых пересекает границу докембрия и кембрия. Этот факт заставляет нас обратить более пристальное внимание на эту группу окаменелостей, хотя в целом стратиграфическое значение ископаемых следов оценивается невысоко. С другой стороны общеизвестна огромная эвристическая ценность следов в сфере палеонтологии и палеоэкологии, что представляется особенно важным в деле познания наиболее ранних этапов эволюции животного мира.

По следам можно судить о количестве и разнообразии животных в пределах биотопа, о плотности и вообще о динамике популяций, о трофических явлениях и связях. Палеоихнология дает нам информацию о способах передвижения животных, особенностях поведения и реакции организмов на разнообразные экологические факторы. Нередко имеется возможность получить данные об уровне физической, физиологической и даже нервной организации животного, а в ряде случаев — о его таксономической принадлежности. Что касается докембрия, то вполне вероятно, что именно следы позволят определить время появления первых бентосных метазоа в геологической летописи и существенно дополнить историю освоения животными морского дна.

Установление древнейших следов передвижения является весьма важной, но сложной задачей: наиболее древние докембрийские следы жизнедеятельности очень редки, мало-выразительны в морфологическом отношении и весьма часто дают основание сомневаться в их биологическом происхождении. Скепсис усиливается в результате не критичного описания многочисленных псевдофоссилий как остатков или следов жизнедеятельности метазоа из докембрийских толщ, а также ошибками в определении возраста вмещающих толщ. Даже делая скидку на относительно меньшую изученность довендских отложений (в палеоихнологическом отношении) можно утверждать, что из вендских толщ описано подавляющее большинство докембрийских следов. Можно предположить, что после эпохи глобального лапландского, или варангерского, оледенения, когда зона шельфа была предельно узка и жизнь была, вероятно, сосредоточена в основном в области пелагиали, наступила эпоха великих трансгрессий, время гигантских эпиплатформенных морей и обширных шельфовых зон. Логично предположить существование в эту эпоху очень протяженных литоралей из-за интенсивного размыва суши. В этих совершенно новых условиях произошел вероятно один из самых важных таксономических и популяционных взрывов в истории развития животного мира планеты. Палеонтологически этот взрыв документируется многочисленными остатками бесскелетной фауны и следами жизнедеятельности беспозвоночных.

Венд, по-видимому, был особым этапом в длительном процессе освоения животными дна докембрийского океана.

На протяжении венда количество и разнообразие ископаемых следов прогрессивно возрастает, особенно заметно — в мелководных фациях (Соколов, 1972; Палий, 1976; Палий и др., 1979; Федонкин, 1976а, 1979, 1980а, 1981а; Glaessner, 1969; Banks, 1970; Germs, 1973b; Cloud et al., 1976; Fedonkin, 1977; 1981; Crimes, Germs, 1982 и др.).



Ископаемые следы, известные из отложений вендского возраста (570–650 млн. лет) свидетельствуют о высокой организации вагильного бентоса. В толще осадка эти животные передвигались с помощью перистальтических изменений формы всего тела, как ныне живущие немуртины, аннелиды, сипункулиды и другие, пропуская через пищеварительный тракт осадок, богатый органическим веществом. Об этом свидетельствуют следы *Planolites* и *Neonereites*. В приповерхностном слое и на поверхности осадка вендские *Metazoa* передвигались при помощи волн перистальтики, проходящих по вентральной части тела, как ныне живущие планарии, хитоны и гастроподы (следы *Nenoxites*, *Bilinichnus*, *Aulichnites*), реже — при помощи волнообразных изгибов тела (*Cochlichnus*). Чрезвычайно редко встречаются следы передвижения с участием пароподий.

В качестве особой черты вендских ихноценозов следует выделить наличие в них значительной доли следов с повторяющимися элементами симметрии. Эти следы, по-видимому, были образованы в результате повторения однотипных движений илюодными животными для оптимального охвата осадка при передвижении. Одни животные, продвигаясь вперед, выедали широкую полосу богатого детритом осадка путем поперечных загребаний, которые они совершали передним концом тела. Другие методично выедали осадок, чередуя крутые правые и левые повороты, и т.д. Подобные следы широко распространены в вендских отложениях различных регионов и свидетельствуют об усложнении поведения илюодов в процессе питания.

Наибольший интерес представляют те отложения венда, в которых наряду со следами имеются отпечатки бесскелетных *Metazoa*. Как правило, эти животные систематически никак не соотносятся со следами. Вагильный бентос, судя по следам, в общем отличается более высоким уровнем организации (вероятно, аннелиды и моллюски) при значительно меньшем морфологическом (и таксономическом) разнообразии. Причины этих различий, если верна интерпретация следов, возможно, заключается в специфически направленной и относительно ускоренной довендской эволюции вагильного бентоса в сравнении с пелагическими и седентарными формами.

Примером типично вендских ихноценозов могут служить ассоциации ископаемых следов жизнедеятельности из отложений валдайской серии в юго-восточном Беломорье и Подольском Приднестровье (табл. 2), которые встречаются вместе с отпечатками бесскелетной фауны. Рассмотрим наиболее характерные формы следов.

Как показывают исследования последних лет, наиболее многочисленной и разнообразной в ихнологических спектрах венда является группа *Pascichnia* (следы пастьбы). Следы этой группы обычно отличают сложные траектории перемещения, систематически повторяемые однотипные движения и интенсивность переработки осадка по горизонтам. При этом, как правило, животные не пересекают свой собственный след.

К этой группе относятся следы рода *Vimenites bacillaris* Fedonkin — плотно меандрирующие норки с гладкой нижней поверхностью, и *Aulichnites*, сохраняющийся на кровле пластов песчаника в виде двух пологих валиков, разделенных желобком — последние также демонстрируют интенсивную переработку осадка. Изредка встречаются тесно меандрирующие следы, близкие по траектории *Helminthorharpe*. Судя по морфологии следов, они были оставлены систематически различными организмами, которые однако использовали одинаковый способ перемещения (перистальтический) и одинаковые поведенческие программы (меандрирование). *Bilinichnus simplex* Fedonkin et Palij в виде двух параллельных узких желобков напоминает следы мелких гастропод, латеральные части ноги которых несколько глубже погружены в осадок, чем ее центральная часть, т.е. является следом перистальтического ползания, когда волны сокращений проходят по вентральной стороне тела.

*Nenoxites curvus* Fedonkin — меандрирующие лентовидные следы с поперечными морщинками. Форма следа может свидетельствовать о том, что животное двигалось с помощью волн перистальтики, проходящих по вентральной части тела (как ныне живущие *Turbellaria*, *Loricata* и *Gastropoda*), а его траектория весьма напоминает следы современных гастропод, поедающих пищу с поверхности субстрата. Поперечные морщины



ки скорее отражают работу собирающего ил аппарата, чем перистальтические сокращения брюшной стороны. Наряду со слабо искривленными наблюдаются синусоидальные изогнутые следы с плотно прилегающими меандрами. Это указывает на усложненное поведение организмов, стремившихся оптимально использовать осадок, насыщенный органическим веществом, которым они питались.

*Palaeorascichus delicatus* Palij, представляющий собой последовательность узких дугообразных желобков, плотно прилегающих друг к другу, по-видимому, отражает систематические повторения движений, совершавшихся ползущим животным вкрест направлению его перемещения. В результате организм охватывает более широкую полосу осадка, чем если бы он просто продвигался вперед. Способ передвижения, вероятно, был перистальтическим, как в случае с *Nenoxites* или *Planolites*.

*Palaeorascichnus sinuosus* Fedonkin демонстрирует более сложное поведение организмов, в сравнении с *P. delicatus*: наряду с движениями вкрест направления перемещения наблюдается синусоидальность траектории следа, таким образом, достигается более оптимальное использование осадка.

*Harlianiella podolica* Sokolov, которые в позитивном гипорельефе сохраняются в виде косо исштрихованных валиков, скорее всего относятся к следам питания червеобразных организмов.

Следы питания или проедания (*Fodinichnia*) составляют, вероятно, вторую по численности и разнообразию группу вендских следов жизнедеятельности.

*Planolites* Nicholson — субгоризонтальные норки округлого сечения с гладкими и морщинистыми стенками. Подобные следы могли образовывать илюядные аннелидоморфные животные, передвигавшиеся в толще ила с помощью волн перистальтики, проходящих по всему телу.

*Neopereites uniserialis* Seilacher сохраняются в виде округлых пеллет и являются следами грунтоедов достаточно высокой степени организации, имевших червеобразное тело, развитую пищеварительную систему и передвигавшихся в осадке с помощью волн перистальтики, охватывавших все тело животного. Нередко встречаются участки почти полной переработки поверхности субстрата, усеянные фекальными пеллетами.

*Neopereites biserialis* Seilacher отличается тем, что мелкие фекальные пеллиты располагаются парами, косо ориентированными к направлению перемещения животного. Подобное расположение пеллет, возможно, объясняется тем, что они слегка смещались при отталкивании организма своим задним концом. На некоторых пеллетах с одной и той же стороны видны мелкие вмятины, по-видимому, образованные в результате отталкивания животного при передвижении в толще осадка. Пересечение плоскостей напластования траекториями *N. biserialis* (как и *N. uniserialis*) свидетельствуют о том, что организмы, оставившие указанные следы, передвигались ниже поверхности осадка. Цепочки относительно крупных фекальных пеллет почковидной формы (*N. renarius* Fedonkin) скорее были оставлены на поверхности осадка.

Норки-жилища (группа *Domichnia*) в целом занимают незначительную долю в ихноценозах венда, как и в последующие геологические периоды, приурочены к крайне мелководным зонам шельфа. Так, в верхней пачке (слой 11) разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря обнаружены наклонные тонкие норки *Skolithos declinatus* Fedonkin sp. nov., которые постепенно утоняются книзу. Вполне вероятно, стенки норок были укреплены слизью. Плотность популяции червеобразных организмов, обитавших в этих норках, была довольно высокой: до 20—30 особей на кв. дм. Наличие и других следов в этой пачке показывает, что литораль в венде была очень плотно заселена.

*Bergaueria* Prantl — в венде встречаются, как правило, неглубокие и не очень крупные экземпляры в сравнении, например, с *Bergaueria major* Palij, которая описана из хмельницкой свиты балтийской серии (Палий, 1976). Иногда наблюдаются следы горизонтального перемещения полипов, оставляющих следы типа *Bergaueria* — в этом случае мы наблюдаем серию дуговидных валиков, как бы вложенных один в другой и обращенных вогнутой стороной в сторону слепка базальной части полипа. Подобные формы



найденны в ломозовских слоях могилевской свиты Подольского Приднестровья и возможно, в верхнем докембрии северо-западной Канады (Hofmann, Aitken, 1979).

Группа *Cubichnia* (следы покоя) крайне бедно представлена в вендских ихноценозах, хотя обычно именно эта группа дает наибольшую информацию о морфологии животных. Из валдайской серии по р. Сюзьме описан *Vendichnus vendicus* Fedonkin — след покояющегося животного, имеющий форму двух крыловидных углублений, разделенных медианным валиком. Поперечные короткие бороздки, наблюдающиеся на обеих половинах следа, образовались, вероятно, в результате движений конечностей животного. Отмечается ориентировка *Vendichnus* параллельно линейным знакам течения, что отражает реакцию организмов на движение воды (реотаксис), свойственную большинству из ныне живущих билатерально-симметричных беспозвоночных, обитающих в водной среде. Черты сходства, сближающие описанный след с некоторыми следами, приписываемыми трилобитам, в частности, с *Ixalichnus* Callison (Häntzschel, 1975), позволяют предположить, что продусером *Vendichnus* было билатерально-симметричное нектонное животное, которое скорее активно плавало, чем ползало по дну, так как следов ползания сходной морфологии не обнаружено.

Характерным для вендских ихноценозов можно считать, что подавляющее большинство следов таксономически не соотносится с мягкотелыми, известными по отпечаткам. Это объясняется тем, что следы были оставлены в основном подвижной бентосной фауной, в то время как большее число бесскелетных *Metazoa*, известных по отпечаткам, было нектонными или седентарными формами. Единственное исключение составляет *Suzmites volutatus*, который мог быть оставлен *Pteridium*. Как характерное для венда можно отметить неглубокое зарывание организмов, которые передвигались либо по поверхности осадка, либо чуть ниже, так как вендские следы в основном субгоризонтальные.

В качестве особой черты вендских ихноценозов следует выделить наличие в них значительной доли следов с повторяющимися элементами симметрии. Наибольший интерес среди них представляют следы грунтоедов, образованные в результате повторения однотипных движений (поведение по принципу максимального охвата поверхности осадка при передвижении). К следам этого типа относятся *Harlaniella*, *Palaeorascichnus*, *Nenoxites*, *Vimenites*, *Aulichnites* и другие.

Преобладание следов группы *Pascichnia* в ихнологических спектрах венда позволяет сделать предположение о том, что большая часть вагильного бентоса относилась к микрофагам, то есть организмам, питавшимся мелкими пищевыми частицами, которых они выбирали из грунта.

Наличие общих форм ископаемых следов в толщах, содержащих идентичные или близкие формы мягкотелых, позволяет надеяться на возможность использования следов для корреляции вендских отложений даже на значительном удалении. Однако, это касается прежде всего терригенных фаций, так как карбонатные фации венда палеоихнологически пока исследованы слабо.

Поразительная смена характера ихноценозов происходит вблизи границы венда и нижнего кембрия, конкретнее — на уровне зоны максимального распространения сабеллидитид на Русской платформе (ровенский горизонт) и в немакит-далдыньском горизонте Сибири. В общем эта смена выражается в более высокой степени биологической переработки осадка. Появляется много новых, неизвестных ранее в венде таксонов: *Treptichnus*, *Phycodes*, *Gyrolithus*, *Didymaulichus*, крупные плоско-спиральные формы и другие. Многие формы имеют крупные размеры и значительную глубину, широкое развитие получают морфологически сложные следы питания с повторяющимися элементами симметрии, среди которых наряду с субгоризонтальными и неглубокими (как в докембрии) в большом количестве появляются вертикально ориентированные "двумерные" и "трехмерные" системы, не свойственные вендским ихноценозам, в частности разнообразные шпреитовые норки и вертикально-спиральные следы проедания.

## Стратиграфическое распространение ископаемых следов жизнедеятельности беспозвоночных в верхнем венде и нижнем кембрии Восточно-Европейской платформы

	Венд			Кембрий		
	Волынская серия	Валдайская серия		Балтийская серия		
	1	2	3	4	5	6
<i>Harlaniella podolica</i> Sokolov			—			
<i>Palaeopascichnus delicatus</i> Palij			—			
<i>P.sinuosus</i> Fedonkin		—				
<i>Cochlichnus</i> Hitchcock						
<i>Neonereites uniserialis</i> Seilacher						
<i>N.biserialis</i> Seilacher						
<i>N.renarius</i> Fedonkin						
<i>Nenoxites curvus</i> Fedonkin						
<i>Vendichnus vendicus</i> Fedonkin		—				
<i>Vimenites bacillaris</i> Fedonkin		—				
<i>Intrites punktatus</i> Fedonkin		—				
<i>Bilinichnus simplex</i> Fedonkin et Palij						
<i>Didymaulichnus tirasensis</i> Palij				—		
<i>Bergaueria</i> Prantl				—		
<i>Bergaueria major</i> Palij				—		
<i>Gordia</i> Emmons						
<i>Skolithos</i> Haldemann		—				
<i>S.linearis</i> Haldemann					?	—
<i>Diplocraterion parallelum</i> Torell					?	—
<i>Rhizocorallium</i> Zenker					—	
<i>Teichichnus rectus</i> Seilacher				—		
<i>Treptichnus bifurcus</i> Miller				—		
<i>Treptichnus triplex</i> Palij				—		
<i>Phycodes pedum</i> Seilacher				—		
<i>Aulichnites</i> Fenton et Fenton		—			?	—
<i>Planolites</i> Nicholson						
<i>Gyrolithes polonicus</i> Fedonkin				—		
<i>Rusophycus</i> Hall					—	
<i>Cruziana</i> d'Orbigny						—

Примечание. Цифрами обозначены: 1 — древлянский, 2 — редкинский, 3 — котлинский, 4 — ровенский, 5 — лонтоваский, 6 — талсинский горизонты.

Существенное усиление колонизации морского дна, которое мы наблюдаем в зоне перехода от докембрия к кембрию, возможно, было вызвано воздействием каких-либо биотических и (или) абиотических факторов. Можно предполагать усиление межвидовой конкуренции и хищничества в условиях быстрого роста плотности бентических популяций. Допустимо предположение о том, что освоение осадка в глубину стало возможным, благодаря улучшению условий его аэрации по мере роста содержания кислорода



в атмосфере, а также потому, что более активная утилизация остатков организмов разнообразными редуцентами (более активная в сравнении с вендом) во многих случаях исключала возможность сероводородного заражения придонных слоев воды и осадка, благоприятствуя более активному заселению экологических ниш этой зоны.

Начиная с атдабанского уровня нижнего кембрия и далее следы членистоногих начинают занимать одно из ведущих мест в ихноценозах морского мелководья, хотя изредка следы покоя и передвижения по поверхности дна неизвестных нам членистоногих встречаются в отложениях томмотского возраста.

Сходство ихноценозов нижнего кембрия в различных регионах мира удивительно. Мы можем назвать десятки форм, которые встречаются, начиная с самых нижних горизонтов кембрия, практически повсеместно. Их специфичность и отличия от вендских следов жизнедеятельности позволяет рассматривать эту группу окаменелостей как полезный маркер границы докембрия и кембрия, в которой отразились важнейшие события в судьбе морского бентоса на одном из наиболее ярких рубежей эволюции органического мира.

## Глава V

### ВЕНДОТЕНИДЫ — ВЕНДСКИЕ МЕТАРНУТА

В эволюции жизни на Земле возникновение макроскопических растений с тканеподобным строением произошло, по-видимому, в довендское время, т.е. раньше, чем 680—700 млн. лет назад. Так, из отложений с изотопным возрастом 1.300 млн. лет, серия Белт Северной Америки, известны макроскопические неминерализованные лентовидные остатки шириной от 0,1 до 2 мм, изученные только на породе. Впервые они были описаны как *Helminthoidichnites* (Walcott, 1914), а позднее переописаны как *Proterotaenia*, *Lanceoforma* и *Grupania* (Walter, Oehler, Oehler, 1976). Из донамских кварцитов (примерно верхний рифей) Юго-Западной Африки описаны "ремневидные образования" шириной до 6 мм, для которых предполагается водорослевое происхождение (Glaessner, 1963). К сожалению, растительная ткань в этих ископаемых полностью замещена окислами железа. Далее, на Сибирской платформе из второкаменной (деревинской) свиты Туруханского поднятия (примерно верхний рифей) выделены из породы мацерацией лентовидные остатки — предположительные вендотениды (коллекция В.И. Драгунова). Из примерно одновозрастных отложений лахандинской свиты верхнего рифея с изотопным возрастом 870—900 млн. лет. Сибирской платформы также выделены мацерацией лентовидные остатки шириной 0,3—0,7 мм (колл. Т.Н. Герман). Однако все это единичные, разрозненные территориально находки. Только начиная с венда, с рубежа 580—600 млн. лет лентовидные макрофиты встречаются уже в массовом количестве и на огромных территориях.

В вендских отложениях Восточно-Европейской платформы в изобилии встречаются макроскопические лентовидные остатки организмов, свободные от какой-либо минерализации. В настоящее время они хорошо известны на территории Польши, Ленинградской обл., Прибалтики, Белоруссии, Центральных районов, Украины и Молдавии. Многочисленные находки известны также из одновозрастных отложений Сибирской платформы, но изучены они пока меньше. Все эти лентовидные неминерализованные макрофиты объединены в формальную группу *Vendotaenides Gnilovskaya* — вендотениды (Гниловская, 1971 и др.).

Как правило, вместе с вендотенидами встречаются в огромном количестве органические, также совершенно не минерализованные, бесформенные коричневые пленки, размерами до 100 × 100 мм. За этими пленками с конца прошлого века (Эйхвальд, 1854) укрепилось название "ламинаритовые", так как их первый исследователь



Э.И. Эйхвальд считал их остатками водоросли и описал под названием *Laminarites antiquissimus*. Однако, название это совершенно неправильно в применении к докембрийским органическим остаткам, поскольку род *Laminarites* Sternberg происходит из мезозоя и представляет собой высшие растения. Кроме того, природа докембрийских органических пленок до сих пор остается неясной. Пока не удалось выяснить ни их внешнюю форму, ни обнаружить какую-либо анатомическую структуру. По-видимому, можно присоединиться к мнению тех, кто считает эти органические пленки, или основную их часть, не ископаемыми организмами, а продуктом переработки каких-то растительных остатков — сапропелитом.

Вендотениды, как выяснилось при дальнейших исследованиях, представляют собой довольно разнообразную группу. По общему морфологическому облику они разделяются по крайней мере на две части: лентовидные, изредка раздвоенные — роды *Vendotaenia*, *Dvinia*, *Aataenia*, *Tyrasotaenia* и шнуровидные, интенсивно ветвящиеся — род *Eoholynia*. К первой подгруппе относится также, возможно, род *Fusosquamula*, выделенный Е.А. Асеевой в венде Подольского Приднестровья (Асеева, 1976, с. 57, табл. XX, фиг. 1–2). Эти сравнительно короткие, около 10 мм длиной, организмы с резким расширением в средней части, сужающимися концами напоминают довендский род *Lanceoforma* Walter, Oehler, Oehler. Несколько особняком стоит род *Pilitela*, образующий пучки тонких волокон, общей шириной до 1,5 мм (Асеева, 1976, с. 57–58, табл. XX, фиг. 3, 5).

Наиболее полные сведения имеются о роде *Vendotaenia*, давшем название всей группе вендотенид (Гниловская, 1971, 1975, 1979). В породе вендотении представляют собой эластичные темно-коричневые ленты, сплошь покрывающие поверхности напластования (табл. XXX, XXXI). Длина до 150 мм, ширина постоянна на одном экземпляре и колеблется на различных от 0,5 мм до 3 мм, толщина составляет доли миллиметра. Изредка наблюдается ветвление лент на две примерно равные исходной по длине и ширине (табл. XXX, фиг. 3; табл. XXXIII, фиг. 3), есть один экземпляр, где лента разветвляется на четыре дочерние ленты (табл. XXX, фиг. 1). Элементарный химический анализ вещества *Vendotaenia* обнаруживает С — 41,3%, Н — 5,1%, N — 0,5%, S +0—53,1%. Повышенное содержание микроэлементов металлов Fe, Co, V и Cu в слоевище *Vendotaenia* может указывать на автогетеротрофный обмен веществ. Высокая концентрация порфиринов свидетельствует о наличии хлорофилла в исходном веществе и доказывает растительную природу вендотений. Особенно ценным оказалось изучение под микроскопом фрагментов вендотений, извлеченных из породы растворением ее в плавиковой кислоте. Ленты вендотений имеют тканеподобное строение, однако без каких-либо признаков проводящей системы, что свидетельствует об их водорослевой природе. Слоевище, вероятно, двуслойное, многорядное, клетки (?) расположены продольными рядами по длине слоевища. Эти ряды видны достаточно отчетливо, создавая волокнистую поверхность слоевища (табл. XXXIII, фиг. 1–2), наблюдаемую в амплитудном световом микроскопе, тогда как отдельные клетки различаются в аноптральном и фазово-темнопольном, размеры их около 3–5 мкм. У *Vendotaenia* обнаружены спорангии, расположенные на поверхности слоевища продольными рядами. Наблюдается два различающихся типа строения спорангиев и расположения их в рядах.

В одном случае (табл. XXXVI, фиг. 2) наблюдаются продольные ряды по всей длине сохранившихся фрагментов слоевища. Таких рядов от 2 до 4, два из них идут вдоль краев слоевища. Спорангии в рядах расположены очень тесно. В соседних рядах спорангии лежат примерно на одном уровне. Размеры их колеблются от 100 до 135 мк, форма округлая или несколько удлинённая. По-видимому, каждый спорангий состоит из множества мелких спор (?) размером 10–20 мкм.

В другом случае (табл. XXXII, фиг. 1–4) спорангии расположены короткими продольными рядами в средней части имеющихся фрагментов слоевища, обычно 2 ряда, по 3–5 спорангиев в каждом. В соседних рядах спорангии располагаются в шахматном порядке, их примерные размеры — 60–100 мкм. Спорангии имеют сферическую форму.



Содержимое их разделено на 4—8 частей. Можно высказать предположение, что спорангии подобного облика представляют собой многоклеточные спорангии — оогонии, содержащие крупные яйцеклетки. Интересно, что образования, интерпретируемые здесь как спорангии, напоминают отдельные формы, относимые к микрофитопланктону (по мнению Б.В. Тимофеева — *Sphaeromorphida*).

Из изложенного следует, что *Vendotaenia* представляют собой уже *Metaphyta*, вероятно одни из самых древних. Возникновение *Metaphyta*, макрофитов с тканеподобным (тканевым) строением слоевища произошло в результате длительного эволюционного пути от одноклеточных планктонных микроскопических водорослей. По представлениям современных палеоальгологов (Schopf et al., 1973), главными этапами этого пути были появление полового размножения у древнейших эукариот, закономерное чередование в их жизненном цикле полового (гаплоидного) и бесполого (диплоидного) поколений, наконец, приобретение бесполом (диплоидным) поколением главного значения в жизненном цикле. Можно высказать предположение, что вендотении как раз и представляют собой диплоидное поколение метафитных водорослей. По общему облику слоевища и характеру спорангиев, типу обмена веществ можно предположить, что *Vendotaenia* являются бурыми водорослями.

Ниже дается краткая характеристика всех известных вендотенид.

### Род *Vendotaenia* Gnilovskaya, 1971

Табл. XXX, фиг. 1—5; XXXI, фиг. 1—6; XXXII, фиг. 1—4; XXXIII, фиг. 1—3, 5, 6; XXXVI, фиг. 2

*Vendotaenia*: Гниловская, 1971, с. 105—106; 1974, с. 59; 1975, с. 954; 1976, с. 10—12; 1979, с. 40.

*Laminarites*: Тимофеев, 1966, с. 16—17, табл. I, фиг. I, табл. II, фиг. 1a.

Типовой вид. *V. antiqua* Gnilovskaya, 1971; Ленинградская обл.: венд, котлинская свита.

Диагноз. Слоевище лентовидное, длиной до 150 мм, шириной 0,25—3,5 мм, плотное, изредка разветвляющееся. Слоевище многоклеточное, многослойное, многорядное, хорошо видны продольные ряды клеток, размер клеток 3—5 мкм. Спорангии сферические, расположены длинными или короткими продольными рядами, размеры 50—90 мкм.

Видовой состав. Описан один вид — *V. antiqua* Gnilovskaya, 1971, представленный четырьмя морфологическими разновидностями, четко различающимися в породе по ширине лент. Пределы колебаний ширины лент в каждой группе следующие: *V. antiqua forma prima* — 0,25—0,50 мм; *V. antiqua forma secunda* — 0,5—1,0 мм; *V. antiqua forma tertia* — 1,0—1,5—2,0 мм; *V. antiqua forma quarta* — 2,0—3,5 мм. При микроскопическом изучении слоевищ этих разновидностей различий в структуре обнаружить не удалось.

Следующий род — пока менее изученный.

### Род *Dvinia* Gnilovskaya, 1979

Табл. XXXVI, фиг. 5

*Dvinia*: Гниловская, 1979, с. 171—172.

Типовой вид. *D. fibrosa* Gnilovskaya, 1979; Белоруссия, Эстония; венд-кембрий, балтийская серия, ровенский и лонтоваский горизонты.

Диагноз. Трубки гладкие, узкие, эластичные, коричневого цвета, шириной 0,2—0,3 мм. Стенки сравнительно плотные, с четкой и тонкой продольно-волокнистой тканеподобной структурой.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. *Dvinia* напоминает *Tyrasotaenia*, особенно *T. tungusica*, трубчатым строением. Но у *Dvinia* трубка гораздо плотнее и имеет четкую продольно-волокнистую

структуру, тогда как у *Tyrasotaenia* она бесструктурна. В тех случаях, когда у *Dvinia* сохраняется только фрагмент одной стенки, она напоминает *Vendotaenia* продольно-волокнистой структурой. Однако даже одна стенка *Dvinia* гораздо плотнее, чем многослойное слоевище *Vendotaenia*, а продольная структура *Dvinia* значительно рельефнее и не имеет такой строгой закономерности строения, как у *Vendotaenia*. Кроме того, у *Dvinia* пока не обнаружены органы размножения, что затрудняет понимание самой природы этого организма.

Еще один род лентовидных вендотенид с тканеподобным слоевищем.

### Р о д *Aataenia* Gnilovskaya, 1976

Табл. XXXV, фиг. 1

*Aataenia*: Гниловская, 1976, с. 11–12.

Т и п о в о й в и д — *A. reticularis* Gnilovskaya, 1976; Московская синеклиза, скважина Аа; венд, любимская свита.

Д и а г н о з. Слоевище имеет отчетливое клеточное строение, многорядное, до 12 клеточных рядов. Клетки примерно прямоугольные, в соседних рядах лежат на одном уровне, их размеры 6 × 4 мкм. Органов размножения не найдено.

В и д о в о й с о с т а в. Описан пока один вид.

### Р о д *Tyrasotaenia* Gnilovskaya, 1971

Табл. XXXIV, фиг. 1–4

*Tyrasotaenia*: Гниловская, 1971, с. 106–107; 1974, с. 59; 1976, с. 11–12; 1979, с. 41.

Т и п о в о й в и д — *T. podolica* Gnilovskaya, 1971; Подольское Приднестровье, венд, каниловская свита, комаровские слои (верхняя часть).

Д и а г н о з. Слоевище лентовидное, трубковидное, сравнительно узкое 0,3–0,5 мм шириной и короткое, длиной до 10 мм, по-видимому, двуслойное, края четкие. Слоевище тонкое, почти прозрачное, сминающееся в многочисленные складки или плотное, темно-коричневое. Поверхность бесструктурная. Клеточное строение и органы размножения не обнаружены.

В и д о в о й с о с т а в. *T. podolica* Gnilovskaya, 1971; самые верхи венда — самые низы базальных горизонтов кембрия Восточно-Европейской платформы. *T. tungusica* Gnilovskaya, 1979; платоновская свита, немакит-далдынский горизонт Сибирской платформы.

Несколько особняком стоит род *Eoholynia*.

### Р о д *Eoholynia* Gnilovskaya, 1975

Табл. XXXV, фиг. 2–4, 6

*Eoholynia*: Гниловская, 1975, с. 954–955; 1976, с. 12; 1979, с. 42.

Т и п о в о й в и д. *E. mosquensis* Gnilovskaya, 1975; Московская синеклиза; венд, редкинская серия, нелидовская и бородинская свиты.

Д и а г н о з. Слоевище шнуровидное, интенсивно ветвящееся. Высота кустика около 10 мм, прикрепление центральное, вблизи основания образуется, по-видимому, пучок из 3–5 тонких шнуровидных главных ветвей, ветвящихся моноподиально, ширина их 100–150 мкм. Боковые ветви, в свою очередь, ветвятся примерно дихотомически, их ширина 50–80 мкм, к концам — до 20 мкм. Поверхность слоевища мелкозернистая, внутренний слой в ряде случаев можно интерпретировать как однорядную нить, в которой размеры клеток примерно 65 × 75 мкм. Вся поверхность слоевища усеяна многочисленными сферическими телами, которые рассматриваются нами как спорангии. Они сидячие, расположены, как правило, на поверхности главных и боковых ветвей, реже на вершинах конечных. Размеры их 50–100 мкм. Интересно отметить, что на сапропелевых пленках вблизи слоевища в изобилии сохранились, кроме споран-



гиев описанного облика, сферические тела значительно меньше размера 15–20 мкм. Возможно, что это споры, выпавшие из спорангиев. По общему облику слоевища и расположению на нем спорангиев можно предположить, что *Ecoholynia* относится к бурым или красным водорослям. Характер ветвления слоевища указывает на центральное прикрепление растения и бентосный образ жизни.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Таким образом, вендотениды или, по крайней мере, большая их часть являются микроскопическими многоклеточными водорослями, некоторые — явно бентос и относят-ся они к первым или к одним из первых *Metaphyta*.

Распределение *Vendotaenides* в разрезе венда Восточно-Европейской платформы представляется в настоящее время следующим образом.

Древнейшие вендотениды Восточно-Европейской платформы связаны с нижней половиной валдайской серии. В редкинской свите Московской синеклизы появляются мелкие кустистые вендотениды со шнуровидным слоевищем, принадлежащие роду *Ecoholynia*. Они хорошо известны по скважинам Солигалич-1, Солигалич-7, Галич-1, Рослятино-1, Бобровская. Находки *Ecoholynia* пока известны только из нижневалдайской редкинской свиты и не встречены в верхневалдайской.

Кроме того, в редкинской свите Московской синеклизы найдены своеобразные организмы — возможно гриб — *Caudina* Gnilovskaya (скв. Дорогобуж и Воробьево). Чрезвычайно многочисленны в редкинской серии остатки колониальной водоросли *Orbisiana* Sokolov (табл. IV, фиг. 7), которая образует цепи и сети-скопления округлых клеток, имеющих в разных колониях разные размеры. Многочисленны *Leiothrichoides* Hermann, покрывающие органические пленки.

С верхней половиной валдайской серии связано повсеместное распространение *Vendotaenia*, встречающихся в изобилии (поваровская серия Московской синеклизы; люблинская серия Польши; котлинская свита Прибалтики и Ленинградской обл.; котлинская свита Белоруссии, нагорная и каниловская свиты Украины; авдарминская серия Молдавии в составе каушанской, соколецкой и феропонтьевской свит.

Наиболее полный и хорошо изученный материал имеется по Украинскому Приднестровью и Молдавии. В этом разрезе первые вендотениды появляются в джуржевских слоях нагорнянской свиты Украины: с. Креницы в устье р. Лядова — по данным автора; с. Лоевцы, Миньковцы, с. Лядова, с. Калюс, с. Малый Берег — по данным А.А. Ищенко (Ищенко А.А., Коренчук Л.В., 1979), и Молдавии: пр. берег р. Днестр, жел.-дор. разезд 220 (по данным автора). На поверхности напластований в большом количестве встречены темно-коричневые ленты *Vendotaenia*. Вместе находятся ленты различной ширины, обычно они смяты, перекручены, а не сохраняются развернутыми, т.е. сравнительно тонкие и эластичные. Чаще всего встречается *V. antiqua forma tertia*, несколько реже *V. antiqua forma prima*, изредка *forma quarta* и *forma secunda*. В фитоценозах, исследованных А.А. Ищенко, отмечаются многочисленные находки *V. a. forma secunda* и редкие *forma prima*, соотношение *forma tertia* и *forma quarta* такое же, как по данным автора. При микроскопическом изучении фрагментов лент видно, что слоевища были тонкими, эластичными, легко сминались в складки, тканеподобное строение различается не четко, но встречаются также слоевища плотные, не сминающиеся в складки. Очевидно, что анатомия джуржевских вендотений требует более основательно-го изучения.

В вышележащих калюсских слоях каушанской свиты Молдавии (скв. Болотино-1, интервал 755–784 м, данные автора) остатки в изобилии и равномерно встречаются по всему разрезу, наиболее изобильны в породе представители *V. antiqua forma quarta*, сохраняющиеся как плотные, глянцево-черные, очень широкие и короткие ленты — шириной до 3,5 мм при длине 30 мм, свободно расположенные на поверхности напластования. Вторым характерным элементом калюсской флоры являются более узкие и короткие черные ленты, покрывающие сплошь поверхность напластования, ширина их соответствует *V. antiqua forma secunda-tertia*. Создается впечатление, что они ветвились, хотя это может быть и результатом наложения лент друг на друга. Возможно,



что к одному концу, скорее всего верхнему, эти короткие ленты слегка расширились. Присутствуют и несомненные ленты *V. antiqua forma tertia*, часто смятые в четкие и длинные продольные складки. Микроскопическое изучение показывает плотные, темно-коричневые рельефные слоевища, поверхность как бы мелкозернистая. Тканеподобное строение довольно четкое и очень тонкое. На Украине калюские вендотении, исследованные А.А. Ищенко (Ищенко, Коренчук, 1979) (с. Миньковцы, с. Малый Берез, с. Лоевцы, с. Пилипы), образуют два уровня в низах и верхах разреза и разделены толщей, не содержащей *Vendotaenia*. В нижней пачке преобладает *forma tertia*, реже *forma secunda*, в верхней при преобладании *forma tertia* встречается *forma quarta* и *secunda*.

В вышележащих салкуцких и лунгуцких слоях каушанской свиты Молдавии встречаются *V. antiqua forma secunda* и *forma tertia*.

В вышележащей соколецкой свите авдарминской серии Молдавии (наиболее обстоятельно изучен разрез скв. Болотино-1, интервал 738–641 м) и одновозрастных соколецких слоях каниловской свиты Украины — что примерно соответствует даниловской, жарновской и крушановской свитам, вендотении из которых были изучены А.А. Ищенко (Ищенко, 1982) — в массовых количествах встречаются прекрасной сохранности *V. antiqua forma tertia*, причем ширина лент обычно около 1 мм и реже ближе к 2 мм. Несколько реже, но также в изобилии, встречается *V. antiqua forma secunda*, ленты обычно покрывают сплошь всю поверхность напластования. Как правило, эти разновидности встречаются на разных плоскостях напластования и значительно реже совместно. Очень редко встречаются узкие вендотении *V. antiqua forma prima*. В фитоценозах, изученных А.А. Ищенко, изредка встречаются *forma quarta* и новый, выделенный ею род. Микроскопическое изучение обнаруживает сравнительно тонкие, светло-коричневые, эластичные слоевища с четким тканеподобным строением, особенно хорошо различимым вдоль краев. Иногда встречаются очень тонкие, светло-желтые слоевища, на которых тканеподобное строение видно плохо.

Вышележащая ферапонтьевская свита Молдавии (скв. Болотино-1, интервал 462–527 м) подразделяется по флоре вендотенид на две четко различающиеся части: основную по объему около 26 м нижнюю с *Vendotaenia* и маломощную около 10 м верхнюю с *Tyrasotaenia*. Они разделены толщей около 32 м, не содержащей вендотенид. Нижняя толща переполнена прекрасной сохранности лентами вендотений, лежащими на поверхности напластований развернутыми по длине и ширине, часто изгибающимися, но без перекручивания, что говорит о слоевищах достаточно плотных. Они относятся к морфологическим разновидностям *V. antiqua forma secunda* и несколько реже *V. antiqua forma tertia*, встречающимися совместно. Микроскопическое изучение обнаруживает тонкие светло-желтые слоевища с четким тканеподобным строением. Интересно, что извлечен растворением фрагмент слоевища в месте его раздвоения (табл. XXXIII, фиг. 3). Встречено несколько узких и плотных слоевищ, внутри которых имеется своеобразная структура из перекрещивающихся темно-коричневых тяжей, смысл которой не ясен (табл. XXXIII, фиг. 6). Встречены также ленты без характерного продольно-волокнистого строения.

Верхняя толща до границы с кембрием переполнена отличной сохранности короткими и узкими лентами *Tyrasotaenia*. На плоскости напластования они лежат смятыми в складки, изогнутыми с перекручиванием, что говорит о тонком и эластичном материале, и четко отличаются от типичного облика вендотений в породе. Микроскопическое изучение показывает чрезвычайно тонкие светло-желтые бесструктурные ленты *Tyrasotaenia podolica*, способные сминаться в самые разнообразные складки, в том числе и тонкие поперечные складки смятия. Однако, встречаются также ленты с неясной продольной структурой.

Найдено, кроме того, несколько лентовидных фрагментов, которые образованы переплетением узких и длинных коричневых нитей (табл. XXXIII, фиг. 4). Нити в пределах ленты расположены довольно беспорядочно, хотя в целом ориентированы



продольно, каких-либо следов клеточного строения в нитях не наблюдалось. На Украине в студенической свите, примерно соответствующей феррапонтьевской свите Молдавии и завершающей разрез венда, вендотениды встречаются в изобилии по всему разрезу и представлены в основной массе теми же двумя морфологическими разновидностями *V. a. forma tertia* и *forma secunda*, изредка встречаются, по данным А.А. Ищенко, *forma quarta* и новый выделенный ею род. Важно отметить, что в непрерывном разрезе с Китайгород, изученном А.А. Ищенко, наблюдается непосредственно в кровле студенической свиты маломощная (первые десятки сантиметров) пачка, в которой при явном преобладании на породе узеньких и коротких лент *Tyrasotaenia* встречаются крупные ленты *Vendotaenia* и гребки *Sabellidites*. Пока это единственный случай нахождения *Vendotaenia* с *Tyrasotaenia* и он требует дальнейшего изучения.

Из других разрезов верхней половины валдайской серии вендотениды отобраны не так детально, поэтому история их развития в других регионах Восточно-Европейской платформы вырисовывается пока несколько обобщенно.

В пределах Московской синеклизы — поваровская серия — в большом количестве встречаются типичные вендотениды, представленные *Vendotaenia antiqua forma tertia* шириной 1,0–1,5 мм. В самых верхах разреза венда, в решминской (селигерской) свите найдены пока только вендотениды, проходящие, по-видимому, до подошвы кембрия. Остатки *Tyrasotaenia* в Московской синеклизе пока не найдены. Микроскопическое изучение обнаруживает прекрасной сохранности слоевища с тканеподобным строением. Толщина слоевища и, соответственно интенсивность окраски, может быть различной от плотных красновато-коричневых лент до тонких почти прозрачных бледно-желтых. Найдены слоевища (скв. Торопец, Ровно) с сохранившимися спорангиями двух типов. Спорангии, расположенные длинными продольными рядами (табл. XXXVI, фиг. 2), и вероятно многоклеточные редкие спорангии второго типа (табл. XXXII, фиг. 1–4). Помимо типичных структур, которые с достаточной уверенностью можно интерпретировать как спорангии, очень часто встречаются слоевища, покрытые россыпью точечных органических сгущений (табл. IV, фиг. 5). Природа их не ясна, хотя возможно, они также имеют какое-то отношение к органам размножения первого типа.

На очень многих слоевищах вендотений в Московской синеклизе встречены своеобразные органические структуры, представляющие собой эпибионты *Primoflagella*, которые сплошь покрывали и сами слоевища, и органические пленки, встречающиеся вместе с ними.

В поваровской серии Московской синеклизы в изобилии встречаются органические сапропелевые пленки, находящиеся на разных стадиях переработки. Они представляют собой прекрасный субстрат, на котором сохраняются как мелкие организмы, так и тонкие детали строения более крупных организмов, неизбежно разрушающиеся при химической обработке, если растительные остатки лежат прямо в породе. Так, спорангии *Vendotaenia* первоначально были найдены именно на сапропелевой пленке. На органических пленках был обнаружен другой род вендотенид с многорядным лентовидным слоевищем — *Aataenia Gnilovskaya*. На органическом субстрате сохранились завитки "Helminthoidichnites" Walcott. Чрезвычайно многочисленны, особенно в низах поваровской серии, органические пленки сплошь покрытые переплетением тончайших нитей *Leiothrichoides Hermann*.

В котлинской свите Белоруссии в изобилии встречены прекрасной сохранности *Vendotaenia*. Однако даже в наиболее полных разрезах пока не удалось обнаружить *Tyrasotaenia*. Белорусские вендотениды в большинстве своем принадлежит *V. antiqua forma tertia*, но в отличие от Московской синеклизы имеют ширину 1,5–2,0 мм. Кроме них довольно часто встречаются *forma quarta*, но ленты эти не плотные, темно-коричневые, как в Молдавии, а тонкие, светло-желтые. Микроскопическое изучение обнаруживает светло-желтые слоевища с очень хорошей тканеподобной структурой. Встречаются плотные слоевища, но большинство очень тонкие, светло-желтые до почти прозрачных. Слоевища подавляющего большинства вендотений сплошь покрыты своеобразными эпибионтами *Primoflagella*, такими же как в Московской синеклизе.



В Ленинградской области и Прибалтике котлинская свита переполнена светло-коричневыми лентами вендотений, вместе с которыми встречаются органические пленки. Остатков тирасотений не найдено. Вендотении представлены *V. antiqua forma tertia*, шириной ближе к 2 мм. Микроскопическое изучение обнаруживает светло-желтые слоевища с четким тканеподобным строением.

В Польше в люблинской серии, так же как и в одновозрастных отложениях Молдавии и Украины (по представлениям автора), четко различаются две последовательные толщи — нижняя с *Vendotaenia* и верхняя с *Tyrasotaenia*. В скв. Radzin в интервале 1630,1 — 1640,1 встречены хорошей сохранности многочисленные *V. antiqua forma secunda*. При микроскопическом изучении выявляется тонкое тканеподобное строение слоевищ. В скв. Karlonosy в интервале 1354,2—172,0 порода переполнена хорошей сохранности *V. antiqua forma tertia*. При микроскопическом изучении обнаруживаются прекрасной сохранности слоевища с четким тканеподобным строением. Верхняя толща прослеживается в скв. Radzin в интервале 1612,1—1612,7 м. Поверхность напластования покрыта короткими и тонкими ленточками *Tyrasotaenia* шириной 0,37—0,50 мм. При микроскопическом изучении выявляется два типа лент: светло-желтые, бесструктурные, сминающиеся в самые разнообразные складки *T. podolica*, как в разрезах верхов венда Молдавии и Украины, и плотные темно-коричневые, почти не смятые в складки *T. tungusica*. Подобная же картина наблюдается в скв. Karlonosy, где в интервале 1340,2—1340,7 встречена масса мелких лент *Tyrasotaenia*, представленных тонкими светло-желтыми эластичными *T. podolica* и плотными темно-коричневыми *T. tungusica*. Однако, в обоих разрезах толща с *Vendotaenia* отделена от толщи с *Tyrasotaenia* некоторым интервалом.

Ровенские (балтийские) вендотениды изучены пока только в разрезе Молдавии (скв. Чок-Майдан), в Белоруссии (скв. Верхнедвинская интервал 450—459 м; скв. Брест—17, интервал 811—814 м), в Эстонии (скв. Нарва, интервал 106—107 м) и на Сибирской платформе в платоновской свите по р. Сухая Тунгуска и в немакит-далдынской свите на р. Котуйкан на Анабарском поднятии. Они представлены родом *Tyrasotaenia* — *T. tungusica*, в небольшом количестве *T. podolica* в самых низах свиты и родом *Dvinia*.

Насколько можно судить по имеющемуся материалу (Молдавия, скв. Чок-Майдан-379, ферапонтьевская свита венда — тигечская свита кембрия), на границе докембрий-кембрий происходит постепенная замена преобладающего вида *T. podolica* видом *T. tungusica*, при этом в пачке мощностью около 10 м они встречаются совместно. В скв. Чок-Майдан в литологически однородной толще черных сланцев граница докембрий-кембрий проводилась по массовому появлению сабеллитид рода *Sokoloviina Kirjanov* в интервале 1237—1242 м. Вблизи этой границы распределение тирасотений происходит следующим образом: гл. 1245—1248 м — четкое преобладание *T. podolica* с очень редкими *T. tungusica*; гл. 1243—1246 м — *T. tungusica* начинает встречаться чаще, чем *T. podolica*; 1235—1237 м — *T. tungusica* значительно чаще, чем *T. podolica*; 1232—1235 м — *T. podolica* исчезает, встречается только *T. tungusica* и появляются сабеллитиды. Несколько другая картина наблюдается в пограничных отложениях докембрия-кембрия Белоруссии (скв. Страдечь-17 в Брестской впадине и скв. Верхнедвинск), где *Vendotaenia*, переполняющие породу вплоть до кровли венда, сменяются *Tyrasotaenia* и *Dvinia* в ровенских отложениях венда. Важно отметить, что это происходит, по видимому, в непрерывном разрезе, в однородной литологически толще скв. Страдечь-17. Так в интервале 814—817 м еще наблюдается *Vendotaenia*, а в интервале 808,5—814 м уже *Vendotaenia* не встречается, зато в изобилии *Tyrasotaenia* (*T. podolica*) и *Dvinia*, многочисленны также фрагменты *Sabellitides*. В этом разрезе граница проводится (Бессонова и др., 1979) на глубине 814 м и, таким образом, роды *Tyrasotaenia* и *Dvinia* впервые появляются только там, где род *Vendotaenia* уже не встречается. Подобная резкая смена наблюдается и в скв. Верхнедвинск, но, возможно, она связана с небольшим перерывом на границе.

В платоновской свите по р. Сухая Тунгуска в аналогах немакит-далдынского гори-



зонта встречены хорошей сохранности *T. tungusica* вместе с многочисленными сабеллидитами. В немакит-далдынской свите на правом берегу р. Котуйкан в 5,5 км выше ее впадения в р. Котуй найдены фрагменты *Dvinia* совместно с многочисленными *Sabellidites*. На Сибирской платформе немакит-далдынский горизонт считается верхами докембрия, а на Восточно-Европейской платформе отложения с очень близкими органическими остатками относились к основанию кембрия. Поэтому, частный вопрос о возрасте *T. tungusica* и *Dvinia* решается в зависимости от того, как решается вопрос о положении границы докембрий—кембрий.

В заключение можно сказать, что первая попытка использования вендотенид в стратиграфии докембрия позволила выделить три флоры, сменяющие друг друга:

I — редкинская — *Eoholynia* Gn., *Caudina* Gn., спирали типа *Helminthoidichnites* Walcott, *Orbisiana* Sokolov, *Leiothrichoides* Hermann.

II — котлинская — *Vendotaenia* Gn., *Aataenia* Gn., *Leiothrichoides* Hermann, *Sarmenta* Gn., *Primoflagella* Gn.

III — поздневалдайская — раннебалтийская (ровенская) — *Tyrasotaenia podolica* Gn., *T. tungusica* Gn., *Dvinia* Gn.

## Глава VI

### ВЕНДСКИЕ АКТИНОМИЦЕТЫ И ОРГАНИЗМЫ НЕЯСНОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ

В 1970 г. при исследовании анатомии *Vendotaenia* в амплитудном световом микроскопе были обнаружены организмы, описанные в 1979 г. как *Primoflagella* Gnilovskaya. Эти организмы, размеры различных частей которых составляют микроны и доли микрон, покрывают в огромном количестве, тысячами, поверхность слоевищ *Vendotaenia* и встречающихся с ними сапропелевых пленок. Последнее обстоятельство, а также находки слоевищ *Vendotaenia* без *Primoflagella* исключают предположение, что *Primoflagella* могла быть каким-то анатомическим элементом *Vendotaenia*. Очевидно, что *Promoflagella* — это организм морфологически независимый от *Vendotaenia*, являющийся эпibiонтом по отношению к нему. Геологическое и географическое распространение *Primoflagella* совпадает с *Vendotaenia* — широкое распространение во всей валдайской серии Восточно-Европейской платформы и изобилие материала исключает предположение о засорении из более молодых отложений.

Долгое время *Promoflagella* изучалась только в амплитудном световом микроскопе, в результате чего было выявлено два морфологических элемента, условно названных "головная" и "хвостовая" части организма. "Головная часть" приблизительно удлинено-эллипсоидальная, но значительно варьирует по форме и положению вздутия на верхнем конце, размеры ее в среднем  $3 \times 10$  мкм, цвет темно-коричневый. "Головная часть" переходит в "хвостовую" более или менее резко. "Хвостовая часть" шириной менее 0,5 мкм и длиной иногда до 50 мкм, цвет светло-желтый. "Хвостовые части" *Primoflagella* оплетают поверхность субстрата, возможно в него зарываясь. Оставалось, однако, совершенно неясным, что представляют "головная" и "хвостовая" части, имеют ли какое-то продолжение и, возможно, соединение друг с другом. Исследование в амплитудном микроскопе не могли дать ответа на этот вопрос. Та же картина строения *Primoflagella*, без каких-либо новых деталей, выявилась при использовании сканирующего микроскопа. В 1979 г. организм с описанным строением был опубликован под названием *Primoflagella*. Вопрос о его природе оставался открытым.

Существенно новые результаты были получены при использовании анострального, интерференционного, фазово-контрастного и фазово-темнопольного световых микро-



скопов и электронного трансмиссионного. Этот частный опыт имеет, по-видимому, принципиальное значение, так как по сложившейся традиции, микропалеонтологи, изучающие докембрийские организмы, используют из оптических методов только амплитудный микроскоп, что вероятно не позволяет приблизиться к решению многих проблем.

В результате использования всех этих методов выяснилось, что действительно "хвостовые" части *Primoflagella* имеют продолжение и связаны между собой, но не непосредственно, а через общую систему тонких ветвящихся нитей шириной в десятые доли микрона, в которую "хвостовые" части переходят. Организмы с таким строением до сих пор не были известны среди ископаемых. Для достоверной интерпретации природы *Primoflagella* результаты исследования неоднократно обсуждались в широком кругу микробиологов. Специалисты-бактериологи к которым обращались за консультацией — Г.А. Заварзин и В.Д. Кузнецов (Институт микробиологии АН СССР, Москва), Л.В. Калакуцкий — несмотря на известную неполноту и неясность данных, уверенно относят *Primoflagella* к *Actinomycetes*. По современным представлениям, актиномицеты — это прокариотные мицелиальные организмы, являющиеся бактериями, многие из них обладают антибиотической активностью. По ряду сообщений и раньше предполагалось древнее происхождение актиномицетов, но, видимо, только теперь получено достоверное подтверждение того, что уже 600 млн. лет назад эта группа имела высокоорганизованных представителей. В соответствии с выводом об актиномицетной природе *Primoflagella* находится и факт относительной бедности сообщества микроорганизмов, по сути дела это сообщество представлено вероятно единственным видом *Primoflagella*, что может объясняться его антибиотической активностью.

Таким образом, *Primoflagella* состоит из вегетативной части, представленной мицелием, тончайшие гифы которого подобно паутине оплетают субстрат, и генеративной части, представленной спорангиеносными гифами ("хвостовые" части), отходящими от мицелия, и спорангиями ("головные" части), сидящими на спорангиеносцах. Гифы мицелия часто как бы разорваны на небольшие фрагменты, слегка отодвинутые друг от друга, но общее их расположение на субстрате с очевидностью показывает, что мицелий состоял из достаточно длинных ветвящихся гифов.

Гифы мицелия, а также отчасти спорангиеносцы и спорангии *Primoflagella* погружены в прозрачную слоистую пленку, покрывающую с некоторыми перерывами поверхность *Vendotaenia*. Эта пленка видна в интерференционном и фазово-темнопольном световом микроскопах, а также в электронном трансмиссионном. При наблюдении в отраженном свете в ней видны минеральные частицы. Предполагается, что эта пленка представляет собой фоссилизованную слизь, либо выделенную *Vendotaenia*, либо являющуюся продуктом жизнедеятельности *Primoflagella*.

Внутреннее строение спорангиев *Primoflagella* оказалось возможным изучить только методами интерференционной и электронной трансмиссионной микроскопии. В интерференционном микроскопе видно, что значительная часть спорангиев имеет четкие очертания, ровную поверхность, они гомогенны и не обнаруживают какую-либо внутреннюю структуру. Однако наблюдаются спорангии, обнаруживающие определенную внутреннюю структуру, которые по степени проявления этой структуры можно расположить следующим образом: 1) на поверхности спорангиев выступают продольные, волнистые тонкие более светлые полосы, ограничивающие параллельные ряды, число которых на одной стороне спорангия около 10; 2) в этих рядах проступают мелкие частицы, плотно упакованные, расположенные линейно одна под другой; 3) частицы начинают как-бы отодвигаться друг от друга, располагаясь несколько свободнее, спорангий приобретает нечеткие очертания, гроздевидную форму; 4) становится видно, что частицы имеют эллипсоидальную, несколько изогнутую форму; 5) и, наконец, спорангий как бы рассыпается. Частицы встречаются как по отдельности, так и парами, причем пары расположены параллельно длинным осям, и выпуклость одной частицы прилегает к вогнутости другой. Описанные степени проявления внутренней структуры возможно соответствуют последовательным степеням зрелости спорангиев. Кроме отдельных



частиц и их пар встречаются также крупные, в десятки раз превосходящие размеры спорангия скопления частиц. Возможно, по аналогии с современными актиномицетами, в таких скоплениях частицы склеиваются слизью, выделяемой актиномицетами. Природа этих частиц пока не ясна окончательно. Более того, нет абсолютной уверенности, что отдельные частицы, их пары, их крупные скопления представляют собой те же образования, которые проступают в спорангиях. Размеры этих частиц лежат на грани разрешения оптических методов, и вопрос может быть решен только с привлечением каких-то других методов. Тем не менее, можно высказать предположение, что описанные частицы внутри спорангия представляют собой споры. Подобное строение имеют такие современные актиномицеты, как *Ampullariella Couch* и *Pilimelia Kane*, у которых споры в спорангии располагаются в параллельных вертикальных цепочках. Правомочность такого предположения о строении спорангиев у *Primoflagella* была поддержана В.Д. Кузнецовым.

Однако в определенном противоречии с этими представлениями находится факт, пока единичный, полученный методом электронной трансмиссионной микроскопии. На срезе, прошедшем вдоль спорангия, видны внутри него линейно расположенные в один ряд сравнительно крупные округлые образования. Возможно, они представляют собой споры, в таком случае строение спорангиев напоминает спорангии у другого рода актиномицетов — *Kitasatoa Matsumae et Nata*. По-видимому, только дальнейшие исследования с применением других методов могут внести необходимую ясность в вопрос о строении спорангиев.

Подводя итог, можно уже теперь считать установленной актиномицетную природу *Primoflagella*, хотя многие детали строения еще не ясны, а резерв морфологических и биохимических методов исследования еще не исчерпан.

Таким образом, ясна необходимость внести коренные изменения в первоначальный родовую диагноз *Primoflagella*.

### Р о д *Primoflagella Gnilovskaya*, 1979

Табл. XXXVII, фиг. 1–6; XXXVIII, фиг. 1,3–6

*Primoflagella*: Гниловская, 1979, с. 44, табл. XLVII, фиг. 5,6; рис. 1, с. 45.

Т и п о в о й в и д. *P. speciosa Gnilovskaya*; венд, котлинская свита; Восточно-Европейская платформа.

Д и а г н о з. Вегетативная часть организма представлена нитевидным мицелием, густо оплетающим субстрат; репродуктивная — спорангиями ("головная часть организма") и спорангиеносными гифами ("хвостовая часть"), ответвляющимися от мицелия. Мицелий трубчатый, очень тонкий, диаметр десятые доли микрона (0,1–0,3 мкм), непостоянной толщины, с короткими вздутыми частями по толщине вдвое превышающими остальные. Ветвление мицелия явно выраженное, моноподиальное, иногда резко различающееся по интенсивности даже на небольших участках. Спорангиеносные гифы различной длины, иногда превышающие раз в пять длину спорангиев. Спорангии удлинено-эллипсоидальные, размером примерно  $3 \times 10$  мкм, существенно различаются по форме и расположению вздутия на верхнем конце спорангия — симметричное, асимметричное, почти полное отсутствие вздутия. Однако, эти различия могут объясняться также и положением спорангиев на субстрате. Расположение спор в спорангии достоверно пока не установлено.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

З а м е ч а н и е. С помощью интерференционного метода микроскопии в некоторых спорангиях наблюдаются продольные ряды, сложенные плотно упакованными мельчайшими частицами, размером в доли микрона, расположенными одна над другой. Такие частицы можно интерпретировать как споры, расположенные линейно параллельными вертикальными рядами. Подобное строение среди современных актиномицетов имеют, например *Pilimelia Kane* и *Ampullariella Couch*. Однако размеры частиц в спорангиях *Primoflagella* лежат на грани разрешения примененного метода и достоверность наблю-



дения может быть проверена, видимо, только другими методами. Кроме того, описанная картина строения не соответствует данным, полученным при электронной трансмиссионной микроскопии — споры в спорангии расположены в один ряд, как горошины в стручке. Такое строение также хорошо известно у современных актиномицетов — например *Kitasatoa Matsumae et Nata*.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Валдайская серия Восточно-Европейской платформы.

Помимо представителей вышеописанного рода *Primoflagella*, в венде Восточно-Европейской платформы встречены и другие своеобразные микроорганизмы. Из них в 1979 г. было описано два новых рода, по общему морфологическому плану несколько напоминающие строение *Primoflagella*, как оно тогда понималось. Их своеобразное, не совсем понятное строение, отсутствие близких аналогий как среди ископаемых, так и среди современных организмов, не позволили достоверно интерпретировать их природу. Хотя очевидно, что в исследовании этих микроорганизмов сделаны только первые шаги за последующие годы не удалось получить какие-либо новые факты, существенно дополняющие уже известную картину. Поэтому описание родов *Sarmenta* и *Caudina* приводится по работе 1979 г.

### Р о д *Sarmenta* Gnilovskaya, 1979

*Sarmenta*: Гниловская, 1979, с. 42–43, табл. XLVII, фиг. 7

**Т и п о в о й в и д.** *S. capitula* Gnilovskaya; венд, поваровская серия, макарьевская свита; Московская синеклиза, скв. Воробьево.

**Д и а г н о з.** Организм трубковидной формы, длиной около 0,5 мм, шириной около 8 мкм. К верхнему концу трубка постепенно сужается, конец резко шаровидно расширен и загнут вниз. Организм укреплялся на субстрате, по-видимому, с помощью коротких тонких выростов.

**В и д о в о й с о с т а в.** Типовой вид.

**З а м е ч а н и я.** Организмы, по-видимому, являлись эпибионтами, в имеющемся материале встречены на сапротелевой пленке. Однако, нельзя исключить полностью и то, что они представляли собой свободные концы нитчатой колонии, какие-либо выросты единого организма и т.д.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Венд, поваровская серия, макарьевская свита; Московская синеклиза, скв. Воробьево.

### *Sarmenta capitula* Gnilovskaya, 1979

Табл. XXXVI, фиг. 4

**Г о л о т и п** — ИГГД, преп. № Вор. 1029-1; Московская синеклиза, скв. Воробьево, гл. 1029–1033 м; венд, поваровская серия, макарьевская свита.

**О п и с а н и е.** Организмы примерно трубковидной формы найдены на овальной сапротелевой пленке размерами 0,5 × 1,5 мм. Они ориентированы, вероятно, перпендикулярно субстрату. Длина их от 0,1 до 0,7 мм, что связано, вероятно, с разными стадиями развития. Ширина при основании 10–12 мкм, ближе к концу постепенно уменьшается до 2,5 мкм. Самый конец трубки резко расширяется шаровидно до 10 мкм. У высоких (зрелых ?) форм он загнут вниз, а у низких (юных ?) пригнут вниз вплотную к трубке, при этом расширенная часть несколько сплющена с боков. Окраска темно-коричневая, за исключением сужающейся верхней части у высоких форм, имеющей светло-желтый цвет. Встречено несколько высоких экземпляров с обломанным (отпавшим?) шаровидным окончанием, у одного экземпляра шаровидное окончание как бы растрескавшееся. На субстрате организмы укреплялись, по-видимому, с помощью коротких и тонких выростов длиной около 5 мкм и шириной в доли микрона. Предполагается, что каждый организм мог иметь около десяти таких выростов, но они видны (сохраняются ?) редко.

**З а м е ч а н и я.** Видимый при помощи использованных методов микроскопии размер выростов представляется слишком малым, чтобы укрепить (удержать перпен-



дикулярно субстрату ?) такой сравнительно крупный организм. Возможно, что эти выросты имели какое-то продолжение, пока не установленное.

**Распространение.** То же, что у рода.

**Материал.** Около 50 экз., из них 13 очень хорошей сохранности.

### Род *Caudina Gnilovskaya, 1979*

*Caudina*: Гниловская, 1979, с. 43, табл. XLVII, фиг. 1—4.

**Типовой вид.** *C. cauda Gnilovskaya*; венд, редкинская серия, нелидовская свита, бородинская свита; Московская синеклиза.

**Диагноз.** Организм вытянуто-эллипсоидальной формы, к нижнему концу плавно сужающийся, длиной 3—4 мм. Верхняя треть тела, более интенсивно окрашенная, обычно загнута вниз. Весь организм покрыт плотно прилегающей прозрачной оболочкой, свободно свисающей с нижнего конца тела.

**Видовой состав.** Типовой вид.

**Распространение.** Венд, редкинская серия, нелидовская и бородинская свиты; Московская синеклиза, скважины Воробьево и Дорогобуж.

### *Caudina cauda Gnilovskaya, 1979*

Табл. XXXVI, фиг. 1 а, б, 3, 5

**Голотип** — ИГГД, преп. № Вор. 813-1; Московская синеклиза, скважина Дорогобуж, гл. 813 м; венд, редкинская серия, бородинская свита.

**Описание.** Организм вытянуто-эллипсоидальной формы, длиной 3—4 мм, шириной 0,5—0,6 мм. Нижний конец плавно сужается до 0,3 мм. Верхний конец, длиной от 0,7 до 1,0 мм у разных экземпляров, что составляет около трети общей длины, обычно загнут вниз. У большинства экземпляров он загнут под углом около 180°, так что плотно примыкает к основному телу организма или даже лежит на нем. В первом случае изгиб плавный, во втором — с перекручиванием, и в этом месте верхняя часть могла обламываться. У одного экземпляра верхушка отогнута в сторону примерно под 90°. Весь организм коричневого цвета, верхний конец обычно окрашен сильнее, до темно-коричневого и черного. Иногда эта окраска концентрируется только в средней продольной части, шириной около 0,4 мм. Нижний конец также оконтурен более темной окраской.

Весь организм находится внутри плотно прилегающей прозрачной тонкой оболочки, которая за пределами нижнего конца свободно свисает примерно на четверть общей длины организма. Вследствие тонкости этой оболочки трудно установить, является ли ее нижний конец целым или оборванным. Только у одного экземпляра наблюдался отчетливый обрыв оболочки и по краю пучок тончайших нитей, из которых она, по видимому, состоит. В ряде случаев видно, что оболочка на поверхности организма сминалась в тонкие поперечные складки. На имеющемся материале трудно установить, была ли эта оболочка постоянно связана с самим организмом, или на каком-то этапе развития организм выходил из нее через разрыв наружу.

**Распространение.** То же что у рода.

**Материал.** Около 10 экз. хорошей сохранности.



## Глава VII МИКРОФОССИЛИИ ВЕНДА

### ВВОДНАЯ ЧАСТЬ

Настоящая глава подразделяется на шесть частей. В первой — дается краткая история изучения микрофоссилий на Восточно-Европейской платформе, а также анализ их комплексов в отдельных районах. Отмечены характерные особенности комплексов вендских микрофоссилий, позволяющие их отличать от рифейских и нижнекембрийских. В следующих двух частях детально охарактеризованы комплексы венда Архангельской области и Урала, в четвертой описаны нитчатые водоросли Вольно-Подолии. Сведения о вендских микрофоссилиях Сибирской платформы носят значительно более ограниченный характер. В шестой части описаны окремненные водоросли венда (среди них есть, по-видимому, окремненные аналоги известковых водорослей юга Сибирской платформы и Алтае-Саянской области, в пятой — акритархи юдомского комплекса. По поводу последних необходимо сделать следующее замечание. Среди акритарх юдомского комплекса описаны представители рода *Baltisphaeridium*, характерные для нижнекембрийских отложений Восточно-Европейской платформы. Находки этих форм не раз ставили под сомнение возраст вмещающих отложений (Волкова и др., 1980; Трещетникова и др., 1982). Указанные акритархи обнаружены в подсолевых отложениях вскрытых рядом скважин в пределах Непско-Ботуобинской антеклизы (Пятилетов, 1980б; Рудаевская, 1980). Эти отложения обычно сопоставлялись с мотской свитой и относились к верхнему докембрию (юдомию). Находки нижнекембрийских акритарх по мнению одних исследователей (Волкова и др., 1980) могут доказывать нижнекембрийский возраст вмещающих отложений, по мнению других (Пятилетов, 1980б) свидетельствуют о появлении их на Сибирской платформе в докембрийское (юдомское) время. Однако подобное предположение трудно допустить. Акантоморфные акритархи рода *Baltisphaeridium* появляются в слоях охарактеризованных трилобитами не только на Восточно-Европейской платформе, но также в Казахстане (Королев, Огурцова, 1982), в провинции Юньнань Китая (Xing, 1982), в Скандинавии (Vidal, 1981), на северо-западе Канады (Walton, 1980). Вряд ли юг Сибирской платформы мог представлять собой особую провинцию, где эти формы появились раньше. Отнесение отложений с акритархами рода *Baltisphaeridium* к юдомию нельзя считать доказанным.

### АКРИТАРХИ И ДРУГИЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ МИКРОФОССИЛИИ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

История изучения акритарх венда на Восточно-Европейской платформе насчитывает немногим более 30 лет. Впервые они были найдены С.Н. Наумовой (1951) в ашинской свите западного склона Южного Урала и несколько позже Б.В. Тимофеевым (1952) в древнейших отложениях Молдавии, соответствующих ушницкой свите Подолии. Первые исследователи приняли их за споры наземных растений. Благодаря этому в начале 50-х годов в отечественной литературе сложилось представление, что в древнейших отложениях, также как и более молодых, широко представлены споры наземных растений. Но уже в конце этого десятилетия Б.В. Тимофеев (1959) показал, что многие докембрийские, а также нижнепалеозойские микрофоссилии принадлежат к группе гистрихосфер, проблематичной группе организмов, представители которой давно известны в зарубежной литературе из нижнепалеозойских отложений. Это было большим прогрессом в вопросах дальнейшего изучения древнейших микрофоссилий.

В начале 60-х годов благодаря работам ряда зарубежных авторов (Downie, Evitt, Sarjeant, 1963) было установлено, что типичные мезозойские роды гистрихосфер



принадлежат динофлагеллатам. Для оставшихся микрофоссилий, главным образом, палеозойских было предложено новое название "акритархи".

Начиная с этого времени, многие советские исследователи стали относить древнейшие микрофоссилии к группе акритарх. Однако группу акритарх не признал Б.В. Тимофеев. Он разработал свою классификацию древнейших органических остатков (Тимофеев, 1966), назвав их микрофитофоссилиями. С 60-х годов в советской литературе для докембрийских и нижнепалеозойских микрофоссилий используются два названия "акритархи" и "микрофитофоссилии" и соответственно две классификации. Заметим также, что некоторые зарубежные (Loeblich, 1970; Cramer et Diez, 1977) и советские (Кириянов, 1978) исследователи при описании акритарх не используют надродовые категории, считая их излишними, и располагают роды и виды в алфавитном порядке.

В последнее время с новыми предложениями, касающимися классификации древнейших микрофоссилий с органической стенкой оболочки выступили английские исследователи (Diver, Peat, 1979). Они предложили объединить их в две группы, прежнюю группу Acritarcha, объем которой они ограничили, и вновь созданную ими группу CRYPTARCHA. В последнюю они включили нитчатые и колониальные формы микрофоссилий, оставшиеся за пределами группы акритарх, а также сфероморфные формы (подгруппа Sphaeromorphitae) из группы Acritarcha. Однако, эта классификация пока еще не получила должного признания среди специалистов, хотя кажется вполне удобной, поскольку позволяет включить в группы Acritarcha и CRYPTARCHA практически все микрофоссилии, как выделяемые из пород докембрия и нижнего палеозоя с помощью мацерации, так и изучаемые в тонких шлифах. В этой статье группа акритарх рассматривается в прежнем объеме.

Основные работы по изучению акритарх венда были выполнены в последние два десятилетия. Их изучением продолжали заниматься С.Н. Наумова (1960, 1968, 1974) и Б.В. Тимофеев (1966—1977). С.Н. Наумова (1968) установила в венде Русской платформы 8 комплексов акритарх. Однако эти комплексы были выделены в единичных разрезах и в дальнейшем не подтвердились. Б.В. Тимофеев (1966) выявил комплексы, характерные для гдовских и ламинаритовых слоев Прибалтики, а также ашинской серии Южного Урала. В венде Украины (Тимофеев, 1973) им выделены по микрофитофоссилиям три фитозоны.

В этот период в работу по изучению акритарх венда включается большая группа исследователей: Е.М. Андреева (1960, 1966, 1973а,б), Е.Д. Шепелева (1963, 1969, 1973, 1974), автор (Волкова, 1964, 1968, 1973), Е.А. Асеева (1971, 1974, 1976), И.К. Чепикова (1971а,б, 1973; Лагутенкова, Чепикова, 1976), И.Н. Голуб (1974, 1979; Балашова, Голуб, Денисов, 1973), Л.Т. Пашкявичене (1976, 1980; Гниловская и др., 1979), Л.В. Пискун (Бессонова, Гниловская, Пискун, 1979), Т.В. Янкаускас (1980). Исследованиями указанных авторов достаточно детально микропалеофитологически охарактеризованы верхневендские отложения (редкинский и котлинский горизонты) Прибалтики, Ленинградской области, Московской синеклизы, Вольно-Подольи, Урала и Приуралья.

Прежде чем перейти к описанию комплексов микрофоссилий венда, необходимо кратко остановиться на характеристике микрофоссилий подстилающей венд пачелмской серии. Они достаточно полно охарактеризованы в работах Е.Д. Шепелевой и Б.В. Тимофеева (Шепелева, Тимофеев, 1963; Шепелева, 1967, 1974). По их данным в веденяпинской, воронской и краснозерской свитах пачелмской серии распространены: *Kildinella hyperboreica* Tim., *K. sinica* Tim., *Leiosphaeridia aperta* (Schep.), *L. gigantea* (Schep.), *L. minor* (Schep.), *L. pelucida* (Schep.), *L. warsanofiewae* (Naum.), *Brochosophsphaera minima* Schep., *Oscillatorites wernadskii* Schep. При этом все виды, за исключением местного таксона *Brochosophsphaera minima* встречаются в венде, некоторые (*L. aperta*, *L. minor*, *L. pelucida*) в большом количестве.

Микрофоссилии лапландского горизонта (лапландский и волынский типы разрезов) изучены слабо. Акритархи из разрезов лапландского типа известны пока только из чурочинской свиты западного склона Северного Урала. Здесь И.Н. Голуб (Боровко,



Голуб, 1966) найдены единичные экземпляры *Kildinella sinica*, широко распространенного в рифее и венде СССР (Тимофеев, 1966).

Акритархи из разрезов волынского типа изучены Е.А. Асеевой из грушкинской (берестовецкой) свиты волынской серии. Они представлены двумя видами: *Leiosphaeridia aperta* и *L. parva* Асеева. Первый вид распространен в протерозое, верхнем докембрии и кембрии Евразии (Асеева, 1976), второй — в венде Украины и Белоруссии, нижнем кембрии (балтийская серия) Украины, Белоруссии, Прибалтики (Асеева, 1976; Пашкявичене, 1980). Кроме того, Е.А. Асеевой и Л.В. Пискун (Бессонова, Чумаков, 1979) в свислочской свите волынской серии Оршанской впадины обнаружены *Protosphaeridium* aff. *parvulum* Tim. (= *Leiosphaeridia minor*) и *Oscillatorites* sp., Е.Д. Шепелевой (1974) в ярцевской свите Московской синеклизы — очень мелкие оболочки *Leiominuscula* и единичные *Orygmatosphaeridium rubiginosum* Andr. Три первых таксона распространены в рифее, венде и нижнем кембрии Восточно-Европейской платформы, последний — в венде и нижнем кембрии (Наумова, 1960; Шепелева, 1967, 1974). Таким образом, из отложений нижнего венда известны всего семь видов микрофоссилий, имеющих широкий стратиграфический интервал распространения.

Акритархи постлапландского венда лучше всего изучены в западной части Восточно-Европейской платформы, в меньшей степени — на западном склоне Урала и Приуралья. Ниже приводится анализ комплексов акритарх верхнего венда по трем районам: 1) северо-западная и центральная части Восточно-Европейской платформы (Прибалтика, Белоруссия, Ленинградская область, Московская синеклиза), 2) юго-западная часть Восточно-Европейской платформы (Волыно-Подолія), 3) западный склон Урала и Приуралья.

Отложения верхнего венда в северо-западной и центральной частях Восточно-Европейской платформы представлены валдайской серией. В последнее время наиболее крупные работы по изучению акритарх валдайской серии этого региона были выполнены Е.Д. Шепелевой (1974), Л.Т. Пашкявичене (1976, 1980; Гниловская и др., 1979), И.Н. Голуб (1979), А.Л. Рагозиной (часть 2 настоящей главы) и автором (Волкова, 1964, 1968, 1973). Все исследователи выделяют в валдайской серии два комплекса акритарх, редкинский и котлинский.

По данным Е.Д. Шепелевой в редкинском комплексе, который установлен ею в отложениях редкинской свиты Московской синеклизы, акритархи представлены *Orygmatosphaeridium rubiginosum*, нитчатые формы — *Oscillatorites wernadskii*.

Л.Т. Пашкявичене изучила акритархи в редкинских отложениях (редкинская подсерия) северной Прибалтики. Ею в отложениях соответствующих редкинскому горизонту, установлены мелкие акритархи с тонкой оболочкой *Leiosphaeridia culta* (Andr.), *L. minor*, акритархи с утолщенной оболочкой (*L. undulata* Tim.), а также *Leiosphaeridia* sp., *Orygmatosphaeridium rubiginosum*; среди нитчатых форм определены *Leiotrichoides typicus* Hermann, *Oscillatorites wernadskii*. И.Н. Голуб в вендских отложениях Оршанской впадины, аналогах редкинской и гдовской свит, найдены проблематичные микрофоссилии, отнесенные к особой группе *Rudnjana* (рудняны).

Акритархи редкинского горизонта были изучены автором из редкинской свиты Московской синеклизы (скв. Редкино, интервал 1732,0–1636,0 м; Волкова, 1964 и настоящая работа). В редкинском комплексе наиболее распространены следующие акритархи: *Bavlinella faveolata* Scher. (табл. XLI, фиг. 8, 9), лейосферидии небольшого размера с тонкой стенкой оболочки (*Leiosphaeridia minor*<sup>1</sup>; табл. XXXIX фиг. 1–4, 8–9) и непрозрачные темно-желтые до красно-бурых формы *Orygmatosphaeridium rubiginosum* (табл. XL, фиг. 6–9). Реже встречаются более крупные лейосферидии с тонкой стенкой (*L. pelucida*; табл. XXIX, фиг. 5–7) и лейосферидии с утолщенной стенкой небольшого размера (*L. aperta*; табл. XL, фиг. 1–3,5). Заметим, что автор по-

<sup>1</sup> Видовые названия присвоены лейосферидиям согласно Решению Всесоюзного коллоквиума по пересмотру систематики сфероморфных акритарх, состоявшемуся 15–26 сентября 1980 г. в Иркутске.



прежнему (Волкова, 1974) считает формы *Bavlinella faveolata* вторичными структурами, возникшими в результате видоизменения органических оболочек фрамбоидами пирита. Необходимо отметить также, что формы *Orygmatosphaeridium rubiginosum* не были упомянуты в первой публикации автора (Волкова, 1964), поскольку они рассматривались как сильно видоизмененные остатки растительных организмов, первоначальная морфология которых не может быть восстановлена. Однако большинство исследователей не согласны с этой точкой зрения, поэтому здесь отмечено их присутствие в редкинском комплексе акритарх.

Нитчатые формы редкинского горизонта представлены многочисленными узкими (шириной 10–15 мкм) асепатными фрагментами (табл. XLI, фиг. 1, 2), редкими *Oscillatorites* sp. (табл. XLI, фиг. 3), сохранившими клеточное строение, а также единичными экземплярами фрагментов сравнительно широких (40–90 мкм) нитей с хорошо различимыми клеточными перегородками (табл. XLI, фиг. 7, ширина нити около 90 мкм, длина отдельных клеток около 10 мкм; фиг. 10—ширина нити около 40 мкм, длина отдельных клеток около 35 мкм). Кроме того, в редкинском комплексе обнаружены рудняны (табл. XLI, фиг. 4–6).

Таким образом, для редкинского горизонта северо-западных и центральных частей платформы можно считать типичным обилие мелких лейосферидий с тонкой оболочкой *Leiosphaeridia minor*, плотных непрозрачных форм *Orygmatosphaeridium rubiginosum* и фрагментов узких нитчатых асепатных форм. Характерно присутствие руднян и рода *Oscillatorites*.

Гораздо более разнообразный комплекс микрофоссилий выделен А.Л. Рагозиной и И.А. Сиверцевой (часть 2 настоящей главы) из зимнегорских слоев усть-пинежской свиты на Зимнем берегу Белого моря, которые они относят к редкинскому горизонту. В комплексе встречены представители *Leiosphaeridia*, *Trachysphaeridium*, *Stictosphaeridium*, *Orygmatosphaeridium*, *Bavlinella*, *Favosphaeridium*, *Stratimorphis*, *Synsphaeridium*, *Symplastosphaeridium*. Нитчатые формы представлены видами *Leiotrichoides*, *Polytrichoides*, *Tortunema*, *Oscillatoriopis*, \**Oscillatorites*, *Volyniella*, фрагментами асепатных форм и группой руднян. Здесь присутствуют все формы, типичные для редкинского горизонта северо-западных и центральных районов платформы. Большое разнообразие, по-видимому, связано с особыми фациальными условиями.

Акритархи котлинского горизонта изучались в котлинской свите Московской синеклизы Е.Д. Шепелевой (1974), автором (Волкова, 1964); в котлинской свите стратотипической местности (северная Прибалтика и Ленинградская обл.) Л.Т. Пашкявичене (1980; Гниловская и др., 1979) и автором (Волкова, 1968, 1973).

По Е.Д. Шепелевой в котлинском комплексе доминируют акритархи с пенистой скульптурой поверхности рода *Asperatopsophosphaera* и *Bavlinella faveolata*, а также нитчатые формы *Oscillatorites wernadskii*. Сопутствующими формами являются акритархи с тонкой оболочкой *Leiosphaeridia minor*, *L. pelucida* и нити с ромбовидной скульптурой поверхности.

По данным Л.Т. Пашкявичене в котлинском комплексе (гдовская и котлинская свиты) стратотипической местности найдены акритархи, представленные семью видами рода *Leiosphaeridia* с тонкой и утолщенной оболочкой: *Leiosphaeridia pelucida*, *L. culta*, *L. effusa* (Schep.), *L. aperta*, *L. infriata* (Andr.), *L. parva*, *Leiosphaeridia* sp.

1. Нитчатые формы представлены *Leiotrichoides typicus*, *Oscillatorites wernadskii* и трихомами с характерной ромбовидной штриховкой. В аналогах котлинской свиты на юго-западе Белоруссии помимо вышеуказанных видов встречены многочисленные *Leiosphaeridia parva*, спиралевидные образования рода *Volyniella* и единичные *Leiovalia* sp.

Акритархи, нитчатые формы и другие микрофоссилии котлинского горизонта Латвии, Эстонии, Ленинградской обл. и Московской синеклизы, изученные автором, изображены на таблицах XLII–XLIX. Среди акритарх доминируют лейосфе-



ридии. Они представлены многочисленными формами с тонкой оболочкой — *L. minor* (табл. XLII, фиг. 1), *L. pelucida* (табл. XLIV, фиг. 3, 4; табл. XLIV, фиг. 10–13), *L. gigantea* (Schep.) (табл. XLIII, фиг. 6) и утолщенной — *L. aperta* (табл. XLII, фиг. 2, 5–7, 9, 10; табл. XLIV, фиг. 12), *L. effusa* (табл. XLII, фиг. 8, 13–15; табл. XLIII, фиг. 1–5). Изредка встречаются оболочки с медианным разрывом *L. bicrura* Jank. (табл. XLII, фиг. 11, 12), которые впервые обнаружены в котлинском горизонте Ленинградской области и Латвии. До этого на Восточно-Европейской платформе оболочки подобного типа были известны только с уровня ровенского горизонта. Мелкие акритархи, снабженные выростами — *Micrhystridium* sp. 1 (табл. XLVIII, фиг. 5, 6) и *M. tornatum* Volk. (табл. XLVIII, фиг. 7, 8) отмечаются очень редко. Первый вид известен только из Ленинградской области, второй из скв. Редкино. Присутствуют немногочисленные *Orygmatosphaeridium rubiginosum* (табл. XLIV, фиг. 11) и *Bavlinella faveolata* (табл. XLVIII, фиг. 9, 11). Среди нитчатых форм преобладают фрагменты гладких асепатных нитей, изображенные на табл. XLV, фиг. 1–8 и табл. XLVII, фиг. 6–9. Реже встречаются фрагменты этих нитей с суженными окончаниями (табл. XLVIII, фиг. 1–3). Нити с сохранившимся клеточным строением *Oscillatorites* div. sp. (табл. XLVI, фиг. 1–5, 8) и нити с кольчатыми утолщениями (табл. XLVI, фиг. 6, 7, 9) распространены незначительно. Характерно присутствие фрагментов нитчатых форм с продольными утолщениями, создающими при пересечении ромбический рисунок (табл. XLVII, фиг. 1–5), а также микрофоссилий группы *Rudnjana* (табл. XLIX, фиг. 1–11). Последние показаны для котлинского горизонта этого района впервые. Они найдены в котлинской свите Латвии, Ленинградской области и Московской синеклизы. Изредка наблюдаются *Tortunema* sp. (табл. XLVIII, фиг. 4, 10) и пучки нитей (табл. XLVIII, фиг. 12). Следует отметить также находки мелких спор с тетрадным рубцом (табл. XLIV, фиг. 1–9), которые выявлены только в котлинской свите Латвии и Ленинградской области.

Следовательно, для котлинского горизонта северо-западных и центральных районов платформы характерно обилие лейосферидий с тонкой и утолщенной стенкой оболочки<sup>1</sup>. Они представлены 9 видами: *Leiosphaeridia aperta*, *L. bicrura*, *L. culta*, *L. effusa*, *L. gigantea*, *L. infriata*, *L. minor*, *L. pelucida* и *Leiosphaeridia* sp. 1 (Пашкявичене, 1980). Все виды проходят в кембрий. Из нитчатых форм типичны гладкие асепатные нити, нити с ромбическим рисунком, различные виды *Oscillatorites* и рудняны. Появляются редкие экземпляры мелких акритарх с выростами — *Micrhystridium tornatum* и *Micrhystridium* sp. 1, споры *Ambiguaspora parvula* Volk.

Микрофоссилии юго-западной части Восточно-Европейской платформы (Вольно-Подолия) в последнее время детально изучались Е.А. Асеевой (1976; Асеева и др., 1979; Великанов: см. т. 2 настоящей книги). По ее данным в венде Вольно-Подолии выделены шесть комплексов микрофоссилий. Первый установлен в грушкинской свите древлянского горизонта, второй, третий и четвертый выделены соответственно из могилевской, ярышевской и нагорянской свит Подолии или чарторийской, розничской и колковской свит Вольни и отнесены к редкинскому горизонту. Пятый и шестой выявлены в каниловской серии (котлинский горизонт), пятый — в даниловской и жарновской свитах, шестой — в крушановской и студеницкой.

Необходимо отметить, что Б.В. Тимофеев (1973а) дает иную микропалеоботаническую характеристику вендских свит Вольно-Подолии. При этом он объединяет в одну фитоцону (*Podoliella* и *Vendotaenides*) нагорянскую свиту редкинского горизонта и каниловскую свиту котлинского. По-видимому, это связано с различным подходом к пониманию морфологии вендских акритарх.

<sup>1</sup> Указанные Е.Д. Шепелевой формы рода *Asperatopsophaera* с пенистой скульптурой поверхности относятся по мнению Л.Т. Пашкявичене (1980) и автора (Волкова, 1974) к представителям рода *Leiosphaeridia* плохой сохранности, поскольку пенистость их оболочек не является первичной и не может рассматриваться как морфологический признак.



Ниже рассмотрены по данным Е.А. Асеевой совместно комплексы, отвечающие редкинскому и котлинскому уровням, поскольку в других регионах Восточно-Европейской платформы установлены только два комплекса. В редкинском горизонте Вольно-Подоллии Е.А. Асеевой определены акритархи: *Leiosphaeridia aperta*, *L. asapha* (Tim.), *L. effusa*, *L. gigantea*, *L. jacutica* (Tim.), *L. laccata* (Tim.), *L. minor*, *L. pelucida*, *L. pruniformis* Aseeva, *Favosphaeridium* sp., *Orygmatosphaeridium induratum* Aseeva, *O. rubiginosum*, *Polycavita bullata* (Andr.), *P. concentrica* Aseeva, *Stictosphaeridium sinapticuliferum* Tim., *Trachysphaeridium bavlense* (Schep.), *T. magnum* (Schep.), *T. partiale* (Schep.), *Trematosphaeridium holtedahlii* Tim., *Stratimorphis plana* Aseeva. Изображения редкинских акритарх приведены на табл. LV, фиг. 1, 2, 5–16 (материал Асеевой). Заметим, что из 20 выше названных видов представители рода *Trachysphaeridium* являются формами плохой сохранности рода *Leiosphaeridia*, четыре вида местные, остальные распространены в верхнем докембрии и кембрии СССР. Акритархи редкинско-го уровня Вольно-Подоллии, более разнообразны по сравнению с северо-западной и центральной районами платформы, где редкинский комплекс содержит всего 8 видов. Общими для обоих регионов являются: *Leiosphaeridia aperta*, *L. minor*, *L. pelucida* и *Orygmatosphaeridium rubiginosum*. Нитчатые формы редкинско-го горизонта Вольно-Подоллии также достаточно разнообразны (табл. LVI, фиг. 1–13; материал Асеевой). Они представлены формами широкого стратиграфического и географического распространения (*Arctacellularia* sp., *Leiotrichoides* sp., *Paleolyngbia catenata* Hermann, *Polytrichoides* sp., *Rugosoopsis* sp., *Trachytrichoides ovalis* Hermann, *Oscillatorites wernadskii*), местными видами (*Bicuspidata fusiformis* Aseeva, *Circumiella meglevica* Aseeva, *C. podolica* Aseeva, *Ljadovia perforata* Aseeva, *Striatella coriacea* Aseeva, *Taenitrichoides jaryschevicus* Aseeva, *Tubulosa corrugata* Aseeva, *Volyniella canilovica* Aseeva, *V. valdaica* Schep. ex Aseeva), а также таксонами, известными пока только из венда Восточно-Европейской платформы (группа Rudnjana) и гладкими асепатными фрагментами нитей (Асеева, 1976, табл. XVII, фиг. 4, 9).

Следовательно, акритархи и нитчатые формы в редкинском комплексе Вольно-Подоллии, по сравнению с северо-западным и центральным районами платформы, достигают значительно большего видового разнообразия за счет присутствия многих видов неизвестных за пределами данного региона. Последнее возможно связано с особыми местными фаціальными условиями, а также с тем, что многие местные виды выделены без достаточного обоснования. Однако все формы, типичные для редкинско-го уровня северо-западных и центральных районов платформы здесь присутствуют: *Leiosphaeridia minor*, *Orygmatosphaeridium rubiginosum*, рудняны, представители рода *Oscillatorites*, фрагменты нитчатых асепатных форм.

Акритархи котлинского горизонта Вольно-Подоллии несколько беднее по составу. Здесь определены: *Leiosphaeridia effusa*, *L. parva* Aseeva, *L. undulata* Tim., *L. volynica* Tim., *Orygmatosphaeridium* sp., *Podoliella irregulare* Tim., *Podoliella* sp., *Stictosphaeridium implexum* Tim., *Trachysphaeridium magnum* (Schep.). Среди них местными таксонами, описанными Б.В. Тимофеевым и Е.А. Асеевой из верхнего венда Вольно-Подоллии, являются виды рода *Podoliella*, *Leiosphaeridia undulata*, *L. volynica*. Вид *L. parva* найден в нижнем венде этого региона, а также в верхнем венде Белоруссии, нижнем кембрии Украины, Белоруссии, Прибалтики (Пашквяичене, 1980). Вид *Stictosphaeridium implexum* известен из рифея, венда и кембрия различных районов СССР, а также Китая, Польши, Шпицбергена (Тимофеев, 1966). Род *Trachysphaeridium*, как уже отмечалось, основан на материале плохой сохранности. Только один вид *L. effusa* является общим с котлинским комплексом северо-западных и центральных районов.

Нитчатые формы представлены местными видами: *Bicuspidata fusiformis* Aseeva, *Flagellis tenuis* Aseeva, *Studenicia bacotica* Aseeva, *Volyniella canilovica* Aseeva и формами, известными из венда северо-западных и центральных районов платформы: *Oscillatorites wernadskii*, гладкие асепатные нити и нити с ромбическим рисунком (Асеева, 1976, табл. XVII, фиг. 10), рудняны (табл. LVI, фиг. 9, 10; материал Асеевой).



Таким образом, несмотря на своеобразие котлинского комплекса микрофоссилий Вольно-Подолки, в нем присутствует ряд типичных котлинских видов северо-западных и центральных районов: *Leiosphaeridia effusa*, род *Oscillatorites*, рудняны, нити с ромбическим рисунком и фрагменты гладких асепатных нитей.

Микрофоссилии верхнего венда западного склона Урала и Приуралья наиболее подробно охарактеризованы в работах Е.Д. Шепелевой (1963, 1966), И.Н. Голуб (1974; Балашова, Голуб, Денисов, 1973), Т.В. Янкаускаса (1980).

Е.Д. Шепелева из ниже- и верхнебавлинской серий Волго-Уральской области (верхнебавлинскую серию Е.Д. Шепелева считает аналогом валдайской серии Ленинградской обл.) впервые описала ряд видов, которые теперь широко используются при характеристике вендских отложений других районов: *Leiosphaeridia aperta*, *L. effusa*, *L. gigantea*, *L. minor*, *L. pelucida*. Кроме того, в верхнебавлинских отложениях ею обнаружены формы родов *Brochopsophosphaera* и *Asperatopsophosphaera* (оба рода представляют собой лейосферидии плохой сохранности), а также *Bavlinella faveolata* и *Oscillatorites wernadskii*.

И.Н. Голуб установила в каировской и шкаповской свитах верхнебавлинской серии Пермского Приуралья три комплекса акритарх. Для первого комплекса, происходящего из нижней части каировской свиты, которую она сопоставляет с редкинскими отложениями, характерны: *Leiosphaeridia minor*, *L. pelucida*, *Bavlinella faveolata*, *Oscillatorites wernadskii*. Заметим, что здесь не указаны непрозрачные коричневые формы рода *Orygmato-sphaerium*, которые свойственны редкинскому горизонту западных районов. Второй и третий комплексы выявлены в верхней части каировской свиты и в шкаповской свите. Они сопоставляются с гдовскими и ламинаритовыми слоями западных районов платформы. Оба комплекса, близкие по составу, содержат: *Leiosphaeridia minor*, *L. pelucida*, *L. warsanofiewae*, виды *Asperatopsophosphaera*, *Bavlinella faveolata*, *Kildinella sinica*, *K. hyperboreica*, *Oscillatorites wernadskii* и др. В целом по данным Е.Д. Шепелевой и И.Н. Голуб верхневендские комплексы Приуралья близки по составу редкинскому и котлинскому комплексам северо-западного и центрального районов платформы.

Интересные находки верхневендских микрофоссилий на Урале и в Приуралье сделаны Т.Я. Янкаускасом (1980; см. также часть 3 настоящей главы). На западном склоне Южного Урала в зиганской свите, на уровне верхней части котлинского горизонта обнаружены многочисленные представители группы *Rudnjana* и акритархи *Kildinella*, *Leiosphaeridia* и *Bavlinella faveolata*. Наибольший интерес здесь представляют находки руднян, которые типичны для венда западных районов.

Второе местонахождение верхневендских микрофоссилий выявлено Т.В. Янкаускасом в Башкирском Приуралье в байкибашевской (=нижнекаировской) свите на уровне нижней части редкинского горизонта (скв. Сергеевская-800, интервал 2942,4–2946,4 м). Здесь встречен своеобразный комплекс микрофоссилий, в котором присутствует много рифейских видов, а также виды, описанные пока только из данного местонахождения. Единственным вендским таксоном, известным из редкинского горизонта Вольно-Подолки, является род *Toromorph* (=Circumiella). Своеобразие данного комплекса возможно объясняется фаціальными условиями, возможно также отложения стратиграфического уровня байкибашевской свиты являются более древними и в западных районах отсутствуют.

Вендские акритархи Сибирской платформы изучены недостаточно. Однако краткие сведения, имеющиеся в литературе, позволяют заключить, что комплексы акритарх венда Сибирской и Восточно-Европейской платформ имеют сходный состав. На Сибирской платформе акритархи венда изучались З.Х. Файзулиной, А.А. Трещенковой, В.А. Рудавской и В.Г. Пятилетовым (Волкова и др., 1980). Они были найдены в самой нижней части мотской свиты (ниже марковского горизонта), в нижней части курсовской и борулахской свите Непско-Ботубинской зоны, а также в карбонатной (верхней) части камовской серии и куюмбинской свите Куюмбинской площади. Здесь встречены многие виды акритарх, широко распространенные в венде



Восточно-Европейской платформы: *Leiosphaeridia pelucida*, *L. gigantea*, *L. minor*, *Orygmato-sphaeridium* sp., *Trachysphaeridium bavlensum* и др. Отложения мотской свиты, в которых обнаружены нижнекембрийские (род *Baltisphaeridium* и др.) акритархи Восточно-Европейской платформы, отнесены к нижнему кембрию.

Акритархи балтийской серии достаточно четко отличаются от вендских. Они хорошо изучены в западных и центральных районах Восточно-Европейской платформы, где балтийская серия подразделена по распространению фауны и акритарх на два горизонта, ровенский и лонтоваский. Детальная характеристика комплексов акритарх этих горизонтов приведена в работах, опубликованных в последнее время (Волкова и др., 1979; Пашкявичене, 1980). Нижний ровенский комплекс акритарх по обилию представителей рода *Leiosphaeridia* (табл. L, фиг. 1–9, 11, табл. LI, фиг. 5, 6, 8–21) сходен с вендским. Кроме того, акритархи с выростами здесь, как и в венде, представлены *Micrhystridium tornatum* (табл. LI, фиг. 1–4, 7), только количество их резко возрастает. Однако ровенский комплекс четко отличается от вендского по появлению девяти новых видов, из которых *Leiosphaeridia dehisca* Pašk. (табл. LI, фиг. 13, 14, 16–19), *Teophipolla lacerata* Kirjan., *Ceratophyton vernicosum* Kirjan. (табл. LII, фиг. 6), *C. duplicum* Pašk. (табл. LII, фиг. 5) присутствуют в довольно значительном количестве почти на всей изученной территории. Остальные — *Disnella forcipata* Pašk., *Retisphaeridium densum* Pašk., *Leiosphaeridia pylomifera* Pašk., *Leiovalia striatella* Pašk., *Navifusa* sp. — малочисленны и распространены пока только на территории Прибалтики (Пашкявичене, 1980).

Нитчатые образования ровенского горизонта представлены формами, проходящими из валдайской серии. Здесь найдены: *Leiotrichoides typicus* (табл. LII, фиг. 1), фрагменты гладких асепатных нитей (табл. LII, фиг. 2, 8, 9), фрагменты нитей с кольчатыми утолщениями (табл. LII, фиг. 3, 4), *Oscillatorites* sp. (табл. LII, фиг. 11). Впервые на этом уровне появляются трубки с кольчатыми утолщениями (табл. LII, фиг. 10).

К наиболее типичным формам лонтоваского горизонта относятся впервые появляющиеся здесь акритархи, снабженные зоной — *Granomarginata prima* Naum. (табл. LIII, фиг. 4, 5), *G. squamacea* Volk. (табл. LIII, фиг. 1, 2), *Leiomarginata simplex* Naum. (табл. LIII, фиг. 8), а также порами-каналами — *Tasmanites tenellus* Volk. (табл. LIV, фиг. 8, 9). Кроме того, на этом уровне появляются *Dictyotidium birvetense* Pašk., *Leiosphaeridia cerebriformis* Volk., *Brestovia annulata* Pašk., *Pulvinosphaeridium antiquum* Pašk. (табл. LIII, фиг. 11), формы типа А (табл. LIV, фиг. 2), формы типа В (табл. LIII, фиг. 7), распространение которых ограничено территорией Прибалтики. Здесь по-прежнему много лейосферидий (табл. LIV, фиг. 1, 3–5), среди которых следует отметить появление форм с зернистой поверхностью (*Leiosphaeridia* sp. 1, табл. LIII, фиг. 9, 10). Среди нитчатых образований найдены формы, известные из валдайской серии и ровенского горизонта: фрагменты асепатных нитей (табл. LIV, фиг. 6, 7), фрагменты с кольчатыми утолщениями (Пашкявичене, 1980; табл. LI, фиг. 5), *Leiotrichoides typicus* (Пашкявичене, 1980; табл. LI, фиг. 6), *Oscillatorites wernadskii* (Пашкявичене, 1980; табл. LI, фиг. 3).

Акритархи ровенского горизонта известны пока только на Восточно-Европейской платформе, лонтоваского горизонта — также в Сибири (Огурцова, 1975а) и Киргизии (Огурцова, 1975 б).

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. В нижнем (лапландском) венде Восточно-Европейской платформы найдены редкие экземпляры микрофоссилий, представленных шестью видами (табл. 3). Из них четыре вида проходят из рифея и два (*Orygmato-sphaeridium rubiginosum* и *Leiosphaeridia parva*) появляются в волынском типе разрезов. Однако появление этих видов не может служить надежным критерием для обоснования нижней границы. Природа *O. rubiginosum* сомнительна, а выделение видов в составе рода *Leiosphaeridium* пока недостаточно обосновано.



## Вертикальное распространение характерных видов микрофоссилий венда и низов нижнего кембрия Восточно-Европейской платформы

Рифей	Венд				Кембрий	Вид
	Лапландский		Редкин-ский	Котлин-ский		
Пачелм-ская серия	Лапланд-ский тип	Волын-ский тип				
•						<i>Brochospoosphaera minima</i> Shep.
•			x	x	x	<i>Kildinella hyperboreica</i> Tim.
•	•		x	x		<i>Kildinella sinica</i> Tim.
•		•	•	•	•	<i>Leiosphaeridia aperta</i> (Shep.)
•			•	•	•	<i>Leiosphaeridia pelucida</i> (Schep.)
•		•	•	•	•	<i>Leiosphaeridia minor</i> (Schep.)
x			x	x		<i>Leiosphaeridia gigantea</i> (Schep.)
•		•	•	•	•	<i>Oscillatorites</i> div. sp.
•			•	•		<i>Leiosphaeridia warsanofiewae</i> (Naum.)
○			•	•	•	<i>Leiotrichoides typicus</i> Herm.
○			•	•	•	Фрагмент асепатной гладкой нити
		•	•	•	•	<i>Leiosphaeridia parva</i> As.
		•	•	•	•	<i>Orygmatoosphaeridium rubiginosum</i> Andr.
			•	•		Рудняны
			•	•	•	<i>Leiosphaeridia effusa</i> (Schep.)
				•		Фрагмент нити с ромбическим рисунком
				x		<i>Ambiguaspora parvula</i> Volk.
				•		<i>Micrhystridium</i> sp. 1
				x	•	<i>Leiosphaeridia bicrura</i> Jank.
				x	•	<i>Micrhystridium tornatum</i> Volk.
				•	•	<i>Leiosphaeridia dehisca</i> Pašk.
				•	•	<i>Ceratophyton vernicosum</i> Kirjan.
				•	•	<i>Ceratophyton duplicum</i> Pašk.
				•		<i>Teophipolia lacerata</i> Kirjan.
				•	•	<i>Granomarginata squamacea</i> Volk.
				•		<i>Granomarginata prima</i> Naum.
				•		<i>Leiomarginata simplex</i> Naum.
				•		<i>Tasmanites tenellus</i> Volk.
					x	<i>Pulvinosphaeridium antiquum</i> Pašk.

• — обычные находки; x — редкие находки; ○ — находки в других районах



2. В постлапландском венде Восточно-Европейской платформы присутствует большое количество микрофоссилий. Господствующее положение и в редкинском, и котлинском горизонтах занимают лейосферидии (*Leiosphaeridia aperta*, *L. pelucida*, *L. minor*) и нитчатые формы (*Oscillatorites div. sp.*, *Leiotrachoides typicus*, фрагменты асепатных гладких нитей), проходящие из пачелмской серии (см. табл. 3). Характерной для этих горизонтов является группа руднян, распространение которой ограничено пока этим стратоном. Крупные лейосферидии с утолщенной стенкой (*L. effusa*), которые фиксируются с уровня редкинского горизонта, как уже отмечалось выше, не могут рассматриваться в качестве типичных. Комплекс микрофоссилий котлинского горизонта в отличие от редкинского характеризуются присутствием нитей с ромбическим рисунком (отмечены пока только в котлинской свите на всей территории платформы), а также проявлением в некоторых разрезах западных и центральных районов редких экземпляров лейосферидий с медианным разрывом (*Leiosphaeridium bicrura*), мелких акритарх с выростами (*Michrhystridium tornatum*, *Michrhystridium sp. 1*) и мелких спор с тетрадным рубцом (*Ambiguaspora parvula*).

3. Нижняя граница ровенского горизонта фиксируется по появлению в разрезе своеобразных лейосферидий (*L. dehisca*), конусовидных оболочек *Ceratophyton*, овальных *Theorhipolia* и резкому увеличению количества *Michrhystridium tornatum*.

4. Верхняя граница венда легко устанавливается по появлению в разрезе характерных для лонтоваского горизонта балтийской серии акритарх, снабженных зоной (*Granomarginata*, *Leiomarginata*), порами-каналами (*Tasmanites tenellus*) и своеобразных *Pulvinosphaeridium antiquum*.

#### МИКРОФОССИЛИИ ВАЛДАЙСКОЙ СЕРИИ СЕВЕРО-ЗАПАДА АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

В геологическом строении северо-запада Архангельской области принимают участие глубоко метаморфизованные породы кристаллического фундамента и мощные образования осадочного чехла, представленные рифейскими и вендскими породами. Вендские отложения (мощностью до 1 км) залегают с размывом и несогласием на образованиях, относимых к среднему и верхнему рифею или непосредственно на породах фундамента. В соответствии с корреляционной схемой Межведомственного стратиграфического комитета 1974 г. эти отложения относятся к валдайской серии и разделяются на редкинский и котлинский горизонты. К редкинскому горизонту отнесены плетневская и усть-пинезская свиты, в котлинском — мезенская и падунская (ранее — любимская и решминская свиты) (Объяснительная записка ..., 1978).

Отложения, относимые к редкинскому горизонту, характеризуются преимущественным развитием сероцветных и зеленовато-серых глинисто-аргиллитовых пород, в меньшем количестве присутствуют алевролиты и песчаники. В котлинских образованиях преобладают красноцветные песчаники и алевролиты. Открытие в вендских отложениях уникальной фауны древнейших бесскелетных организмов Metazoa (Келлер, Федонкин, 1976; Федонкин, 1978; Соколов, 1977, 1978), наличие многочисленных микрофоссилий, выделение маркирующих туфогенных горизонтов, позволили уточнить детальную стратиграфическую схему верхнего докембрия северо-западной части Архангельской области (Станковский, Веричев, 1971; Сиверцева, Станковский, 1981).

Материалы для микропалеоботанического анализа были предоставлены из скважин и естественных обнажений сотрудниками Архангельского производственного геологического объединения А.Ф. Станковским, В.М. Веричевым, а также И.А. Сиверцевой (Ленинградский государственный университет) и А.Л. Рагозиной (Палеонтологический институт АН СССР). В вендских отложениях севера Архангельской области обнаружены многочисленные микрофоссилии растительного происхождения, позволяющие выделить 4 комплекса: нижнередкинский, редкинский, верхнередкинский и котлинский. В результате проведенного анализа установлена приуроченность микрофос-



силлий, в основном, к глинисто-алевролитовым фациям, прослежено изменение их по всему разрезу валдайской серии верхнего венда (см. табл. 4).

Самые нижние горизонты валдайской серии — тамбичские и лямичские слои, согласно стратиграфической схеме, предложенной группой геологов Архангельского производственного геологического управления (Станковский и др., 1981), содержат довольно бедный комплекс микрофоссилий, выделенный в нижнередкинский.

Первый комплекс (табл. LVII) (нижнередкинский). Лямичские и тамбичские слои (скв. 41, 45, 11, 1, обнажения с. Лямца) характеризуется микрофоссилиями преимущественно рода *Leiosphaeridia* Eis. Выделяются *Leiosphaeridia laccata* (Tim.) As., *L. aperta* (Schep.), *L. asapha* (Tim.). Отмечены также немногочисленные *Kildinella sinica* Tim., *K. hyperboreica* Tim., *Protosphaeridium densum* Tim., *Stictosphaeridium implexum* Tim., *Trachysphaeridium laminaritum* Tim., *Favosphaeridium* sp., *Podoliella regulare* Tim., *Nucellosphaeridium* sp. *Pterospermopsimorpha insolita* Tim.

Второй комплекс (табл. LVIII, LVIII) (редкинский). 1) Архангельские слои (скв. 1, 11, 179, 202). Отличается более разнообразным составом микрофоссилий. Среди них доминируют два рода: *Leiosphaeridia* Eis. и *Trachysphaeridium* Tim. Выделяются следующие виды: *Leiosphaeridia pelucida* (Schep.), *L. laccata* (Tim.) As., *L. aperta* (Schep.), *L. bituminosa* Tim., *L. minor* (Schep.), *Trachysphaeridium laminaritum* Tim., *Tr. bavlense* (Schep.), *Tr. partialum* (Schep.), *Tr. sp.* Кроме того, присутствуют *Stictosphaeridium implexum* Tim., *St. pectinale* Tim., *St. sinapticuliferum* Tim., *Protosphaeridium densum* Tim., *Orygmatosphaeridium rubiginosum* Andr., *Favosphaeridium favosum* Tim., *Nucellosphaeridium* sp., *Pterospermopsimorpha insolita* Tim., *Podoliella regulare* Tim., *Synsphaeridium conglutinatum* Tim., *S. solediforme* Tim., *S. bullatum* Tim., *Volyniella valdaica* As., *Gloeocapsomorpha* sp., *Pterospermopsimorpha binata* Tim. В архангельских слоях впервые появляются проблематичные микрофоссилии из группы *Rudnjana Golub.* и *Volyniella valdaica* (Schep.) As., отмеченные многими исследователями в редкинских отложениях Восточно-Европейской платформы. Характерно присутствие также бурых и красно-бурых пленок органического вещества. Особенно многочисленны они в усть-пинежской свкажине (с глубины 698 м, скв. № 1). 2) Верховские слои (скв. 1, 202). В этих образованиях встречены немногочисленные микрофоссилии, преимущественно рода *Trachysphaeridium* Tim.: *Tr. bavlense* (Schep.), *Tr. laminaritum* Tim., *Tr. sp.* Отмечены также *Leiosphaeridia pelucida* (Schep.), *L. bituminosa* Tim., *Kildinella sinica* Tim., *Protosphaeridium densum* Tim., *Favosphaeridium favosum* Tim., *Nucellosphaeridium* sp., *Pterospermopsimorpha* sp., *Orygmatosphaeridium rubiginosum* Andr., *Synsphaeridium bullatum* Tim., *S. solediforme* Tim., *Gloeocapsomorpha* sp., *Volyniella valdaica* (Schep.) As. Обедненный состав микрофоссилий из этих отложений, по-видимому, связан с обилием пеплового материала, что неблагоприятно сказывается на сохранности органики. 3) Сюзьминские слои (скв. 247, 202, 219, 1, 279 и обнажения у д. Сюзьма). Преобладают микрофоссилии рода *Leiosphaeridia* Eis. Выделяются следующие виды: *Leiosphaeridia aperta* (Schep.), *L. effusa* (Schep.), *L. pelucida* (Schep.), *L. bituminosa* Tim., *L. minor* (Schep.), *L. laccata* (Tim) As., *L. gigantea* (Schep.), *Leiominuscula prima* Naum. В меньшем количестве присутствуют *Trachysphaeridium laminaritum* Tim., *Tr. bavlense* (Schep.), *Tr. partialum* (Schep.), *Tr. sp.* Несколько возрастает количество микрофоссилий *Orygmatosphaeridium rubiginosum* Andr., *O. sp.*, *Stratimorphis plana* As. Отмечены также *Bavlinella faveolata* Schep. и многочисленные темно-бурые и красно-бурые пленки органического вещества. Спорадически встречаются *Kildinella sinica* Tim., *Favosphaeridium favosum* Tim., *Synsphaeridium solediforme* Tim., *Synplastosphaeridium* sp. Нитчатые водоросли представлены немногочисленными гладкими формами *Leiotrichoides typicus* Herm., *Leiotrichoides* sp. 4) Вайицкие слои (скв. 1, 202, 219, 247, 235, 8). Микрофоссилии, выделенные из этих слоев, близки по составу к сюзьминским. Выделяются следующие виды: *Leiosphaeridia pelucida* (Schep.), *L. effusa* (Schep.), *Trachysphaeridium bavlense* (Schep.), *Tr. sp.*, *Orygmatosphaeridium rubiginosum* Andr., *Bavlinella faveolata* Schep.

Третий комплекс (табл. LIX) (верхнередкинский). Зимнегор-



ские слои (скв. 1, 202, 219, 247, 235 и обнажения Зимнего берега). Преобладают микрофоссилии, отнесенные к родам *Leiosphaeridia* Eis., *Trachysphaeridium* Tim., *Stictosphaeridium* Tim. Характерно появление довольно крупных форм до 200—300 мк, реже больше. Выделяются следующие виды: *Leiosphaeridia pelucida* (Schep.), *L. effusa* (Schep.), *L. minor* (Schep.), *L. culta* (Andr.), *L. bituminosa* Tim., *L. aperta* (Schep.), *L. gigantea* (Schep.), *Trachysphaeridium laminaritum* Tim., *Tr. bavlense* (Schep.), *Tr. partialum* (Schep.), *Tr. magnum* Tim., *Tr. laminaritum* Tim., *Stictosphaeridium sinapticuliferum* Tim., *St. pectinale* Tim., *St. implexum* Tim. Реже отмечены *Favosphaeridium favosum* Tim., *Stratimorphis plana* As., *Orygmato-sphaeridium rubiginosum* Andr., *Bavlinella faveolata* Schep., *Synsphaeridium conglutinatum* Tim., *Podoliella regulare* Tim., *Leiominuscula* sp., *Symplassosphaeridium* sp., *Gloeocapsomorpha* sp. Единично встречаются микрофоссилии с более плотной оболочкой, отнесенные к *Kildinella hyperborea* Tim. и *K. sinica* Tim. Особо необходимо отметить присутствие несколько в большем количестве, чем в нижележащих архангельских слоях спиралеморфных микрофоссилий *Volyniella valdaica* (Schep.) As. и *V. sp.* Эти образования отмечены многими исследователями и являются характерными для верхнего венда Восточно-Европейской платформы. Характерной особенностью этого комплекса является присутствие многочисленных нитчатых водорослей и обилие растительных пленок. Среди них выделяются *Leiotrichoides typicus* Herm., *L. gracilis* Pjat., *L. sp.*, *Polytrichoides lineatus* Herm., *Tortunema sibirica* Herm., *Oscillatoriopsis magna* Tynni et Donner, *O. constricta* Tynni et Donner, *O. sp.*, *Oscillatoriopsis wernadskii* Schep., а также микрофоссилии из группы *Rudnjana* Golub.

Четвертый комплекс (табл. LX) котлинский. Падунская и мезенская свиты (скв. 247, 235, 271). В котлинских отложениях преобладают микрофоссилии преимущественно рода *Leiosphaeridia* Eis. Выделяются следующие виды: *Leiosphaeridia minor* (Schep.), *L. aperta* (Schep.), *L. effusa* (Schep.), *L. culta* (Andr.), *L. pelucida* (Schep.), *L. gigantea* (Schep.). Лейосферидии часто встречаются в скоплениях. В меньшем количестве присутствуют *Trachysphaeridium bavlense* (Schep.), *Tr. magnum* Tim., *Stictosphaeridium sinapticuliferum* Tim., *Synsphaeridium conglutinatum* Tim., *S. solediforme* Tim., *Nucellosphaeridium* sp. Полностью отсутствуют микрофоссилии с плотной оболочкой рода *Kildinella* Tim. Отмечено обилие преимущественно гладких и тонких нитчатых водорослей *Leiotrichoides typicus* Herm., *L. sp.* Характерно появление нитей с ромбической структурой, выделенных в новый вид *Oscillatoriopsis rhomboidales* sp. nov. Котлинский комплекс микрофоссилий отличается развитием преимущественно гладких лейосферидий, обилием тонких нитчатых водорослей, появлением трихомов с ромбической штриховкой. В этих отложениях почти не встречаются грубые трубкообразные формы, красно-бурые пленки и сопутствующие им микрофоссилии рода *Orygmato-sphaeridium* Tim.

В результате микропалеофитологического исследования верхневендских отложений севера Архангельской области установлено четыре комплекса микрофоссилий, отнесенных к редкинскому и котлинскому горизонтам. Выделенные комплексы позволяют разделить редкинский горизонт на три уровня: нижнередкинский, редкинский и верхнередкинский, отличающиеся между собой по составу. Микрофоссилии редкинского горизонта отличаются большим разнообразием. Характерно присутствие многочисленных нитчатых водорослей, гладких с шагреневой и ячеистой поверхностью и клеточными перегородками, многочисленных пленок органического вещества и связанных с ними оригматных микрофоссилий. Среди сфероморфных микрофоссилий преобладают преимущественно тонкие оболочки с разнообразной скульптурой. Комплекс микрофоссилий котлинского горизонта характеризуется довольно однообразным составом. Преобладают, в основном, гладкие лейосферидии, часто образующие скопления, почти полностью отсутствуют микрофоссилии рода *Orygmato-sphaeridium* Tim. Отмечены также обильные очень тонкие гладкие нитчатые водоросли и пленки органического вещества. Характерно появление своеобразных нитчатых водорослей с ромбической структурой поверхности.



В венде получают развитие микрофоссилии преимущественно с тонкой оболочкой, представленные, в основном, родами *Leiosphaeridia* Eis., *Trachysphaeridium* Tim. и *Stictosphaeridium* Tim. В отложениях, содержащих туфогенный материал, характерно присутствие оболочек рода *Orygmato-sphaeridium* Tim., составляющих основной фон комплексов. Нитчатые микрофоссилии многочисленны и разнообразны, выделяются асепатные и сепатные формы родов *Leiotrichoides* Herm., *Oscillatorites* Schep., *Oscillatoriopsis* Schopf. — узкие (10–20 мкм) и довольно широкие (от 40–80–100 мкм). Среди нитчатых форм много проблематичных фрагментов из группы *Rudnjana* Golub. Прослежено изменение выделенных комплексов по разрезу. В нижней части редкин-ского горизонта (тамицкие и лямицкие слои) преобладают утолщенные оболочки рода *Leiosphaeridia* Eis. и реже *Kildinella* Tim., встречаются также *Stictosphaeridium* Tim., *Favosphaeridium* Tim., *Trachysphaeridium* Tim. и др. В средней части (архангельские, верховские, сюзьминские, вайзицкие слои) увеличивается видовое разнообразие микрофоссилий. Здесь отмечено восемь видов микрофоссилий рода *Leiosphaeridia* Eis., четыре вида *Trachysphaeridium* Tim., три вида *Stictosphaeridium* Tim., широко развиты *Orygmato-sphaeridium* Tim., отмечены *Synsphaeridium* Tim., *Symplassosphaeridium* Tim., *Nucellosphaeridium* Tim., *Pterospermopsimorpha* Tim., появляются немногочисленные нитчатые формы и характерные микрофоссилии рода *Volyniella* (Schep.) As. В верхней части (зимнегорские слои) резко увеличивается количество нитчатых форм и тонкостенных оболочек рода *Leiosphaeridia* Eis. и *Trachysphaeridium* Tim. Отмечены также *Orygmato-sphaeridium* Tim., *Bavlinella* Schep., *Nucellosphaeridium* Tim., *Synsphaeridium* Tim., *Symplassosphaeridium* Tim., *Volyniella* As., *Stictosphaeridium* Tim., *Favosphaeridium* Tim. и др. Многочисленны и разнообразны нитчатые формы (роды *Leiotrichoides* Herm., *Oscillatoriopsis* Schopf, *Oscillatorites* (Schep.), *Palaeolynghia* Schopf).

Комплексы растительных микрофоссилий, выделенные из редкин-ского горизонта севера Архангельской области, в общих чертах можно сопоставить с редкинскими комплексами микрофоссилий юго-запада Восточно-Европейской платформы (Асеева, 1976, 1981), Московской синеклизы и Пачелмского прогиба (Шепелева, 1974; Волкова, 1964), Мезенской впадины (Рудавская и др., 1977) и Пермского Приуралья (Голуб, 1974).

Котлинский комплекс микрофоссилий севера Архангельской области коррелируется с комплексами котлинского горизонта, выделенными Н.А. Волковой (1962, 1964, 1968, 1973) из отложений котлинской свиты Эстонии, Ленинградской области, Московской синеклизы, ушницкой свиты Приднестровья, а также Е.Д. Шепелевой (1974) из отложений котлинской (поваровской свиты), Московской синеклизы, Е.А. Асеевой (1976) из каниловской свиты Вольно-Подольи, В.А. Рудавской (1977) из Мезенской впадины, Л.Т. Пашкявичене (1980) из котлинских отложений Прибалтики, Белоруссии и Ленинградской области.

Ниже дается описание двух новых видов нитчатых форм микрофоссилий из валдайских отложений северо-запада Архангельской области.

### *Oscillatoriopsis* Schopf, 1968

#### *Oscillatoriopsis funiformis* Ragozina, sp. nov.

Табл. LIX, фиг. 2, 2а, 3

Название вида от *funiformis* (лат.) — шнуровидный.

Голотип — ПИН, преп. 10/6; север Архангельской области, Зимний берег, верхний венд, редкинский горизонт, зимнегорские слои.

Описание. Одиночные трихомы, слегка изогнутые, с ясно различимым клеточным строением. Поверхность шагреневая или мелкоячеистая. Характерной особенностью является наличие кольцевидных утолщений и тяжей, обычно резко выделяющихся более темной окраской. Длина нитей до 250–300 мкм, ширина 20–70 мкм, ширина



тяжей 4–6 мкм, размер кольцеобразных утолщений варьирует в размерах от 8–10 мкм до 20–50 мкм. Высота различных клеток 4–6 мкм.

**Сравнение.** От других видов этого рода отличается наличием тяжей и кольцеобразных утолщений.

**Распространение.** Север Архангельской области, Зимний берег Белого моря; верхний венд, редкинский горизонт.

**Материал.** 10 экз.

*Oscillatoropsis rhomboidalis* Siverzeva, sp. nov.

Табл. LX, фиг. 4, 6, 7

**Название вида** от *rhomboidalis* (лат.) – ромбический.

**Голотип** – ЛГУ, преп. 57/1; Архангельская обл., скв. 247 "Зимний берег", глубина 57 м; венд валдайская серия, котлинский горизонт.

**Описание.** Одиночные тонкие неветвящиеся трихомы без следов клеточного строения. Характерной особенностью вида является скульптура поверхности в виде частой косоj параллельной ромбической штриховки, образующей сетку. Возможно, что такой вид трихомам придают тонкие ребра (шириной около 1 мкм), спирально расположенные по длине нити, которые при сплющивании трубчатого трихома образуют сетку с ромбическим пересечением. Участки с ромбической штриховкой наблюдаются с перерывами по длине нити и нечетко отграничены от гладких частей слоевища. Вероятно, наличие диагональной штриховки отражает элементы внутренней структуры трихома, его каркасной конструкции. Трихомы одинаковой ширины на всем протяжении, нередко собраны в пучки. Ширина лент 13–16 мкм, длина фрагментов – 80–90 мкм.

**Замечание.** Нити *Oscillatoropsis rhomboidalis* часто встречаются в пучках вместе с тонкими гладкими трихомами рода *Leiotrichoides* Herm., широко распространенными в котлинских отложениях.

**Сравнение.** От остальных представителей этого рода отличается невыраженным клеточным строением и ромбической структурой.

**Распространение.** Север Архангельской области, верхний венд, котлинский горизонт.

**Материал.** Около 15 экз.

Таблица 4

Стратиграфическое распространение растительных микрофоссилий в вендских отложениях северо-запада Архангельской области

Венд							Котлинский горизонт	Микрофоссилии
Редкинский горизонт								
тамицкие слои	лямицкие слои	архангельские слои	верховские слои	сюзьминские слои	вайзинские слои	зимнегорские слои		
1	2	3	4	5	6	7	8	9
x	x	x	x	x				<i>Kildinella sinica</i> Tim.
x	x	x						<i>K. hyperboreica</i> Tim.
o	o	o		o			o	<i>Leiosphaeridia minor</i> (Scher.)
o	o	o		o			o	<i>L. aperta</i> (Schep.)
		o	o	o	o		o	<i>L. pelucida</i> (Schep.)
		o	o	o			o	<i>L. culta</i> (Andr.)
o	o	o	o	o				<i>L. laccata</i> (Tim.)
		o	o	o			o	<i>Aseeva</i>
								<i>L. bituminosa</i> Tim.



Таблица 4 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
				o	o	o	o	L. effusa (Schep.)
				o		o		L. gigantea (Schep.)
x	x	x	x					Protosphaeridium densum Tim.
o	o	o	o	o		o		Trachysphaeridium laminarum Tim.
		o	o	o	o	o	o	T. magnum (Schep.)
		o		o		o	o	T. bavliense (Schep.)
		o				o		T. partialum (Schep.)
		o						Stictosphaeridium pectinale Tim.
		o				o	o	S. sinapticuliferum Tim.
o	o	o				o		S. implexum Tim.
x	x	x	x	x		x		Favosphaeridium favosum Tim.
		o	o	o	o	x	o	Stratimorphis plana As.
								Orygmatosphaeridium rubiginosum Andr.
x	x	x				x		Podoliella regulare Tim.
				x	x	x		Bavlinella faveolata Schep.
		o	o	o			o	S. solediforme Tim.
		x	x			x		Synsphaeridium bullatum Andr.
		o					o	S. conglutinatum Tim.
			o			o		Symplastosphaeridium sp.
x	x	x	x			x	x	Nucellosphaeridium sp.
		x	x					Pterospermopsimorpha insolita Tim.
	x	x				x		Volyniella valdaica (Schep) As.
				x		x	x	V. sp.
								Leiomniscula minuta Naum.
		x	x			x		Gloeocapsomorpha sp.
				o		o	o	Leiotrichoides typicus Herm.
						x		L. sp.
						o		Polytrichoides lineatus Herm.
						o		Tortunema sibirica Herm.
						o		Oscillatorites wernadskii Schep.
						o		Oscillatoriopsis magna Tynni et Bonner
						o	o	O. constricta T. et B.
							o	O. rhomboidalis sp. nov.
						o		O. funiformis sp. nov.
						x		Palaeolyngbia sp.
		x	x	x	x	o		Rudnjana Golub

o — частые находки, x — редкие находки



## РАСТИТЕЛЬНЫЕ МИКРОФОССИЛИИ УРАЛА

Вендские отложения Урала и Приуралья в микрофитологическом отношении изучены еще очень слабо. Сведения о составе и морфологии растительных микрофоссилий венда этого региона содержатся лишь в некоторых работах С.Н. Наумовой (1968), Н.Г. Пыховой (1973а), И.К. Чепиковой (1966, 1971б), Е.В. Чибриковой (1959, 1961), Е.Д. Шепелевой (1962, 1963), Т.В. Янкаускаса (1978, 1980). Все эти работы представляют собой лишь краткие и предварительные сообщения о проведенных здесь исследованиях.

Первоначально списки растительных микрофоссилий, приводимые для разных частей этого огромного региона, включали названия лишь просто построенных в морфологическом отношении форм акритарх из подгруппы сфероморфид и нитчатых водорослей *Oscillatorites wernadskii* Scher. Акритархи отнесены, главным образом, к родам *Kilindinella*, *Leiosphaeridia*, *Leiominuscula*, *Bavlinella*, *Orygmatosphaeridium*, *Brochopsophsphaera*, *Asperatopsophsphaera*. Это трудно диагностируемые формы, без каких-либо ярких признаков, и использование их в стратиграфии весьма затруднительно.

Кроме того, следует указать, что вендские отложения Урала и Приуралья представлены мелководными неблагоприятными для развития и захоронения акритарх фацями, в связи с чем в этом регионе мы сталкиваемся с явлением редкой встречаемости растительных микрофоссилий (Шепелева, 1963, стр. 7). Поэтому поиски местонахождений массовых скоплений растительных микрофоссилий здесь являются весьма трудной задачей.

Специально проведенные Т.В. Янкаускасом (1978, 1979) поиски благоприятных "акритарховых" фаций на Южном Урале и в Башкирском Приуралье привели к установлению нескольких интересных местонахождений микрофитофоссилий. В левом борту долины р. Зиган в обнажении пород зиганской свиты обнаружена маломощная пачка черных аргиллитов, содержащих массовые скопления трубчатых водорослей из группы *Rudnjana*.

Впервые они описаны (Голуб, 1979) из смоленской и гдовской свит венда Оршанской впадины (западная часть Восточно-Европейской платформы). Выше и ниже стратиграфически они не известны. Это позволило окончательно утвердить ашинскую серию в составе вендских отложений.

Среди обнаруженных по р. Зигану руднян наиболее многочисленны *Omalophyma gracilis* Golub (табл. LXII, фиг. 4, 5, 7, 8). Реже встречаются *O. angusta* Golub и *O. ovalis* Golub. Руднян сопровождают в этом местонахождении акритархи *Kilindinella* и *Leiosphaeridia*.

Другое местонахождение установлено в обнажениях в правом борту р. Мендым, в средней части зиганской свиты. Здесь установлены многочисленные *Bavlinella faveolata* Scher., широко распространенные в венде Восточно-Европейской платформы.

В Башкирском Приуралье массовое скопление растительных микрофоссилий установлено в разрезе скважины Сергеевская-800, в интервале 2942,4—2946,4 м (см. табл. LXI и LXII). Растительные микрофоссилии выделены из прослая черных аргиллитов 1 см мощностью, но они чрезвычайно разнообразны и обильны. Стратиграфически указанный интервал соответствует средней части байкибашевской (= нижнекаировской) свиты, которая в этом разрезе имеет мощность 62 м (интервал 2922—2984 м). Свита резко несогласно перекрывает глубоко эродированные отложения верхнего рифея. Согласно принятой МСК в 1976 г. унифицированной схеме, байкибашевская свита по возрасту соответствует плетневской свите Московской синеклизы, лиозненской свите Оршанской и Брестской впадин, аяшуняйской свите северо-западного склона Мазурско-Белорусской антеклизы и могилевской свите юго-западного склона Украинского щита и, таким образом, выводится на уровень нижней части редкинского горизонта. Однако, по мнению многих других исследователей лиозненская свита и ее аналоги должны соответствовать верхам более древнего древлянского горизонта. Таким образом, увязать Сергеевское местонахождение с унифицированной схемой пока точно не удастся. Однако несомненно и важно, что оно является одним из древнейших в разрезе вендских отложений.



Сергеевский комплекс микрофитофоссилий представлен преимущественно акритархами, в том числе сложно построенными формами, и в меньшей степени — нитчатыми водорослями. Его отличительной особенностью является присутствие совместно с преобладающим количеством обычных для венда видов большого количества реликтовых форм, проходящих из более древних отложений рифея. Сергеевская микрофлора является, таким образом, как бы переходной от рифейской и вендской.

Среди рифейских реликтов здесь определены акритархи *Kildinella hyperborea* Tim., *K. sinica* Tim. (18% от общего числа микрофоссилий), *Nucellosphaeridium minutum* Tim. (4%) *Pterospermops imorpha* sp. (0,5%) (табл. LXI, фиг. 6) и единичные нитчатые водоросли *Arctacelluluria ellipsoidea* Herm. (табл. LXI, фиг. 1, 2), *A. aff. doliformis* Herm. (табл. LXI, фиг. 5), *Tortunema eniseica* Herm., *Polythrichoidea lineatus* Herm. (табл. LXI, фиг. 3), *Leiothrichoidea tipicus* Herm., *Ostiana microcystis* Herm., *Glenobotrydion* (?) sp. (табл. LXII, фиг. 1, 2а, б), *Cholorogloaeopsis* (?) sp. (табл. LXII, фиг. 3).

Вендскими видами являются многочисленные и разнообразные *Leiosphaeridia* (20%). От рода *Kildinella* они отличаются нежной тонкой стенкой и прихотливыми складками смятия. В рифейских отложениях такие формы редки.

Среди лейосферидий выделяются формы с мозолевидным утолщением стенки (*Leiosphaeridia incrassatula* Jank., табл. LXI, фиг. 7, 8, 10, 11). Обильны и скопления толстостенных сферических оболочек (рода *Synsphaeridium*, *Symplassosphaeridium* и толстостенные крупные акритархи *Trachysphaeridium*).

Интересны находки в этом местонахождении кольцевидных форм водорослей *Totomorpha* (табл. LXI, фиг. 4), известных также из редкинского горизонта Восточно-Европейской платформы. Пожалуй, уникальной следует считать находку шиповатой формы акритарх, отнесенной к новому виду рода *Baltisphaeridium* (Янкаускас, 1979). Это *B. pegarum* Jank. (табл. LXI, фиг. 9) — толстостенная сферическая оболочка диаметром до 20–30 мкм, оснащенная редкими короткими шипиками со слегка утолщенными дистальными кончиками.

Довольно многочисленны также крупные грубого строения акритархи уплощенно-эллиптической формы и состоящие из отдельных полигональных пластин — *Satka granulosa* Jank. (табл. LXII, фиг. 9 и 10). Эти формы могут явиться руководящими для стратиграфического уровня байкибашевской свиты.

В целом в составе вендских микрофитофоссилий Урала известно более 20 хорошо обоснованных видов. Однако, совершенно несомненно, что это далеко неполная характеристика венда Уральского региона. Новые исследования должны привести к новым интересным открытиям.

## НИТЧАТЫЕ ВОДОРΟΣЛИ ВЕНДА

О широком региональном развитии неминерализованных микроорганизмов нитевидного строения<sup>1</sup> свидетельствуют данные авторов, отмечавших находки нитчатых форм в разрезах верхнего докембрия Восточно-Европейской и Сибирской платформ. Однако большинство авторов первостепенное значение придавали изучению и описанию сфероморфид (акритарх) и поэтому большая часть нитевидных микрофоссилий не изучена.

Первое описание находок нитчатых синезеленых водорослей принадлежит Е.Д. Шепелевой. Из нижнекембрийских отложений Ленинградской обл. ей в 1960 г. описаны два рода: *Oscillatorites* Scher. и *Nodularites* Scher. (Шепелева, 1960). В разделе описаний новых находок для широко распространенного в верхнем докембрии рода *Oscillatorites* Scher. приводится его диагноз и описание в соответствии с правилами палеонтологического описания.

<sup>1</sup> Применение термина "нить" при описании ископаемого материала не означает его истинного значения — трихом во влагалище. В основном это фрагменты нитевидного-трихомного строения и очень часто без клеточных перегородок, в последнем случае они представляют собой пустые влагалища нитчатых водорослей, бактерий.



Самое раннее появление нитевидных форм в венде зафиксировано в ярцевской свите волинской серии в центральной части Русской платформы (Шепелева, 1974, с. 18). В сергеевской свите Башкирского Приуралья открыта микробиота, соотносимая по времени с раннередкинским уровнем (Янкаускас, 1980). Здесь названным автором обнаружен смешанный комплекс акритарх с преобладанием вендских форм. Нитчатые микрофоссилии представлены рифейскими видами: *Acrtacellularia ellipsoida* Herm., *A. aff. doliiformis* Herm., *Tortunema eniseica* Herm., *Polytrichoides lineatus* Herm., *Leiotrichoides typicus* Herm.

Присутствие нитевидных форм отмечалось в трех комплексах микрофоссилий, выделенных при исследовании верхнебавлинских отложений Пермского Приуралья (Голуб, 1974, с. 24–26). Они встречены в интервале: редкинские отложения (скв. Рудняна) – гдовские и ламинаритовые слои.

О находках нитчатых микрофоссилий упоминается в IV комплексе микрофоссилий, установленном при исследовании верхнедокембрийских отложений Архангельской области. Этот комплекс сопоставляется с комплексом редкинской свиты, обнаруженному во многих районах Пачелмского прогиба и Московской синеклизы (Сиверцева, Станковский, 1979, с. 158).

Большое количество нитевидных микроорганизмов обнаружено в валдайской серии венда Прибалтики (Пашкевичене, 1980, с. 18) и в пограничных отложениях вендакембрия (верхи венда) в Брестской впадине, скв. Страдечь-17к в Белоруссии (Бессонова и др., 1979, с. 167), а также в пограничных отложениях на Русской платформе, в Эстонии – ламинаритовые слои (Вахрамеев, Волкова, 1968, с. 126).

На Сибирской платформе нитчатые формы описаны среди микрофоссилий юдомского комплекса Южной Якутии (Пятилетов, 1979; 1980).

Практика показывает, что нитчатые микроорганизмы являются неотъемлемой частью вендской микробиоты, но изучены они пока отрывочно по отдельным разрезам. Наиболее полный опорный разрез венда находится в Подольском Приднестровье, где отмечались частые находки нитевидных форм (Тимофеев, 1973а, б; Асеева, 1974; 1976). Автором изучен материал из этого разреза, начиная снизу вверх от грушкинской, включая каниловскую, свиты.

Выявлено, что нитчатые микрофоссилии присутствуют почти по всему разрезу и значительно дополняют палеонтологическую характеристику слоев, свит в комплексе с другими органическими остатками.

Первое немногочисленное появление нитчатых водорослей отмечается в ломозовских слоях. Они обнаружены изолированными экземплярами и в скоплениях, образующих дерновинки с продольным расположением длинных многоклеточных не ветвящихся нитей. Длина их во фрагментах до 1400 мкм, ширина в основном 5 мкм, длина клеток равна их ширине. По размеру клеток, их одинаковой форме, нитчатые фрагменты отнесены к роду *Oscillatorites* Schep.

Более обильными нитевидные организмы становятся с основания лядовских слоев. Здесь наблюдаются многочисленные фрагменты прямых и слегка изогнутых одиночных неветвящихся нитей бесклеточного строения с гладкой и сильно шероховатой структурой поверхности. Часты находки фрагментов с клеточным строением. Ширина нитей 5–10 мкм. На их фоне выделяются слоевища шириной около 100 мкм и чуть больше. Они имеют четкую узкую поперечную членистость и выделяются в новый род *Contextuopsis* gen. nov. (табл. LXXIV, фиг. 1–2). Здесь же обнаружены характерные для венда спиралевидно свернутые водоросли родов *Volyniella* Schep. et As. (табл. LXXIV, фиг. 3–7).

Нижняя часть лядовских слоев отделена от верхней части красноцветной пачкой пород. Сразу после красноцветов в основании верхней части лядовских слоев обнаружены своеобразные микроорганизмы рода *Podolina* Herm., характеризующиеся непостоянством их формы (Тимофеев и др., 1976). В разрезе Подольского Приднестровья это пока их единственное местонахождение.

В бернашевских слоях развиты тонкие нити шириной 20–25 мкм (*Leiotrichoides*



*gracilis* Pjatiletov, табл. LXXV, фиг. 6), нити с едва заметной септацией, относимые к *Oscillatorites wernadskii* Schep, 1960 emend Herm., 1982. В меньшем количестве присутствуют асептатные нити шириной 5–10–12,5 мкм — *Leiotrichoides typicus* Herm. Многочисленны находки нитей с шероховатой, местами ячеистой структурой поверхности — род *Ljadovia* gen. nov. (табл. LXXV, фиг. 5). К основанию бернашевских слоев приурочены находки органических остатков, резко выделяющиеся по своей морфологии. Это оболочки рода *Octaedryxium* Rud.

Особенно переполнены нитевидными формами зиньковские слои. Основную часть составляют тонкие узкие шириной 10–12,5 мкм, сильно смятые нити. Здесь же нередки находки фрагментов рода *Contextuopsis* gen. nov. Впервые в этих слоях появляются нити с характерными, нерегулярно расположенными мельчайшими включениями (табл. LXXV, фиг. 2, 3, 4). Прослежены включения от единичных зернышек, разрастающихся до миниатюрных округлых скоплений и оставляющие на поверхности нитей изодиаметрические ячеи (табл. LXXV, фиг. 1, 9, 10). Для этого типа нитей выделен новый род *Zinkovioides* gen. nov. с двумя видами (*Z. inclusis* sp. nov., *Z. perforata* sp. nov.).

Состав нитчатых организмов джуржевских слоев сходен с составом зиньковских слоев, здесь также преобладают нити рода *Zinkovioides* gen. nov.

В калюсских слоях нитевидные микрофоссилии очень обильны, но морфологически они однотипны. Распространены нити с шероховатой структурой поверхности *Ljadovia* gen. nov. шириной 20–25 мкм и более узкие от 5 до 12,5 мкм с гладкой структурой поверхности (*Leiotrichoides typicus* Herm.).

Для нитчатых форм соколецких и комаровских слоев характерна фрагментация нитей на короткие участки. В пределах одного фрагмента наблюдается как различная плотность стенки нитей (табл. LXXIV, фиг. 9), так и их разная ширина. Часты находки фрагментов с утолщениями в центральной части и утончающиеся к концам. Цвет всей органики каниловской свиты отличается от окраски органики нижележащих слоев более густым (коричневым) цветом.

Специфичность вендских нитчатых микрофоссилий заключается в преобладании по разрезу одиночных и в скоплениях простых, неветвящихся нитей бесклеточного строения различной ширины, различающиеся по структуре поверхности, а также нитей осцилляториеподобного строения. Среди очень обильных в разрезе нитчатых микрофоссилий пока не обнаружено целостных организмов, не наблюдалось строения конечных клеток. Этим они отличаются от рифейских — морфологически более разнообразных нитчатых водорослей, где часты находки целых трихомов и фрагментов с сохраняющимся строением конечных клеток (Герман, 1981). По всей видимости, нитевидные образования венда достигали значительных размеров в длину, для них характерна тенденция к свертыванию в спирали, кольца. Бледный — светложелтый — цвет нитей отражает их тонкостенное строение.

Для опубликованных видов нитчатых микрофоссилий и обнаруженных в разрезе Подольского Приднестровья дается ссылка на место хранения голотипа и распространение, приводится описание новых находок нитчатых водорослей из венда Подольского Приднестровья. Коллекция хранится в лаборатории биостратиграфии и палеобиологии Института геологии и геохронологии докембрия АН СССР (ИГГД) в Ленинграде под № 1973.

Р о д *Volyniella* Schepeleva et Aseeva, 1974

*Volyniella valdaica* Schepeleva et Aseeva, 1974

Табл. LXXIV, фиг. 3, 6

Г о л о т и п — ИГН АН УССР, № 242/1; Подолия; с. Гусятин, скв. 11673, гл. 574 м; ярышевская свита, зиньковские слои.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Московская синеклиза, венд, ярецевская свита; Вольно-Подолия, верхняя часть ямпольской свиты, лядовские, зиньковские слои ярышевской свиты.



*Volyniella jampolica* Aseeva, 1974

Табл. LXXIV, фиг. 5

Голотип — ИГН АН УССР, № 15/2; Подолия, с. Каскады, скв. 14274, инт. 123,9–124,0 м; верхняя часть ямпольской свиты.

Распространение. Подолия, венд, верхняя часть ямпольской свиты, лядовские слои ярышевской свиты.

**Род *Leiothrichoides* Hermann, 1974 emend. 1979**

*Leiothrichoides typicus* Herm., 1974 emend. 1979

Табл. LXXIV, фиг. 8

Голотип — ИГГД, № 49/27; Красноярский край, Туруханский район, р. Мироедиха; верхний рифей, мироедихинская свита.

Распространение. Верхний рифей Сибирской платформы; венд — нижний кембрий Восточно-Европейской платформы.

*Leiothrichoides racilis* Pjatiletov, 1980

Табл. LXXV, фиг. 6

Голотип — ИГиГ СО АН СССР, № 803; Южная Якутия; юдомий, ботубинская свита, скв. 750, гл. 1786, 4 м.

Распространение. Южная Якутия, юдомий, верхневилючанская, бочугунорская (нерасчлененные) и ботубинская свиты; Подольское Приднестровье, венд, ущицкая серия.

**Род *Siphonophycus* Schopf, 1968**

*Siphonophycus kestron* Schopf, 1968

Табл. LXXV, фиг. 7

Голотип — Гарвардский университет, № 58469; Центральная Австралия; поздний докембрий, формация Биттер-Спрингс.

Распространение. Центральная Австралия, поздний докембрий, формация Биттер-Спрингс; Подольское Приднестровье, венд, лядовские слои.

**Род *Oscillatorites* Schepoleva, 1960 emend. Hermann, 1982**

Типовой вид. *O. wernadskii* Schep. 1960; Ленинградская обл., нижний кембрий. Диагноз. Многоклеточные трихомы одиночные, неветвящиеся, прямые и изогнутые, несжатые в местах клеточных перегородок. Ширина клеток изменяется от 13,2 мкм до 16,5 мкм, длина от 6,6 до 8,2 мкм.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Трихомы внешне близки к современным представителям *Oscillatoria margaritifera* Antz. (Еленкин, 1936), живущим в морской и солоноватой воде.

*Oscillatorites wernadskii* Schep. 1960 emend. Herm. 1982

Табл. LXXIV, фиг. 12

Голотип — ВНИГНИ, № 8/5122; Ленинградская обл.; нижний кембрий (гдовские слои — синие глины), скв.3 Смердовица, инт. 2115–381 м.

Описание. Фрагменты многоклеточных трихомов, одиночных, неветвящихся, прямых и изогнутых, несжатых в местах клеточных перегородок, граница между клетками иногда отсутствует. Ширина клеток изменяется от 13,2 до 16,5 мкм и во много раз превосходит длину клеток, которая колеблется в пределах от 6,6 до 8,2 мкм. Цвет желтый и темно-желтый.



Распространение. Восточно-Европейская, Сибирская платформа; рифей-венд-нижний кембрий.

Материал. Многочисленные находки различной сохранности, лядовские слои, скв. № 5 в д. Волчинец.

#### Род *Contextuopsis* Hermann, gen. nov.

Название рода от *contextum* (лат.) — ткань.

Типовой вид. *C. zonata* sp. nov.; Подольское Приднестровье; венд, ярышевская свита.

Диагноз. Фрагменты слоевищ шириной от 50 до 115 мкм с узкими поперечными сегментами с соотношением их длины к ширине 1 : 20.

Видовой состав. Типовой вид.

*Contextuopsis zonata* Hermann, sp. nov.

Табл. LXXIV, фиг. 1, 2 — голотип

Название вида от *zonatus* (лат.) — поперечнополосатый.

Голотип — ИГГД, № 1082/1; Подольское Приднестровье; венд, ярышевская свита, зиньковские слои.

Описание. Фрагменты плотных слоевищ с ровными краями, шириной от 50 до 115 мкм, с узкой поперечной сегментацией. Клетки 5—7,5 мкм. Слоевища могут иметь оболочку (табл. LXXIV, фиг. 1), которая не всегда просматривается по краю слоевищ. Цвет слоевищ коричневый.

Распространение. Подольское Приднестровье, венд, лядовские, зиньковские слои.

Материал. 26 экз. различной сохранности; обнажение Боршов-Яр, Ла-Изваара.

#### Род *Zinkovioides* Hermann, gen. nov.

Название рода по зиньковским слоям.

Типовой вид. *Z. inclusis* sp. nov.; Подольское Приднестровье; венд, ярышевская свита.

Диагноз. Одиночные, неветвящиеся, прямые и сильно изогнутые нитчатые талломы шириной от 5 до 12,5 мкм, с мельчайшими нерегулярно расположенными зернистыми включениями и образованными изодиаметрическими перфорациями — ячейками.

Видовой состав. Два вида *Z. inclusis* sp. nov., *Z. perforata* sp. nov.

*Zinkovioides inclusis* Hermann, sp. nov.

Табл. LXXV, фиг. 3 — голотип; 2, 4

Название вида от *inclusio* (лат.) — включение.

Голотип — ИГГД, № 1083/3; Подольское Приднестровье; венд, ярышевская свита, зиньковские слои.

Описание. Фрагменты одиночных-неветвящихся, от прямых до сильно изогнутых и смятых нитчатых талломов шириной от 5 до 12,5 мкм с многочисленными мельчайшими включениями типа отдельных зернышек и их скоплений, расположенных нерегулярно. Размеры скоплений не больше 5 мкм. Сохраняются участки нитей без включений. Цвет нитей бледно-светло-желтый.

Распространение. Венд; Подольское Приднестровье, зиньковские и джуржевские слои.

Материал. Многочисленные находки различной сохранности, зиньковские слои, обн. Ла-Изваара.

*Zinkovioides perforata* Hermann, sp. nov.

Табл. LXXV, фиг. 1 — голотип; 9, 10

**Г о л о т и п** — ИГГД, № 1082/1; Подольское Приднестровье; венд, ярышевская свита зиньковские слои.

**О п и с а н и е.** Фрагменты одиночных неветвящихся прямых и изогнутых, сильно смятых нитчатых талломов шириной 5–12,5 мкм. На поверхности талломов видны многочисленные тесно расположенные разновеликие округлые и угловатые ячеи. Их максимальный размер не превышает 5 мкм. Цвет нитей бледно-светло-желтый.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Приднестровье, венд, зиньковские джуржевские слои.

**М а т е р и а л.** Многочисленные находки различной сохранности, зиньковские слои, обнажение Ла-Изваара.

### **Р о д *Ljadovia* Hermann, gen. nov.**

**Название рода** по лядовским слоям.

**Типовой вид** — *L. exasperata* sp. nov.; Подольское Приднестровье; венд, ярышевская свита, лядовские слои.

**Д и а г н о з.** Одиночные, неветвящиеся, прямые и изогнутые нити бесклеточного строения, с тонкой стенкой и сильно шероховатой структурой поверхности. Ширина нитей от 20 до 62,5 мкм.

**Видовой состав.** Типовой вид.

**Сравнение.** Имеет сходство с нитями *Leiotrichoides gracilis* Pjatiletov, 1980, но отличается сильно шероховатой, почти корродированной структурой поверхности, большей шириной нитей.

*Ljadovia exasperata* Hermann, sp. nov.

Табл. LXXV, фиг. 5, 11

**Название вида** от *exasperatus* (лат.) — шероховатый.

**Г о л о т и п** — ИГГД, № 718/1; Подольское Приднестровье; венд, ярышевская свита, лядовские слои.

**О п и с а н и е.** Одиночные, неветвящиеся, прямые и изогнутые нити бесклеточного строения, с тонкой стенкой и сильно шероховатой, почти корродированной, структурой поверхности. Ширина нитей от 20 до 62,5 мкм, длина (во фрагментах до 500 мкм). Цвет бледно-желтый.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Подольское Приднестровье, венд, лядовские, бернашевские, зиньковские, калюские слои.

**М а т е р и а л.** Многочисленные находки различной сохранности. Обнажение Борщов-Яр, лядовские слои.

## **АКРИТАРХИ ЮДОМСКОГО КОМПЛЕКСА**

**Г Р У П П А АCRITARCHA EVITT, 1963**

**ПОДГРУППА ACANTHOMORPHITAE DOWNIE, EVITT, SARJEANT, 1963**

**Р о д *Baltisphaeridium* Eisenack, 1958 emend. Downie et Sarjeant, 1963**

***Baltisphaeridium cerinum* (?) Volkova, 1968<sup>1</sup>**

Табл. LXV, фиг. 4

Синониму см.: Волкова и др., 1971, с. 8.

**О п и с а н и е.** Оболочка округло-овальная, темная, плотная. Шипы светлые короткие (2–3 мкм), довольно многочисленные. Основание шипов слегка утолщено. Диаметр оболочек 25–28 мкм.

<sup>1</sup> Материал представлен В.А. Рудавской (Ленинград, ВНИГРИ) (отмечено 1).



Сравнение. От *V. ciliosum* Volk. отличается длиной шипов.

Распространение. Нижний кембрий Восточно-Европейской и Сибирской платформ.

Материал. Единичные экземпляры.

Местонахождение. Восточная Сибирь, среднее течение р. Лены, Казаркинская скв. № 4, инт. 2997–3000 м; мотская свита.

*Baltisphaeridium ciliosum* Volkova, 1969<sup>1</sup>

Табл. LXV, фиг. 2, 3

Синониму см.: Волкова и др., 1979, с. 8.

Описание. Оболочка сплюснута, со складками смятия, овальноокруглая в очертании. Снабжена многочисленными выростами, основания которых расширены. Концы некоторых выростов воронкообразно расширены, но очень часто они обломаны. Выросты светлее центрального тела. Диаметр оболочки без выростов 28–37 мкм, с выростами 37–47 мкм.

Сравнение. От *V. ceginum* Volk. отличается длиной шипов.

Распространение. Нижний кембрий Восточно-Европейской и Сибирской платформ.

Материал. 6 экз.

Местонахождение. Восточная Сибирь, среднее течение р. Лены; Непская скв. № 1, инт. 2386–2421 м; мотская свита, средне-верхнемотская подсвита.

*Baltisphaeridium primarium* Jankauskas, 1979<sup>2</sup>

Табл. LXIII, фиг. 1–4

*Baltisphaeridium primarium*: Волкова и др., 1979, с. 12, табл. III, фиг. 8, 9.

Описание. Оболочки округлые в очертании, тонкие, с гладкой поверхностью, иногда с очень узкими, короткими, извилистыми складками. Оболочка снабжена немногочисленными (6–10 шт.) шипоподобными выростами. Длина выростов от 40 до 60 мкм, ширина у основания 12–20 мкм. Диаметр оболочек 80–125 мкм, цвет от светло-желтого до желтого.

Изменчивость. Наблюдается в количестве выростов и плотности оболочек.

Сравнение. От других видов данного рода отличается наличием характерных шипоподобных выростов.

Распространение. Нижний кембрий (люкатиинский горизонт) Восточно-Европейской платформы; юдомий Сибирской платформы.

Материал. 6 экз. хорошей и удовлетворительной сохранности.

Местонахождение. Сибирская платформа, Непско-Ботубинский район Бюкская скв. № 715, гл. 1968,8 м; верхняя часть курсовской свиты.

*Baltisphaeridium* (?) *strigosum* Jankauskas, 1976<sup>2</sup>

Табл. LXIII, фиг. 7–9; табл. LXIV, фиг. 1–3

Синониму см.: Волкова и др., 1979, с. 12.

Описание. Оболочки в очертании округлые или овальные. Поверхность оболочек гладкая, иногда с узкими короткими, извилистыми складками и густо покрыта извилистыми волосоподобными выростами. У основания выросты несколько утолщаются, их длина 8–17 мкм. Диаметр оболочек 70–150 мкм; цвет от светло-желтого до коричневого.

<sup>1</sup> См. сноску на стр. 151 (отмечено 1).

<sup>2</sup> Материал представлен В.Г. Пятилетовым (ИГиГ СО АН СССР, г. Новосибирск) (отмечено 2).

**Изменчивость.** Наблюдается в количестве выростов, их размерах и плотности оболочек.

**Сравнение.** От других видов рода *Baltisphaeridium* отличается характером выростов.

**Замечание.** Найденные формы отличаются большими размерами от микрофосилий данного вида, описанных Т.В. Янкаускасом.

**Распространение.** Нижний кембрий (люкатиский, вергальский, раусвенский, горизонты) и средний кембрий (кибартайский горизонт) Восточно-Европейской платформы; юдомий Сибирской платформы.

**Материал.** Многочисленные экземпляры хорошей и удовлетворительной сохранности.

**Местонахождение.** Сибирская платформа; среднее течение р. Лены, мотская свита, средняя подсвита; Непско-Ботуобинский район, курсовская свита (Непская скв. № 1, инт. 2925–2944 м; Средне-Ботуобинская скв. № 4, инт. 1924–1930 м; Пеледуйская скв. № 750, гл. 1836 м; Бюкская скв. № 715, инт. 1962–1971 м).

#### *Michystridium* sp.

Табл. LXV, фиг. 13, 14

**Описание.** Оболочки сферические, толстые, плотные, часто сплюснутые, округлого или округло-овального очертания, с узкими, короткими складками или без них. Поверхность покрыта короткими, заостренными, тонкими, извилистыми выростами. Количество выростов изменяется, длина их 2–4 мкм. Диаметр оболочек 8–20 мкм, цвет от темно-серого до коричневого.

**Материал.** Немногочисленные экземпляры хорошей и удовлетворительной сохранности.

**Местонахождение.** Восточный Саян, Манский прогиб, анастасьинская, унгутская, лейбинская и крольская свиты; Восточная Сибирь, среднее течение р. Лены, мотская свита.

### ПОДГРУППА PRISMATOMORPHYTAЕ DOWNIE, EVITT, SARJEANT, 1963

#### Род *Octoedryxium rudavskaja*, 1973

*Octoedryxium truncatum* Rudavskaja, 1973<sup>1</sup>

Табл. LXVI, фиг. 5–7, 9, 10

*Octoedryxium truncatum*: Рудавская, 1973, с. 7, табл. I, фиг. 1; 1973, с. 19, фиг. 1–16.

*Quadratimorpha ordinata*: Sin, Liu, 1973, p. 60, p. 4, fig. 10–12.

*Octoedryxium truncatum*: Vidal, 1976, p. 22, fig. 1 A–P.

**Описание.** Оболочки октаэдрические, скульптура поверхности шероховатая, зернистая, бугорчатая. Толщина ребер 0,1–1 мкм и более у крупных форм. Иногда ребра четковидные, но преимущественно у крупных форм. Размеры изменяются в больших пределах от 1–3 мкм до 20–45 мкм. У оболочек хорошей сохранности в вершинах октаэдров могут наблюдаться отверстия.

**Изменчивость.** Значительная за счет размеров форм, скульптуры поверхности, толщины оболочек.

**Сравнение.** От *O. symmetricum* Tim. данный вид отличается размерами оболочек.

**Распространение.** Восточная Сибирь, верхний рифей, юдомий и кембрий; Китай, верхний синий; Швеция, верхняя часть формации Visingsö.

**Материал.** Более 500 экз.

**Местонахождение.** Восточная Сибирь, среднее течение р. Лены, мотская свита нижняя подсвита.



Р о д *Polyedrixium* Deunff, 1954 emend. Deunff, 1971

*Polyedrixium pritulai* Rudavskaja, 1971<sup>1</sup>

Табл. LXIV, фиг. 6, 7

*Polyedrixium pritulai*: Рудавская, 1971, с. 98, табл. I, фиг. 1–4.

**О п и с а н и е.** Оболочки в форме параллелепипеда, иногда близкие к кубу, полые. Стенки тонкие стекловидные. Грани или одна из них вогнуты внутрь по направлению к центральной полости, обычно прямоугольной. У оболочек плохой сохранности форма центральной полости не просматривается. У немногих оболочек наблюдаются низкие мембранные гребни и выступы в местах стыка ребер, на углах параллелепипеда. У форм лучшей сохранности можно иногда наблюдать отверстия на углах параллелепипеда. Длина сторон параллелепипеда колеблется от 10 до 30 мкм. Наблюдаются скопления оболочек.

**И з м е н ч и в о с т ь.** Значительная в размерах, форме оболочек, наличии или отсутствии мембранных гребней, но из-за плохой сохранности оболочек не может быть достоверно прослежена.

**С р а в н е н и я и з а м е ч а н и я.** От вида *P. neftelenicum* Rud. отличается формой оболочки в виде параллелепипеда. Ввиду плохой сохранности оболочек все экземпляры отнесены к одному виду, хотя между ними наблюдаются различия.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Юдомий центральных районов Восточной Сибири.

**М а т е р и а л.** Более 50 экз.

**М е с т о н а х о ж д е н и е.** Восточная Сибирь, среднее течение р. Лены, нижняя часть непской свиты (Марково, скв. № 42, инт. 2675–2649, инт. 2975–2963; Частинская, скв. № 2, инт. 2402–2398 м); борулахская свита (Средневилючанская скв. № 609, гл. 2442 м).

*Polyedrixium neftelenicum* Rudavskaja, 1971<sup>1</sup>

Табл. LXV, фиг. 4, 9; табл. LXVI, фиг. 4, 8, 11

*Polyedrixium neftelenicum*: Рудавская, 1971, с. 99, табл. 1, фиг. 6–8.

**О п и с а н и е.** Оболочки призматические, шестигранные, иногда пятигранные, полые. Стенки тонкие стекловидные. Боковые грани обычно слегка выпуклые. Основания, или одно из них, вогнуты внутрь по направлению к центральной полости, повторяющей очертания призмы. У оболочек плохой сохранности формы внутренней полости не просматриваются. Ребра гладкие, без мембранных гребней. Отверстия не наблюдались. Размеры сторон призмы от 15 до 35 мкм. Наблюдаются скопления форм.

**И з м е н ч и в о с т ь.** Значительная в очертаниях призм, но ввиду очень плохой сохранности оболочек не может быть достоверно прослежена.

**С р а в н е н и я и з а м е ч а н и я.** От вида *P. pritulai* отличается призматической формой оболочки. Ввиду плохой сохранности, к одному виду отнесены пятигранные и шестигранные оболочки.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Юдомские отложения центральных районов Восточной Сибири.

**М а т е р и а л.** Более 20 экз.

**М е с т о н а х о ж д е н и е.** Восточная Сибирь, среднее течение р. Лены, нижняя часть непской свиты, безымянный горизонт (Марково, скв. № 42, инт. 2675–2649 м, скв. № 46, инт. 2975–2963,5 м; Частинская скв. № 2, инт. 2402–2398 м).

ПОДГРУППА *TASMANITITAE* (SOMMER) STAPLIN,  
JANSONIUS, ПОСОК, 1965

Род *Paracrassosphaera* Rudavskaja in Trestshetenkova, 1979

*Paracrassosphaera dedalea* Rudavskaja in Trestshetenkova, 1979<sup>1</sup>

Табл. LXV, фиг. 15

*Paracrassosphaera dedalea*: Файзулина, Трещетенкова, 1979, с. 165, табл. XXXVII, фиг. 12.

**Описание.** Оболочка сферическая, диаметр 6–32 мкм, толщина стенки 2,5–4 мкм, иногда до 10 мкм. Каналы стенки слабо конические. Скульптура поверхности извилисто-пелльчатая. У крупных не очень толстостенных форм заметна сетчатая скульптура.

**Сравнение.** От вида *P. actinomorpha* Trest. отличается толщиной стенки и длиной каналов стенки.

**Распространение.** Юдомий–нижний кембрий Сибирской платформы.

**Материал.** Многочисленные находки (около 100 экз.).

**Местонахождение.** Восточная Сибирь, среднее течение р. Лены, мотская свита (Марково, скв. № 18, инт. 2808–2817 м; скв. № 50, инт. 2614–2624 м; Казарки, скв. № 1, инт. 2725–2729 м; Среднетуобинская скв. № 4, инт. 1817–1915 м); усольская свита (Средне-Ботуобинская скв. № 6, Ярактинская скв. № 10).

ПОДГРУППА *SPHAEROMORPHITAE* DOWNIE, EVITT, SARJEANT, 1963

Род *Bavlinella* Schepeleva, 1963

*Bavlinella faveolata* Schepeleva, 1963<sup>2</sup>

Табл. LXV, фиг. 19, 20

*Bavlinella faveolata*: Шепелева, 1963, с. 16, табл. II, фиг. 10.

**Описание.** Оболочки округлого или округло-овального очертания с волнистым внешним краем. Поверхность оболочек мелкоячеистая. Диаметр 10–25 мкм, цвет от светло-желтого до коричневого.

**Сравнение.** От *V. faceta* Schep. отличается более мелкими ячейками.

**Распространение.** Верхний рифей–нижний кембрий Восточно-Европейской платформы; юдомий–нижний кембрий (реже) Сибирской платформы.

**Материал.** Многочисленные экземпляры хорошей и удовлетворительной сохранности.

**Местонахождение.** Сибирская платформа, среднее течение р. Лены, мотская свита; Юдомо-Майский прогиб, юдомская серия.

Род *Granomarginata* Naumova, 1960

*Granomarginata prima* Naumova, 1960<sup>2</sup>

Табл. LXV, фиг. 16–18

Синонимике см.: Волкова и др., 1979, с. 19.

**Описание.** Оболочки округлого или округло-овального очертания толстые. Поверхность их зернистая или шагреневая. Толщина стенки 1–2 мкм, внешний край слабо волнистый. Диаметр оболочек 10–27 мкм, цвет от светло- до темно-коричневого.

**Сравнение.** От *G. squamacea* Volk. отличается более узкой оторочкой.

**Распространение.** Нижний кембрий (лонтоваская и люкатинская свиты) Восточно-Европейской платформы; юдомий–нижний кембрий Сибирской платформы.

**Материал.** Многочисленные экземпляры хорошей и удовлетворительной сохранности.

**Местонахождение.** Сибирская платформа, Юдомо-Майский прогиб, юдомская серия; Оленекское поднятие, кессюсинская свита; Иркутский амфитеатр,



мотская свита; Непско-Ботуобинский район, бочугунорская и верхняя часть курсовской свиты; Прибайкалье, ушаковская и куртунская свиты; Патомское нагорье, тинновская свита; западная часть Восточного Саяна, Манский прогиб, анастасьинская и жистыкская свиты.

### Р о д *Leiomarginata* Naumova, 1960

*Leiomarginata simplex* Naumova, 1960<sup>2</sup>

Табл. LXV, фиг. 9–12

Синониму см.: Волкова и др., 1979, с. 20.

**О п и с а н и е.** Оболочки округлые в очертании с ровным внешним краем. Поверхность оболочек гладкая или зернистая. Толщина стенки 0,5–2 мкм, диаметр оболочек 8–25 мкм цвет от темно-серого до коричневого.

**И з м е н ч и в о с т ь.** Наблюдается в размерах оболочек и толщине стенки.

**С р а в н е н и е.** От *Granomarginata prima* Naum. отличается ровным внешним краем.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний кембрий Восточно-Европейской платформы (лонтоваская и люкатиская свиты); юдомий–нижний кембрий Сибирской платформы.

**М а т е р и а л.** Многочисленные экземпляры хорошей и удовлетворительной сохранности.

**М е с т о н а х о ж д е н и е.** Сибирская платформа, Юдомо-Майский прогиб, юдомская серия; Анабарское поднятие, немакит-далдынская свита; Оленекское поднятие, кессюсинская свита; западная часть Восточного Саяна, Манский прогиб, анастасьинская, унгутская и лейбинская свиты.

### *Leiosphaeridia* div sp.

Табл. LXVI, фиг. 1–3; табл. LXVII, фиг. 1–11

**О п и с а н и е.** Оболочки округлого или округло-овального очертания, тонкие или толстые. Поверхность оболочек гладкая, зернистая, шагреневая с широкими серповидными, иногда извилистыми и узкими складками. Могут встречаться одиночными формами и в скоплениях. Диаметр оболочек от 10 до 400–500 мкм.

**М а т е р и а л.** Многочисленные экземпляры хорошей и удовлетворительной сохранности.

**М е с т о н а х о ж д е н и е.** Сибирская платформа, Юдомо-Майский прогиб, юдомская серия; Анабарское поднятие, немакит-далдынская свита; Непско-Ботуобинский район, борулахская, бочугунорская, курсовская свиты; среднее течение р. Лены, непская, мотская свиты.

## ПОДГРУППА NETROMORPHITAE DOWNIE, EVITT, SARJAENT, 1963

### Р о д *Leiovalia* Eisenack, 1965

*Leiovalia tenera* Kirjanov, 1974<sup>2</sup>

Табл. LXIII, фиг. 5, 6

Синониму см.: Волкова и др., 1979, с. 24.

**О п и с а н и е.** Оболочки очень тонкие, овальные в очертании, с гладкой поверхностью, на которой расположены узкие извилистые складки. Длина оболочек 110–130 мкм, ширина 35–45 мкм. Цвет светло-желтый.

**И з м е н ч и в о с т ь.** Наблюдается в размерах оболочек и расположении складок.

**С р а в н е н и е.** От описанных ранее видов данного рода отличается очень тонкой оболочкой.

**Распространение.** Нижний—средний кембрий Восточно-Европейской платформы; юдомий Сибирской платформы.

**Материал.** 5 экз. хорошей сохранности.

**Местонахождение.** Сибирская платформа, Южная Якутия, курсовская свита (Бюкская скв. № 715, инт. 1965—1987 м).

#### НИТЧАТЫЕ ВОДОРОСЛИ

#### Род *Botuobia* Pjatiletov, 1979

#### *Botuobia vermiculata* Pjatiletov, 1979<sup>2</sup>

Табл. LXIV, фиг. 5, 10

*Botuobia vermiculata*; Пятилетов, 1979, с. 715, табл. 1, фиг. 2.

**Описание.** Одиночные, симметричные трихомы прямые или слабо изогнутые с конусовидно-закругленными окончаниями одинаковой формы. В центральной части трихомы клетки несколько длинее, чем в краевой. Перегородки между клетками слабо перешнурованы, за счет чего создается несколько волнистый внешний край всей трихомы. Цвет оболочек от светло-желтого до желтовато-коричневого. Длина целых экземпляров от 80 до 660 мкм (голотип 360 мкм), ширина 20—26 мкм (голотип 25 мкм).

**Изменчивость.** Наблюдается в размерах трихомов и их окраске.

**Сравнение.** Некоторое сходство трихомы данного рода имеют с трихомами рода *Tortulinema* Nagmann и, в частности, с *T. sibirica* (Тимофеев и др., 1976), но последние отличаются заостренным окончанием трихомов и перегородки между клетками не перешнурованы.

**Распространение.** Юдомские отложения Сибирской платформы.

**Материал.** Большое количество различных фрагментов и пять экземпляров хорошей сохранности.

**Местонахождение.** Сибирская платформа, Южная Якутия, курсовская, борулахская и бучугунорская свиты (Пеледуйская скв. № 750, инт. 1786—1794,5 м; Бюкская скв. № 715, инт. 1931—2012 м).

#### Род *Leiothrichoides* Hermann, 1974 emend. 1978

#### *Leiothrichoides typicus* Hermann, 1974<sup>2</sup>

Табл. LXV, фиг. 1

*Leiothrichoides typicus*: Герман, 1974, с. 7, табл. VI, фиг. 1, 2.

**Описание.** Гладкие трихомы без видимых следов клеточного строения с одинаковой по всей длине шириной. Трихомы одиночные или многочисленные, перешпеленные. Ширина 8—16 мкм.

**Изменчивость.** Наблюдается в ширине трихомов и их окраске.

**Распространение.** Верхний рифей Сибирской платформы и Южного Урала; юдомий Сибирской платформы.

**Материал.** Многочисленные экземпляры хорошей сохранности.

**Местонахождение.** Сибирская платформа, Южная Якутия, борулахская, бучугунорская и курсовская свиты (Пеледуйская скв. № 750, инт. 1786—1794,5 м; Бюкская скв. № 715, инт. 1931—2012 м).



*Leiothrichoides gracilis* Pjatiletov, 1980<sup>2</sup>

Табл. LXV, фиг. 7, 8

*Leiothrichoides gracilis*; Пятилетов, 1980, табл. IV, фиг. 4, 5.

**Описание.** Одиночные трихомы с постоянной шириной по всей протяженности, без видимых следов клеточного строения. Трихомы прямые, либо слабо изогнутые, очень тонкие, с шагреновой поверхностью. Ширина трихомов до 26 мкм. Цвет от светло-желтого до желтого.

**Сравнение.** От *Leiothrichoides typicus* Hermann отличается более тонкой оболочкой и шагреновой поверхностью.

**Распространение.** Юдомские отложения Сибирской платформы.

**Материал.** Многочисленные экземпляры хорошей сохранности.

**Местонахождение.** Сибирская платформа, Южная Якутия, курсовская, бочугунорская и иктехская свиты (Пеледуйская скв. № 750, инт. 1786–1794,5 м; Бюкская скв. № 715, инт. 1931–2022 м).

**Род *Palaeolyngbya* Schopf, 1968.**

*Palaeolyngbya catenata* Hermann, 1974<sup>2</sup>

Табл. LXV, фиг. 6

*Palaeolyngbya catenata*: Герман, 1974, с. 8, табл. IV, фиг. 5.

**Описание.** Одиночные, слабо изогнутые трихомы с клеточным строением, длина клеток 4–5 мкм. Ширина трихомы одинакова по всей длине — от 18 до 23 мкм. Перегородки между клетками слабо перешнурованы. Цвет трихомов от желтовато-коричневого до коричневого.

**Распространение.** Верхний рифей—юдомий Сибирской платформы.

**Материал.** Единичные экземпляры удовлетворительной сохранности.

**Местонахождение.** Сибирская платформа, Южная Якутия, курсовская свита (Пеледуйская скв. № 750, инт. 1794–1794,5 м).

**Род *Peleduica* Pjatiletov, 1980**

*Peleduica doliiformica* Pjatiletov, 1980<sup>2</sup>

Табл. LXV, фиг. 5

*Peleduica doliiformica*: Пятилетов, 1980, табл. IV, фиг. 10.

**Описание.** Одиночные симметричные, как правило, несколько изогнутые трихомы с конусовидно-закругленными окончаниями, шириной 16–20 мкм. Длина клеток 2–3 мкм, что в 7–10 раз меньше их ширины. Перегородки между клетками не перешнурованы. Клетки обычно по 5–8 штук объединены в секции длиной 16–18 мкм. Перегородки между секциями перешнурованы, за счет чего они имеют бочковидную форму. Цвет трихомов от коричневого до темно-коричневого.

**Распространение.** Юдомские отложения Сибирской платформы.

**Материал.** Немногочисленные экземпляры хорошей и удовлетворительной сохранности.

**Местонахождение.** Сибирская платформа, Южная Якутия, курсовская свита (Пеледуйская скв. № 750, инт. 1794–1794,5 м).

ВЕНДСКИЕ ОКРЕМНЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ  
ЮГА СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЫ  
И АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

ТИП *CYANOPHYTA* SACHS, 1874

К Л А С С *HORMOGONOPHYCEAE* (GEITLER) ELENKIN, 1934

П О Р Я Д О К *OSCILLATORIATES* ELENKIN, 1934

С Е М Е Й С Т В О *OSCILLATORIATES* (KIRCHN.) ELENKIN, 1934

Р о д *Obruchevella* Reitlinger, 1948

*Obruchevella*: Рейтлингер, 1948, с. 78; 1959, с. 21; Лучинина, 1975, с. 29; Колосов, 1977, с. 73.

Типовой вид. *Obruchevella delicata* Reitl.; Сибирская платформа, р. Синяя, приток р. Лены, нижний кембрий, ленский ярус, синская свита.

Д и а г н о з. Обыкновенные и неизвестные трихомы образуют правильную спираль, состоящую из 8–13 оборотов. Обороты слегка растянуты или тесно соприкасаются между собой. При продольном срезе в шлифе видны округлые сечения трихома, диаметр которых равен ширине трихома. Если спираль изогнута в разных плоскостях, то часть ее остается нерассеченной. Спираль может иметь цилиндрическую форму, т.е. ширина ее оборотов на всем протяжении остается неизменной, а иногда и веретенообразную, когда ширина оборотов постепенно и симметрично уменьшается к обоим концам. У некоторых при увеличении в 600 раз видна поперечная штриховатость, которая, возможно, является следами клеточных перегородок.

С р а в н е н и е. От рода *Girvanella* Nich. et Ether. отличается формой спиралеобразных трихомов.

Видовой состав. *Obruchevella delicata* Reitl., 1948; *O. parva* Reitl., 1959; *O. sibirica* Reitl., 1959; *O. ditissima* Schipitzyn et Yakshin.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Юдомский комплекс — ордовик Сибирской платформы; верхний рифей Алтае-Саянской складчатой области.

*Obruchevella parva* Reitlinger, 1959

Табл. LXXI, фиг. 1–3

*Obruchevella parva*: Рейтлингер, 1959, с. 21, табл. VI, фиг. 1, 2; Якшин, Лучинина, 1980, табл. X, фиг. 1–3.

О п и с а н и е. Трихомы окремненные, завитые по винтовой спирали с плотно прилегающими друг к другу витками. Ширина оборотов спирали — 35–43 мкм, ширина трихома — 9,3–10,1 мкм, толщина оболочки трихома — 0,4–0,6 мкм, длина спирали — 100–160 мкм. При хорошей сохранности видна осевая нить, на которую навивается вся спираль, диаметр осевой нити — 12–14 мкм, диаметр осевой зоны — 14–20 мкм.

С р а в н е н и е. При внешней форме сходна с *Obruchevella delicata* Reitl. Отличается от нее меньшими размерами всех морфологических элементов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Юдомский комплекс Сибирской платформы.

М а т е р и а л и м е с т о н а х о ж д е н и е. Многочисленные экземпляры различной сохранности. Р. Лена, у пос. Нохтуйск, нижняя треть тинновской свиты, обр. ЯМ-1/4.

Р о д *Oscillatoriopsis* Schopf, 1968

*Oscillatoriopsis*: Schopf, 1968, с. 665.

Типовой вид. *Oscillatoriopsis obtusa*, Schopf, 1968; Центральная Австралия, поздний докембрий, формация Биттер-Спрингс.

Д и а г н о з. Одиночные и собранные в пучки трихомы, в поперечнике размером от 5–6 до 50–60 мкм с хорошо выраженным клеточным строением и выдержанной по



всей длине ширине. Клетки по высоте (вдоль нити), как правило, существенно меньше толщины трихома, и отношения высоты к ширине характеризуются цифрами от 1/3 до 1/12. В породе трихомы как прямолинейные, так и изогнутые петлеобразно, переплетенные, иногда образуют скопления в виде клубков. Нередко наблюдается перешнуровка трихома у поперечных перегородок. Основными признаками видов являются форма и ширина трихома, форма и соотношение линейных размеров клетки.

**С р а в н е н и е.** Отмечается большое сходство морфологических элементов с современными водорослями рода *Oscillatoria* Vauch.

**В и д о в о й с о с т а в.** *Oscillatoria obtusa* Schopf, 1968; *O. brevisconvexa* Schopf, 1971; *O. noctuica* Yakshin, 1980; *O. tomica* Yakshin, 1980.

**П р и м е ч а н и е.** В настоящей работе изменены крайние пределы линейных размеров морфологических элементов водорослей рода *Oscillatoria* Schopf, так как в него, по-видимому, следует включить значительную часть ископаемых водорослей, имеющих по морфологическим признакам сходство с современными *Oscillatoria* Vauch.

### *Oscillatoria noctuica* Yakshin, 1980

Табл. LXXII, фиг. 3 а, б

*Oscillatoria noctuica*: Якшин, 1980, табл. XI, фиг. 3 а, б.

**О п и с а н и е.** Трихомы, собранные в небольшие пучки — по 3—6 трихомов в породе изогнуты в виде петель. Видимая длина трихомов до 300 мкм, ширина трихомов — 23—27 мкм, высота клетки — 4—5 мкм, соотношение длины к толщине 1 : 7. Толщина стенки трихома 1,5—2 мкм, перегородка между клетками — 0,6—0,8 мкм. Хорошо выражена перешнуровка трихома у каждой межклеточной перегородки.

**С р а в н е н и е.** От типового экземпляра отличается значительно большей шириной трихома, меньшим соотношением высоты к ширине клетки и наличием перешнуровки трихома.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Сибирская платформа, юдомский комплекс (венд).

**М а т е р и а л и м е с т о н а х о ж д е н и е.** В трех шлифах более 10 экземпляров различной сохранности. Р. Лена, район пос. Нохтуйск, тинновская свита, обр. ЯМ-1 (колл. М.С. Якшина).

### Р о д *Catenuata* Yakshin, 1980

*Catenuata*: Якшин, 1980.

**Т и п о в о й в и д.** *Catenuata solida*, Yakshin, 1980; Сибирская платформа, р. Лена, район пос. Нохтуйск, венд, тинновская свита.

**Д и а г н о з.** Трихомы различной длины, прямые и изогнутые с четко выраженным клеточным строением. Ширина трихомов — десятки микрон (10—70), соотношение высоты и ширины клеток близки к 1. Клетки цилиндрические и бочонкообразные. Обычна перешнуровка трихомов.

**С р а в н е н и е.** Наблюдается морфологическое сходство с *Oscillatoria* Schopf, 1968, отличается значительно большими размерами.

**В и д о в о й с о с т а в:** *Catenuata solida* Yakshin, 1980; *C. implicata* Yakshin, 1980; *C. articulosa* Yakshin, 1980.

### *Catenuata solida* Yakshin, 1980

Табл. LXXI, фиг. 4; табл. LXXII, фиг. 2

*Catenuata solida*: Якшин, 1980, табл. XI, фиг. 2; табл. III, фиг. 3; венд, тинновская свита.

**О п и с а н и е.** Трихомы прямые или слабо изогнутые, видимая длина фрагментов 200—250 мкм. Ширина трихомов 28—35 мкм, толщина оболочки 2,5—3 мкм. Высота клетки 18—40 мкм, толщина перегородки между клетками 1—1,5 мкм. Соотношение



8



1



7



2



6



3



5



4





6



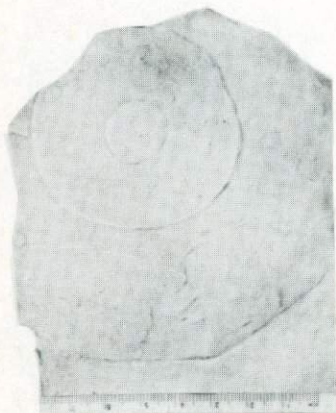
1



2



5



4



3



9



8



6



10



1



7



2



5

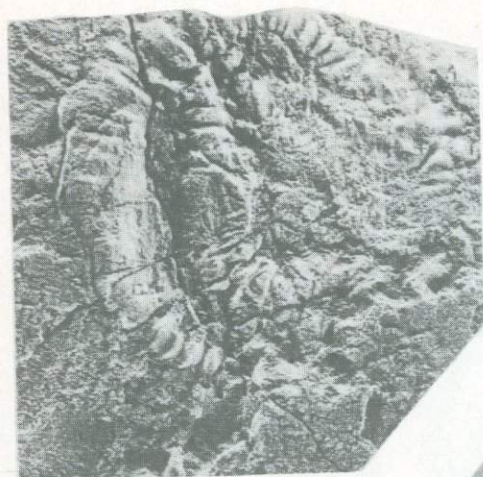


3



4





6



1



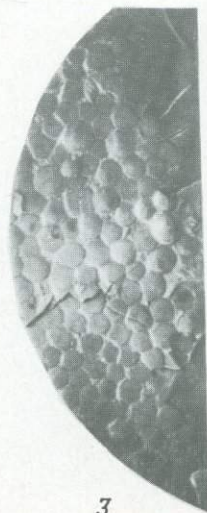
5



2



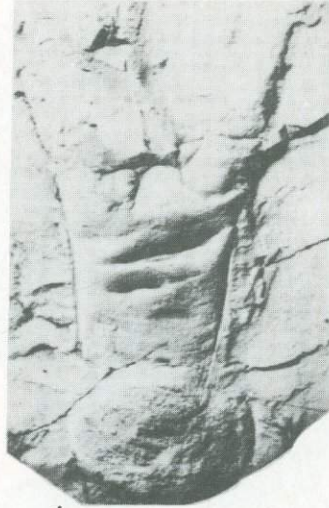
4



3



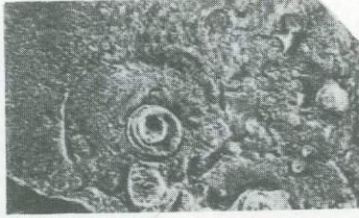
6



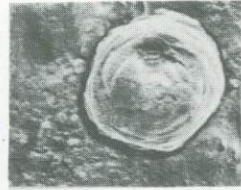
1



5



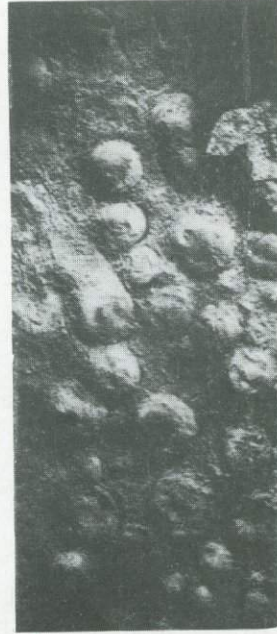
7



2



4



3





6



1



2



3



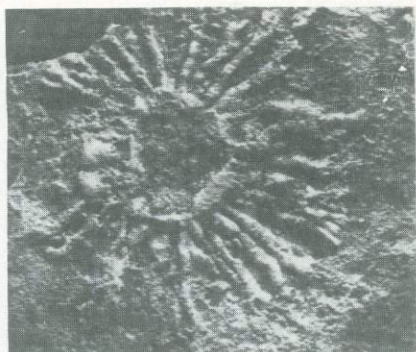
5



4



6



1



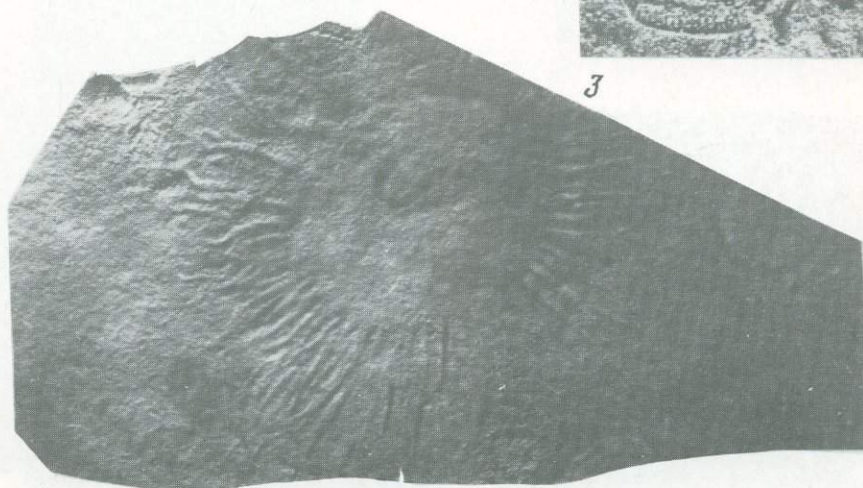
5



2



3



4





8



1



7



2



6



3



5



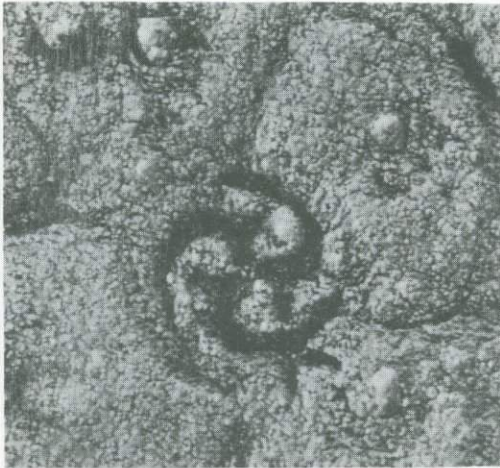
4



6



1



5



2



4



3



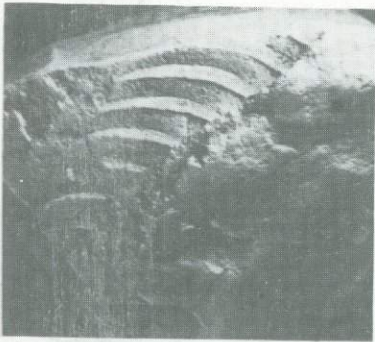




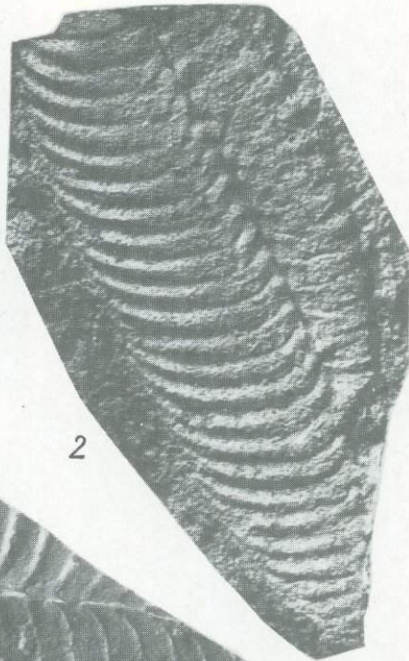
5



1



4

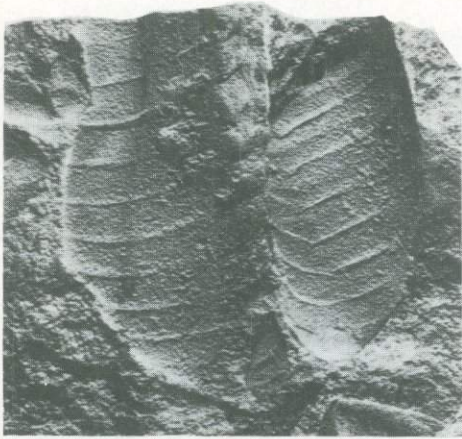


2



3





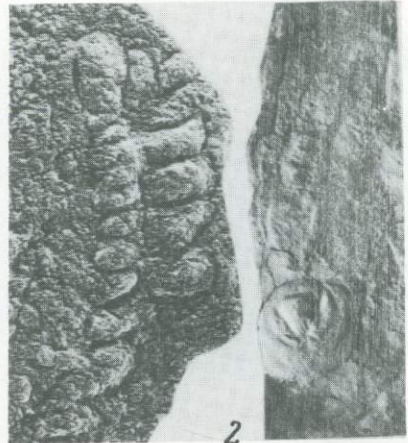
5



1



4

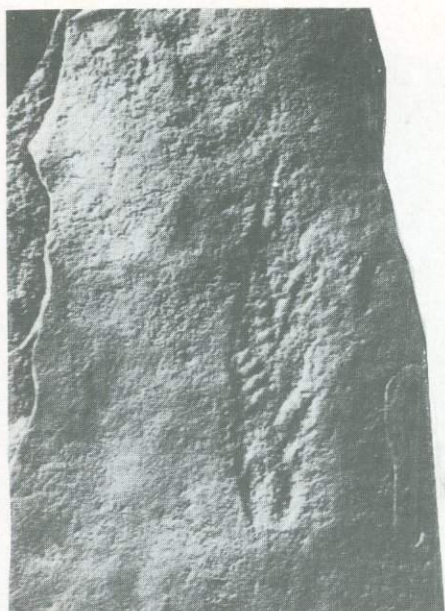


6

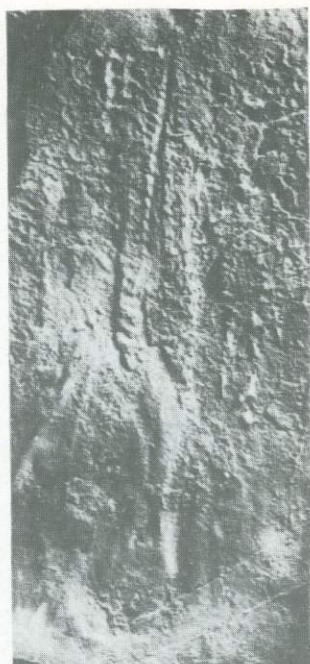
2



3



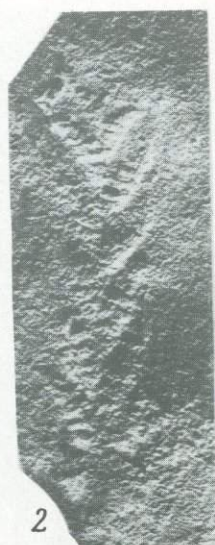
4



1



3



2





6



1



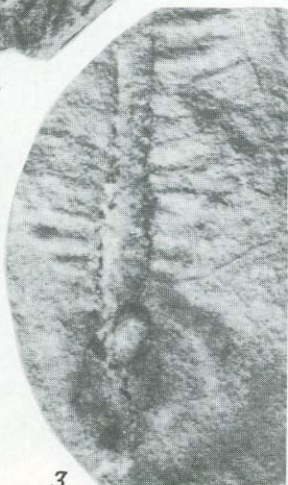
5



2

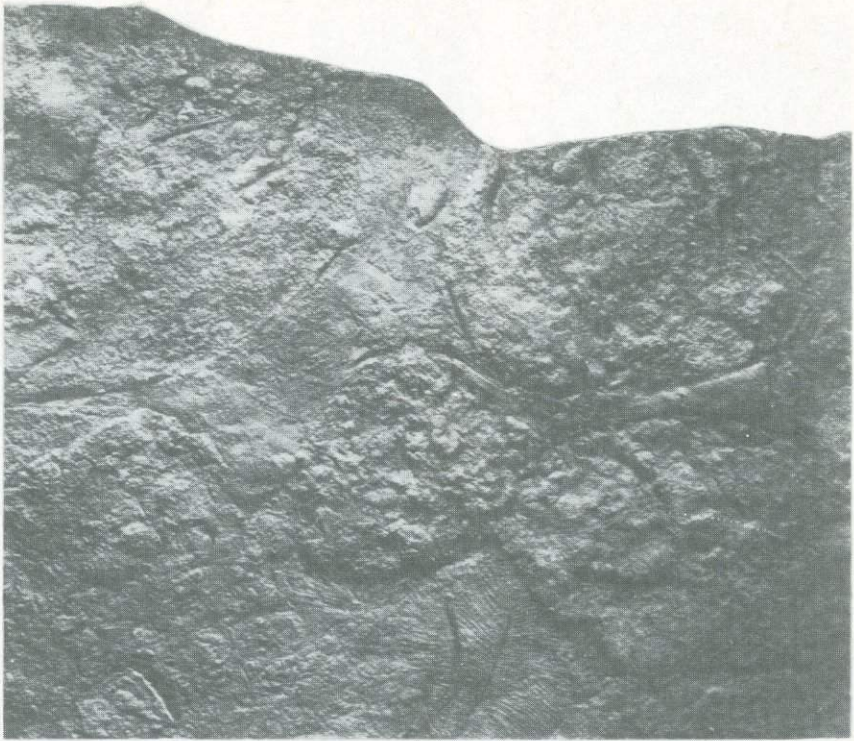


4



3



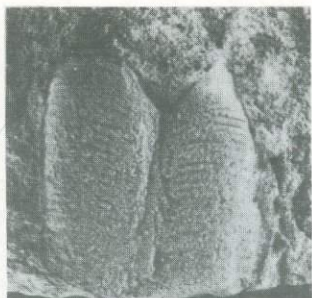


1



2





6



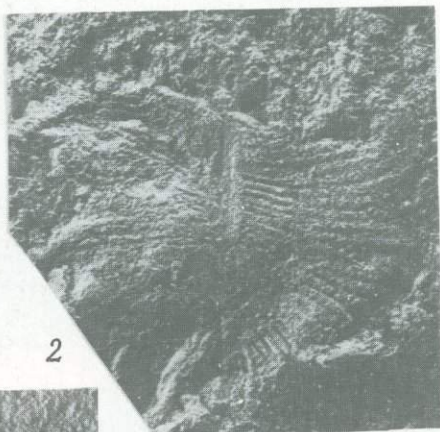
7



1



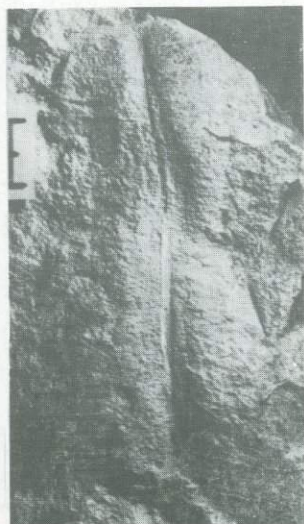
5



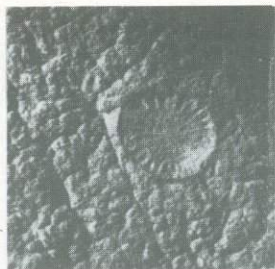
2



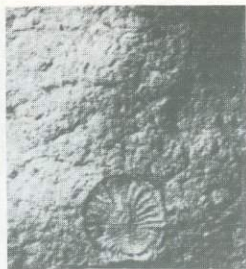
4



3



6



7



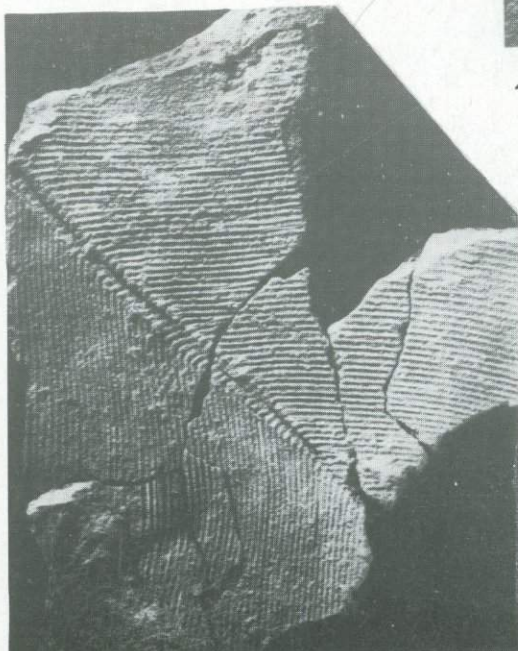
1



5



2

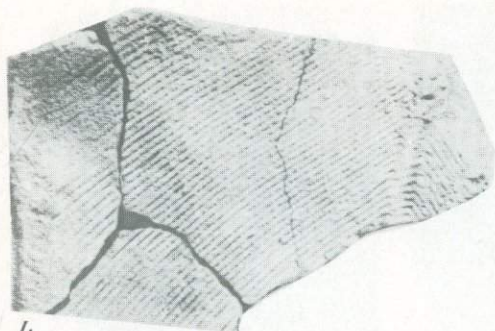


4



3





4



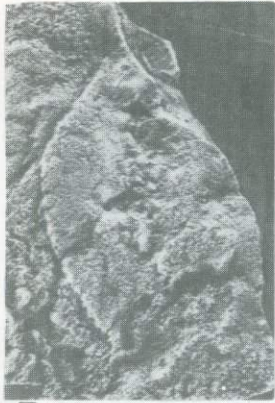
1



2



3



7



8



1



6



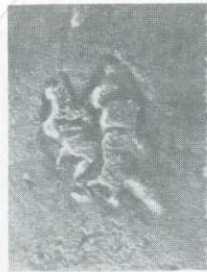
9



2



5



10

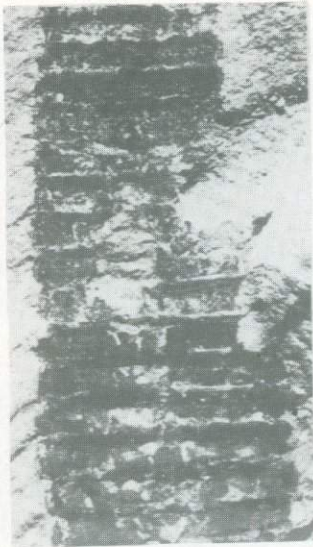


3



4





6



7



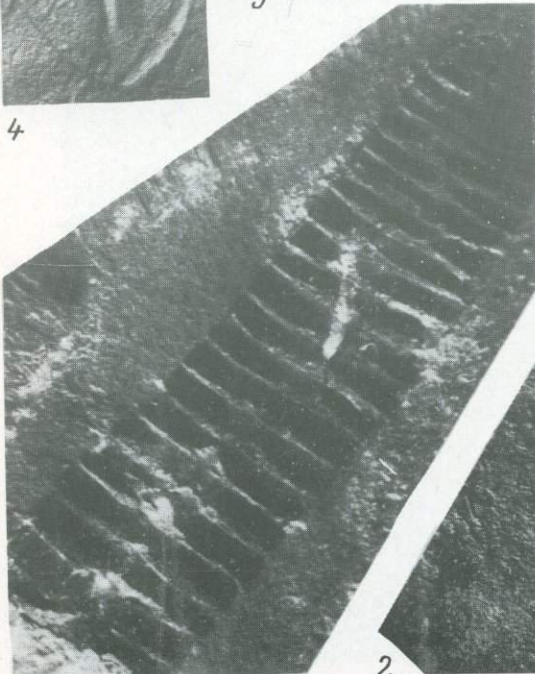
1



4



5



3



2



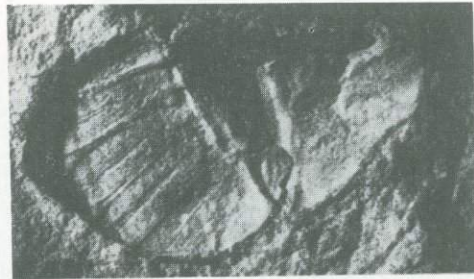
7



1



6



2



3

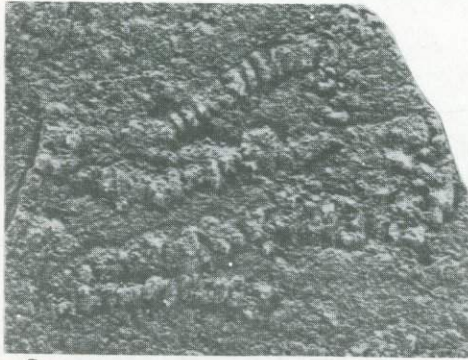


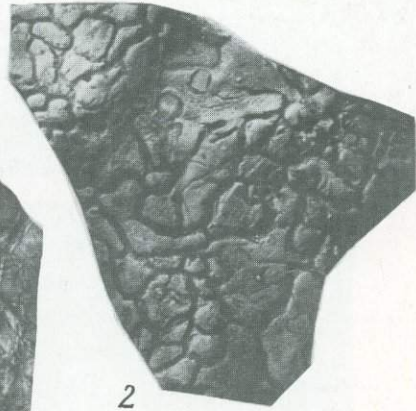
5



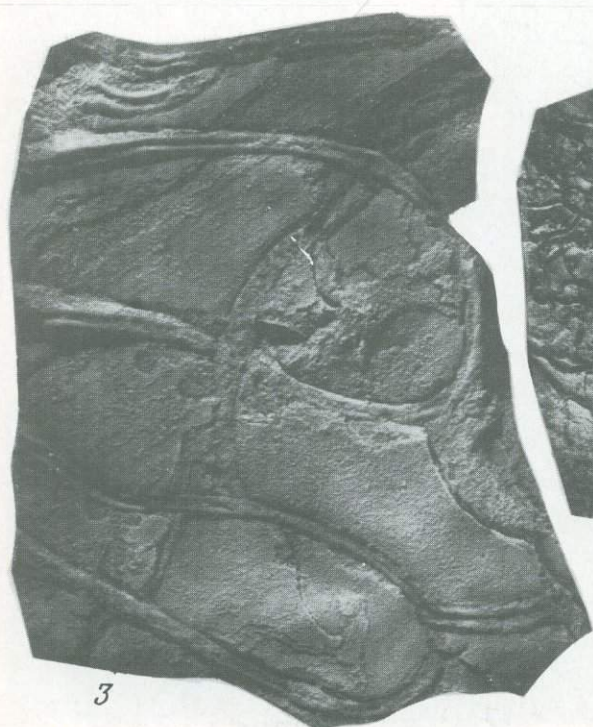
4











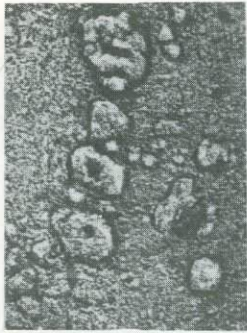


1

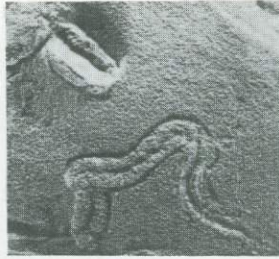


2

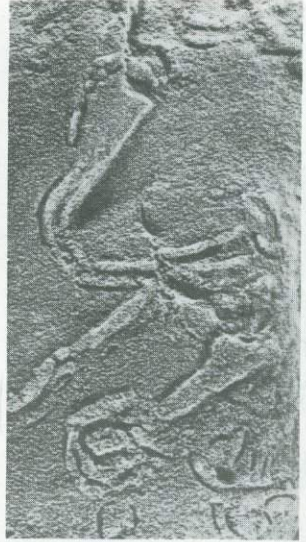




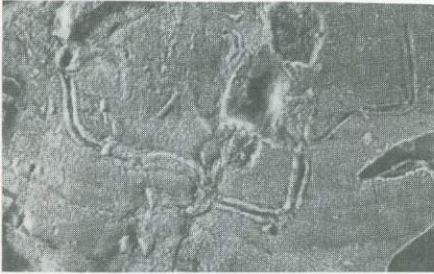
7



8



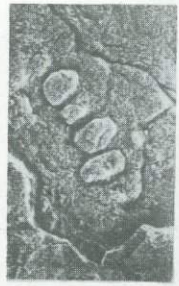
1



6



5



2



4



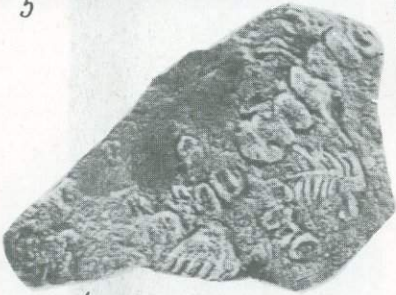
3



5



1



4

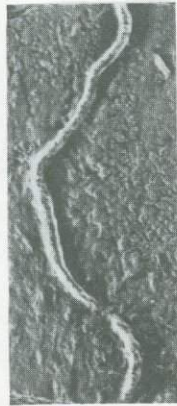
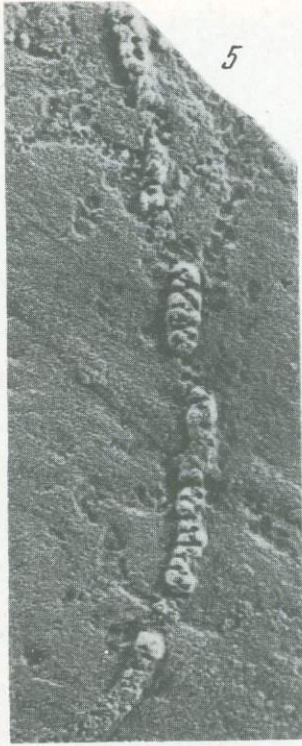


3



2



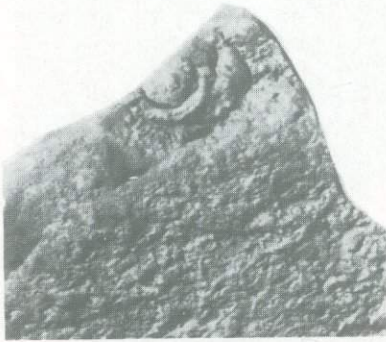




3



4



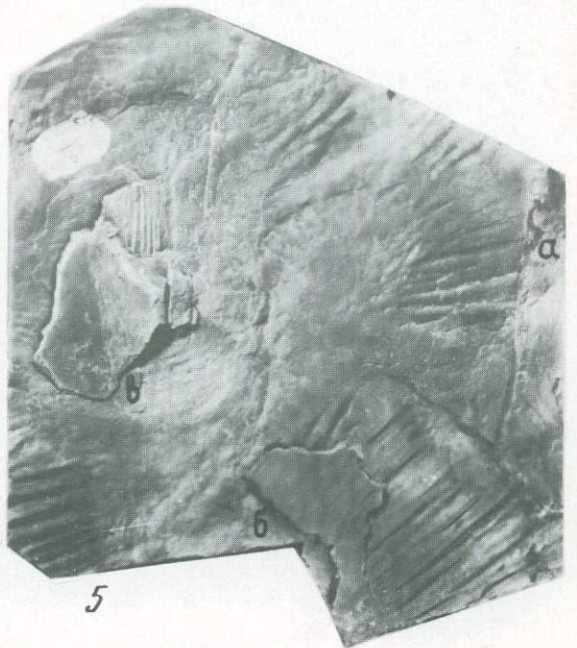
2



1

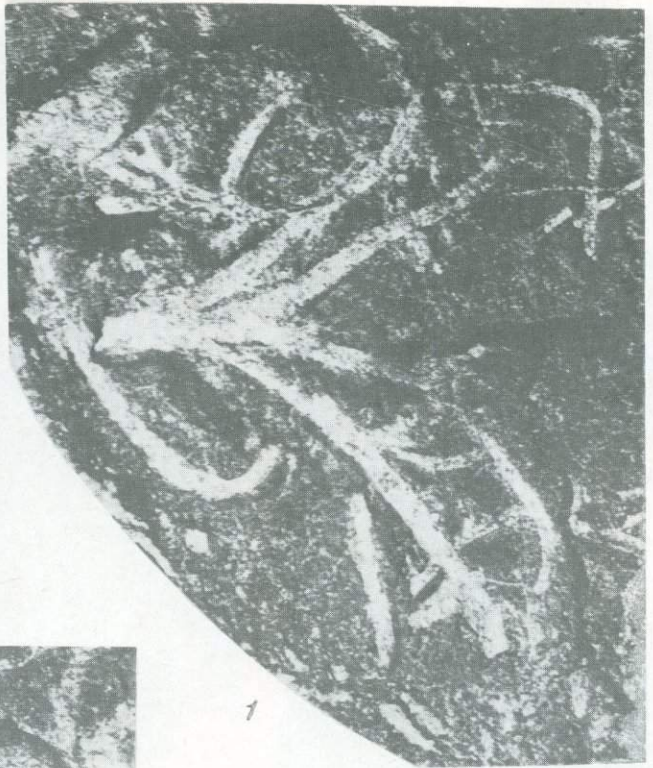


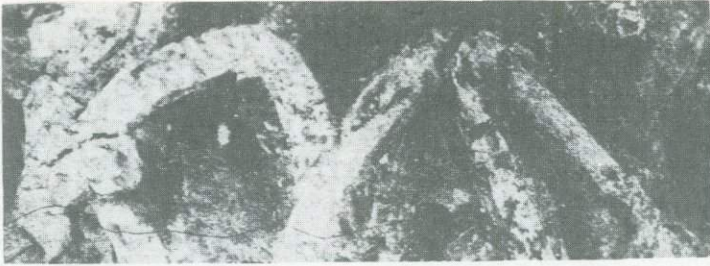
6



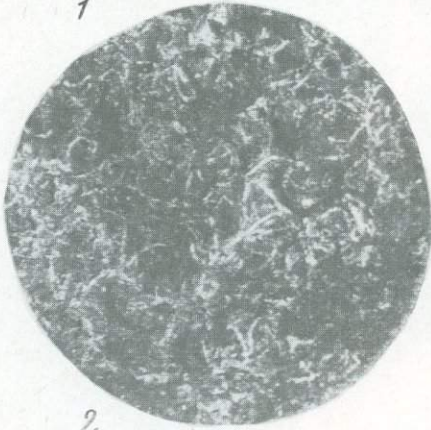
5







1



2



3



4



6



5

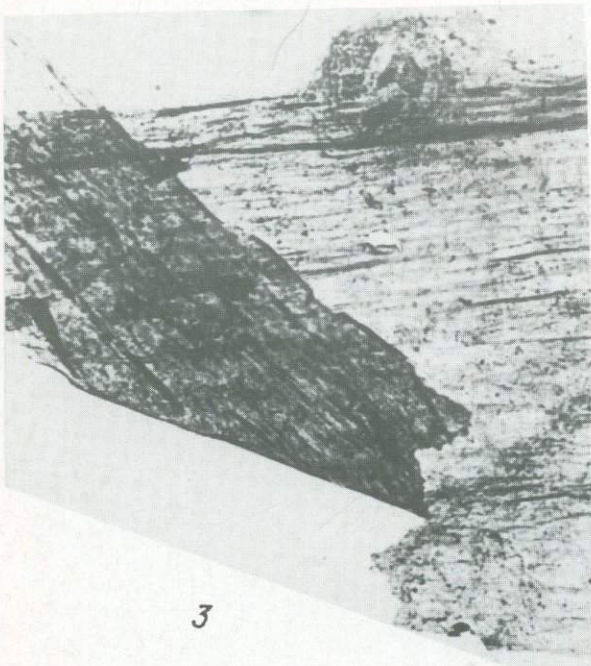




1



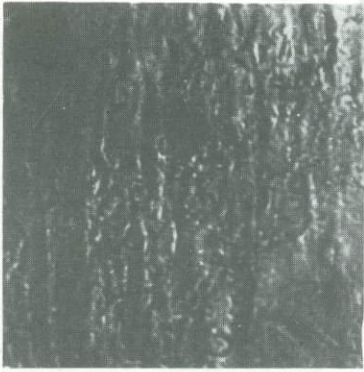
2



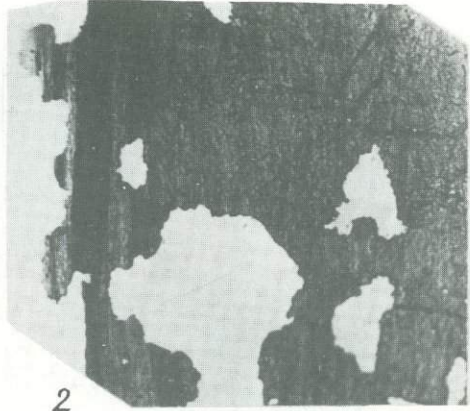
3



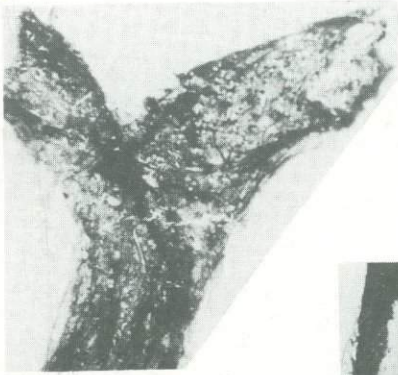
4



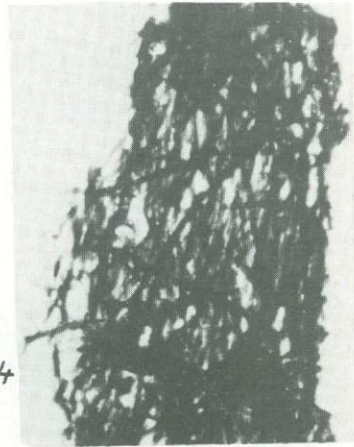
1



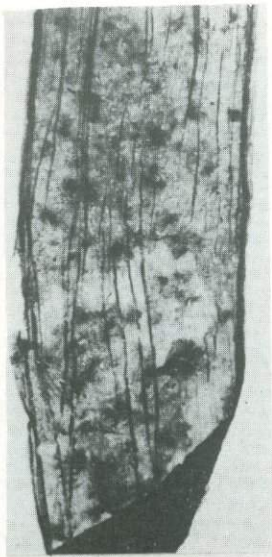
2



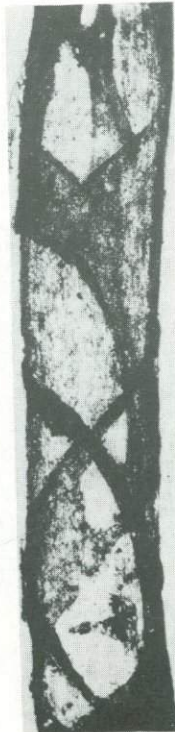
3



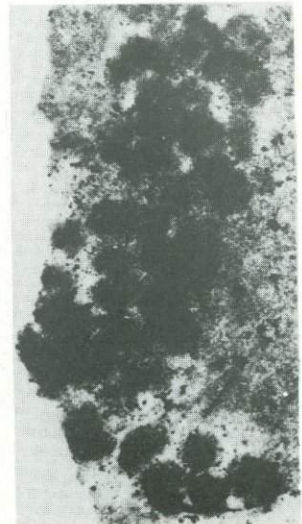
4



5



6

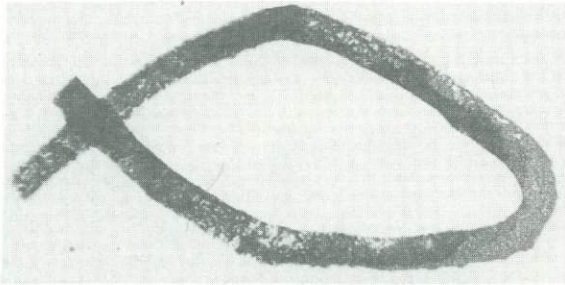


7

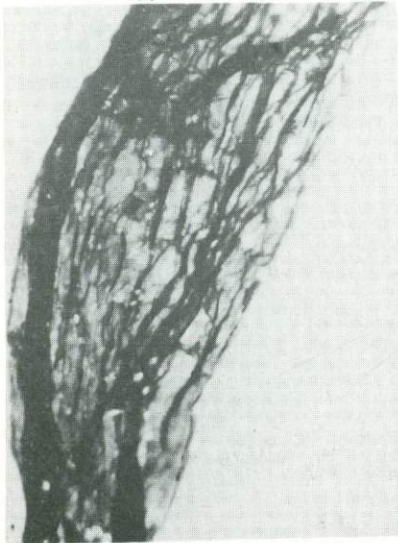




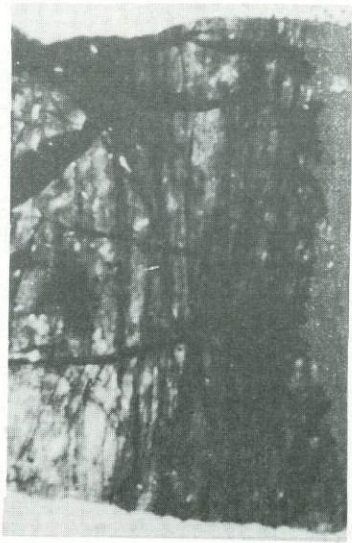
1



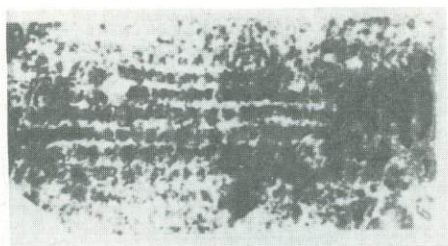
2



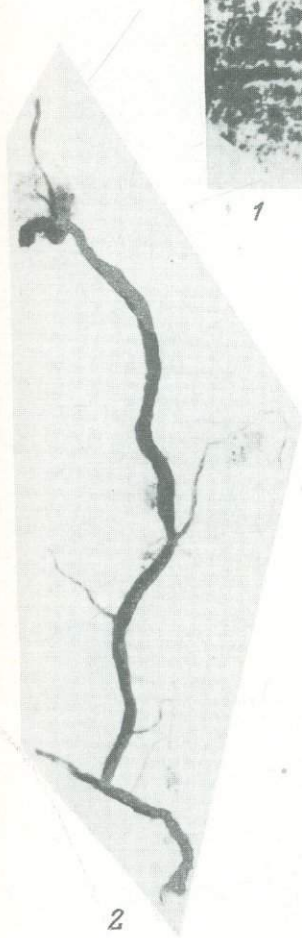
3



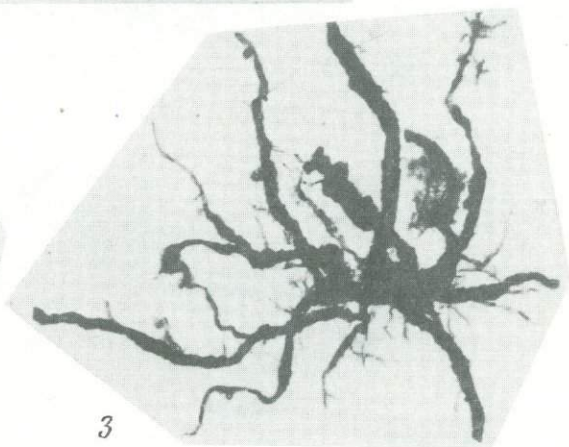
4



1



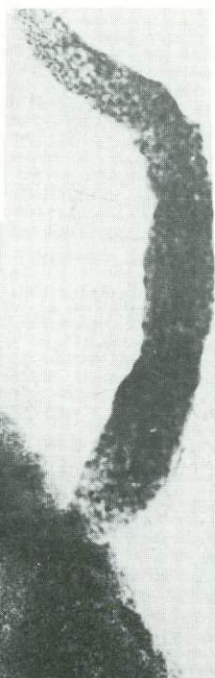
2



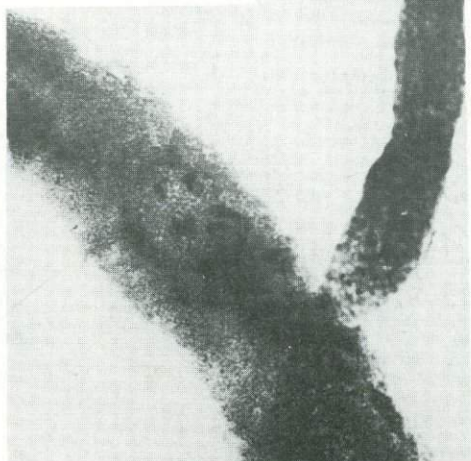
3



4

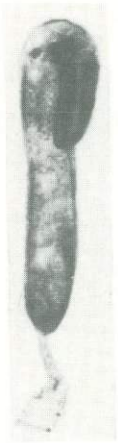


5

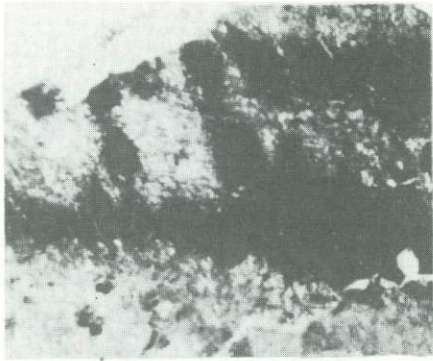


6

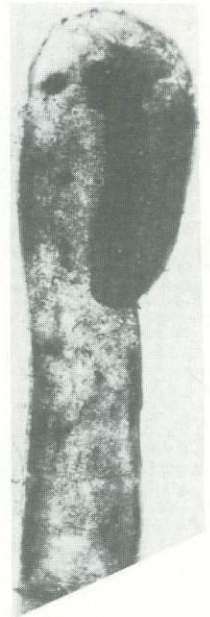




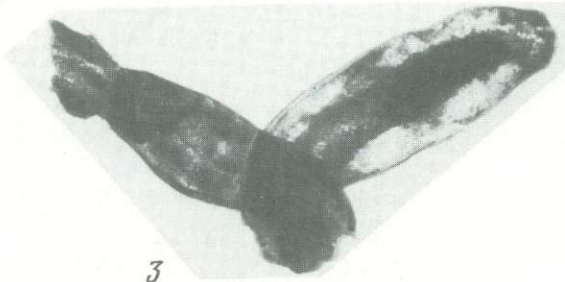
1a



2



1b



3



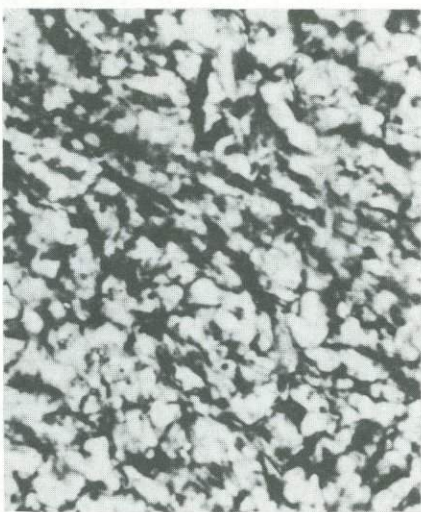
4



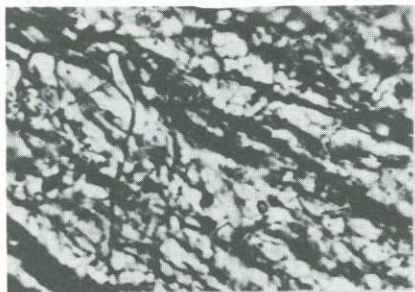
5



2



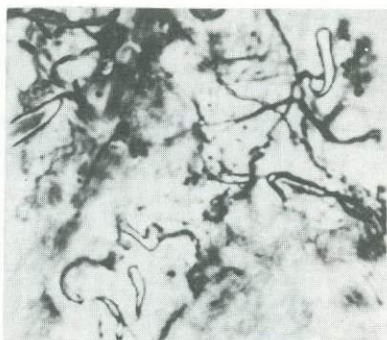
4



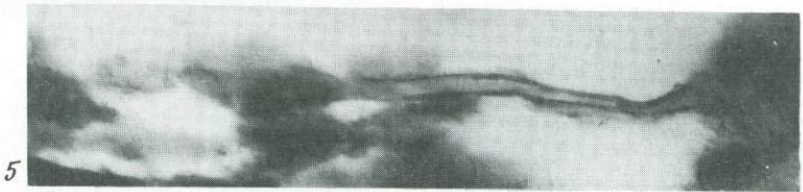
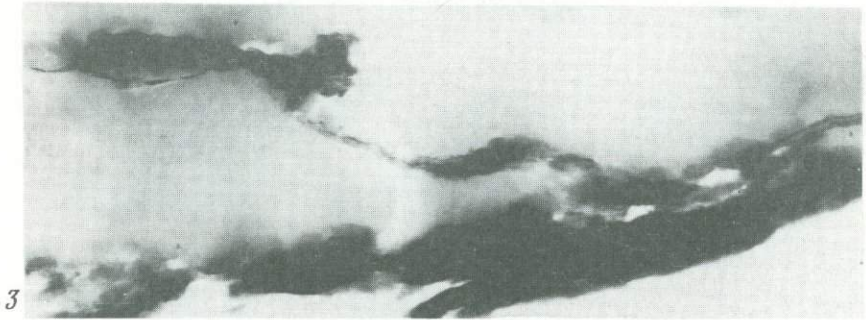
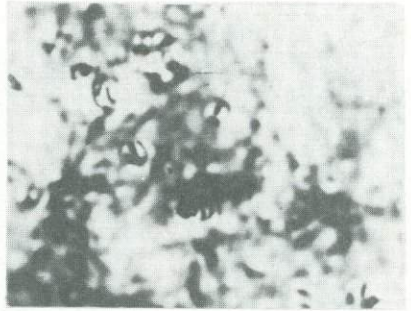
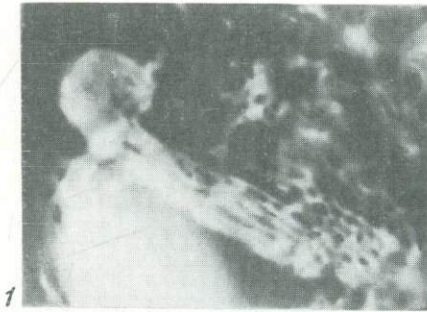
5

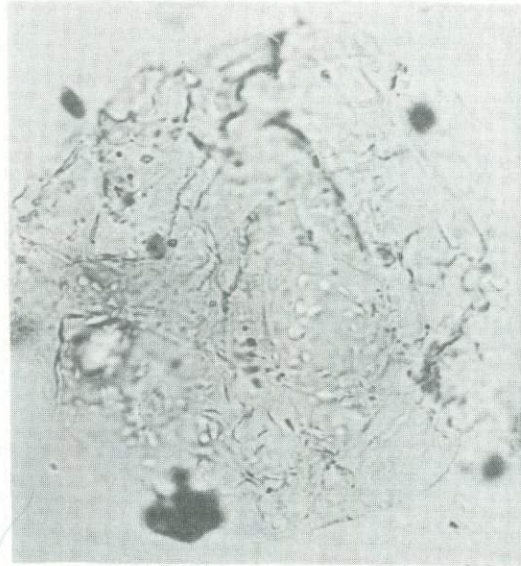
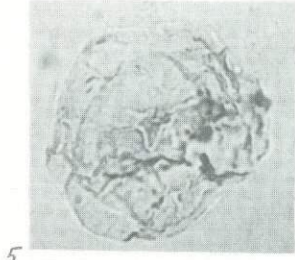
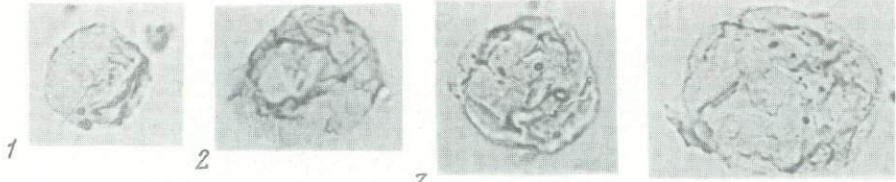


6

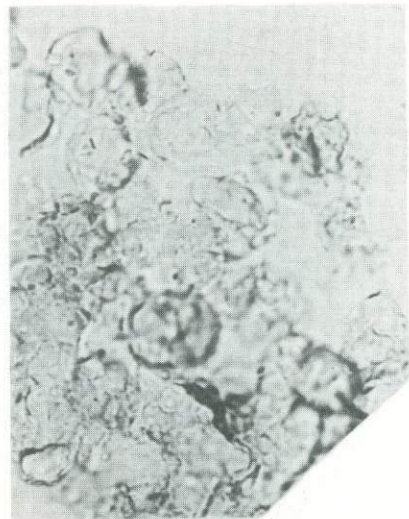
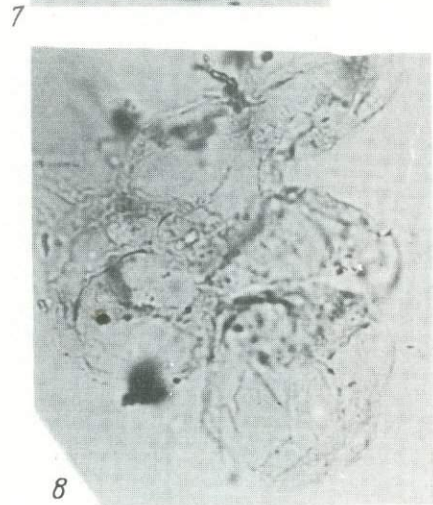








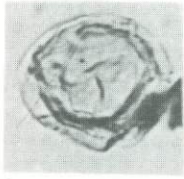
6



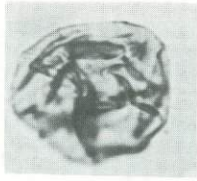
8

9

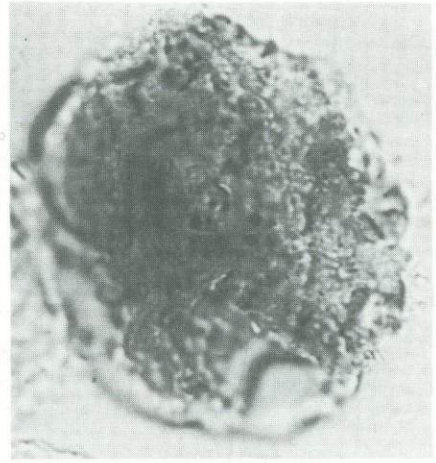




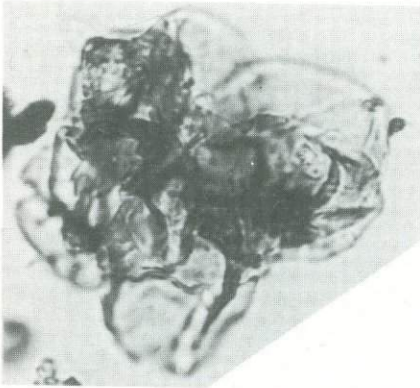
1



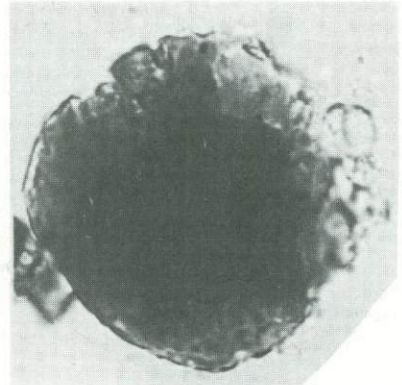
2



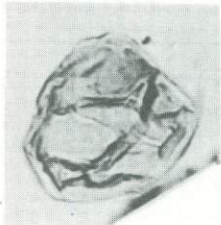
4



3



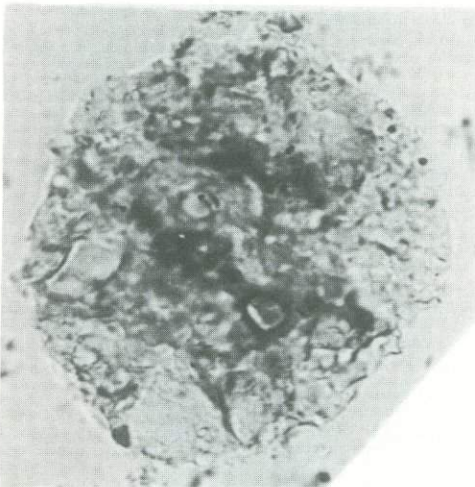
7



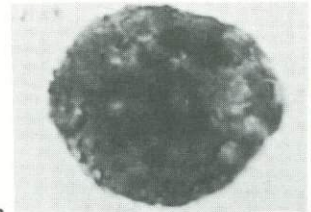
5



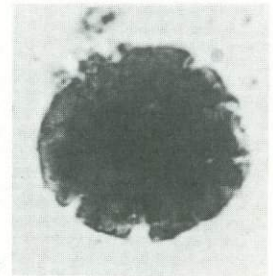
6



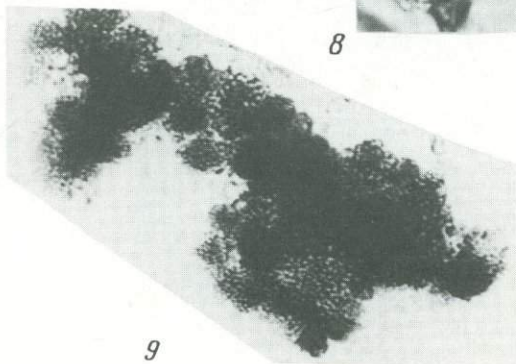
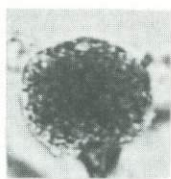
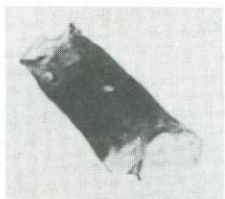
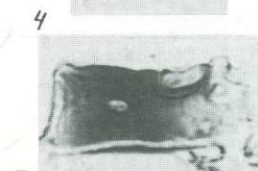
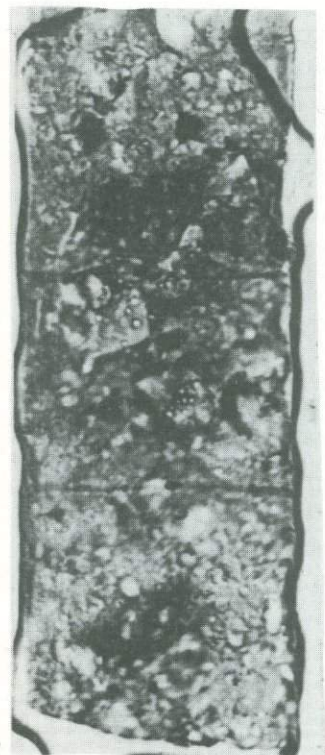
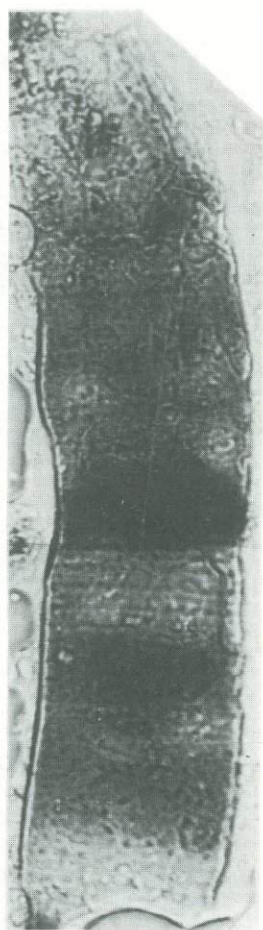
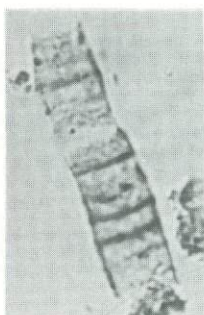
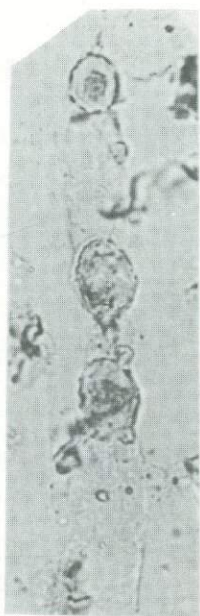
10



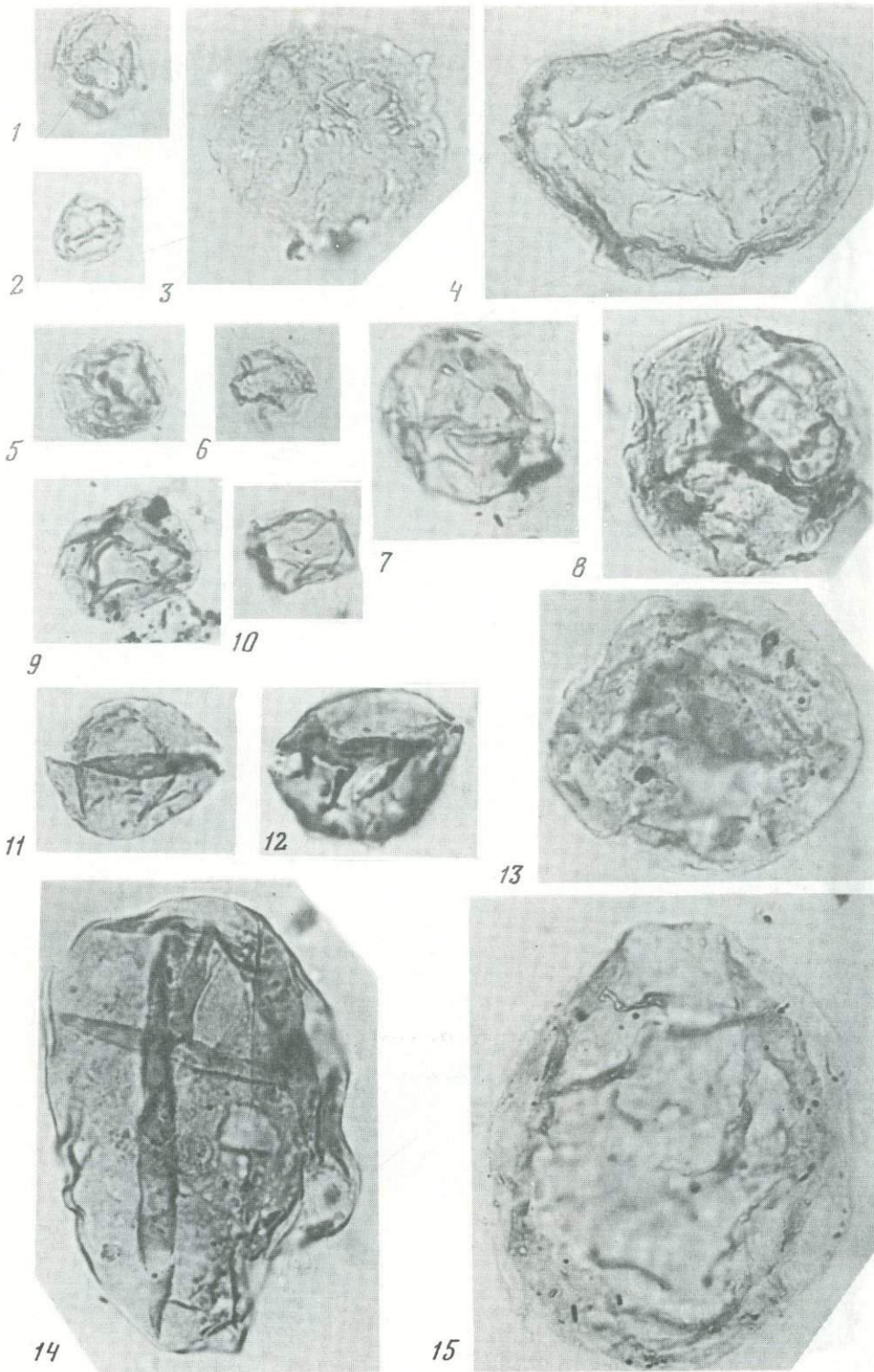
8

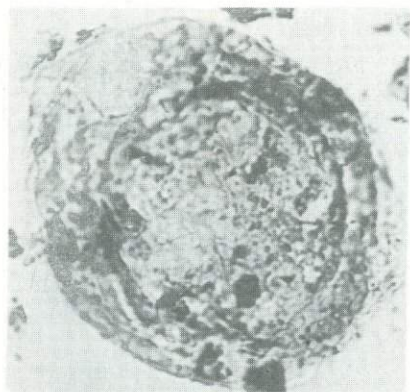


9

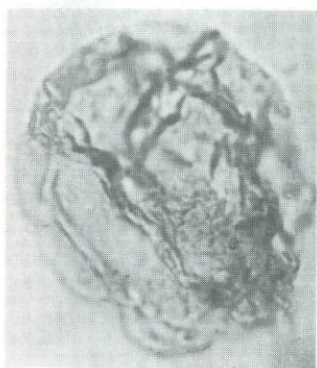




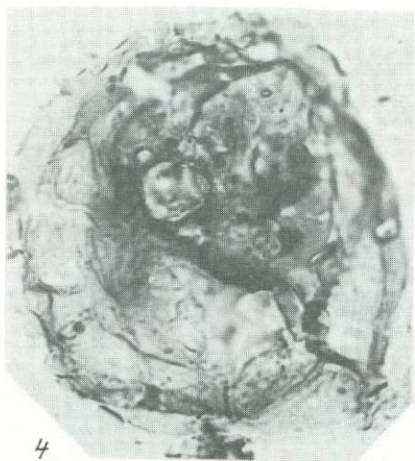




2



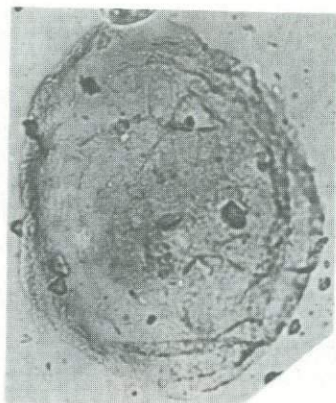
3



4

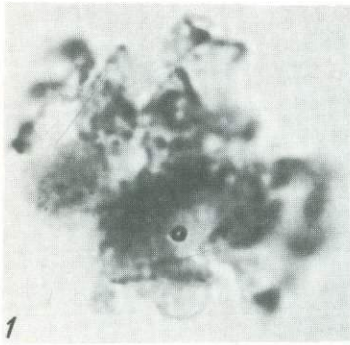


5



6

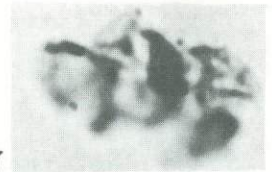




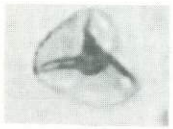
1



2



3



4



5



6



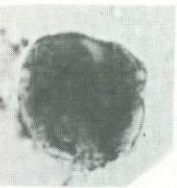
7



8



9



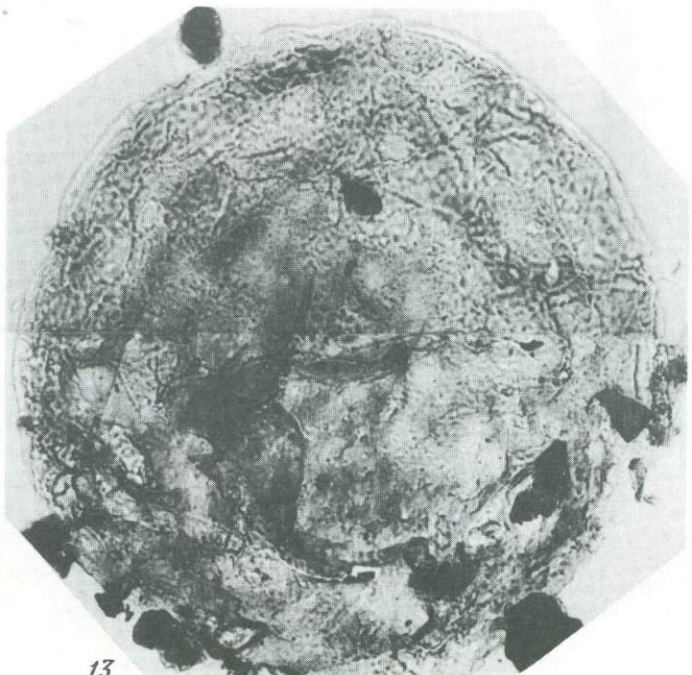
11



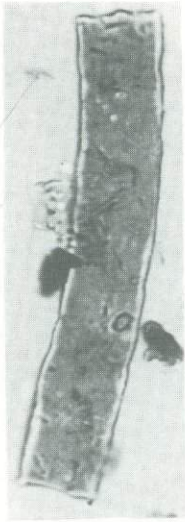
12



10



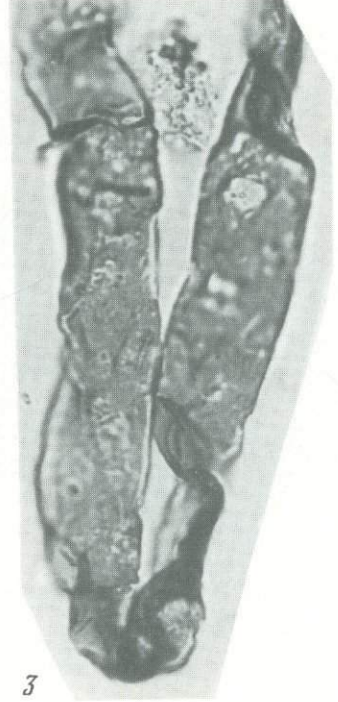
13



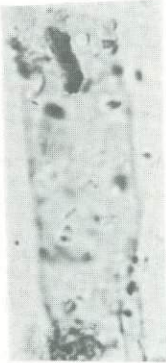
1



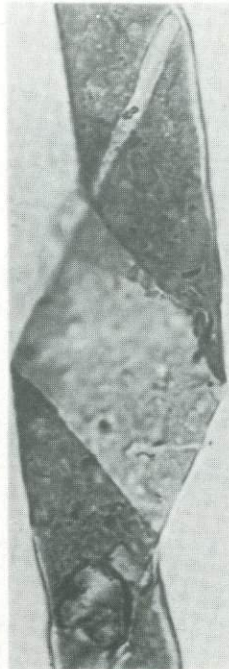
2



3



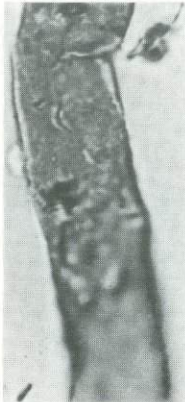
4



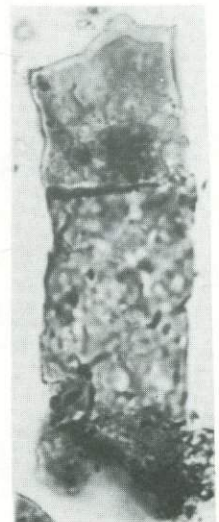
5



6

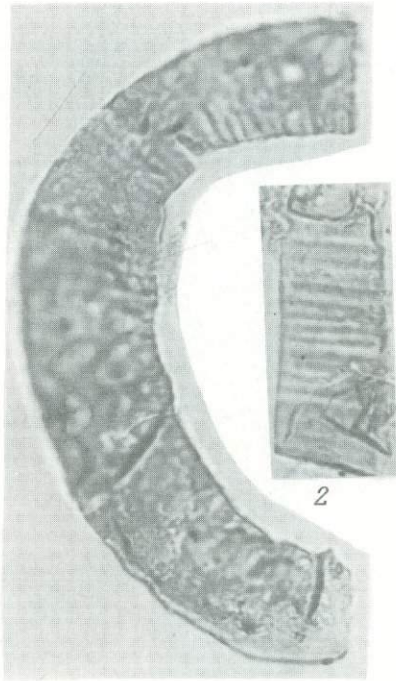


7

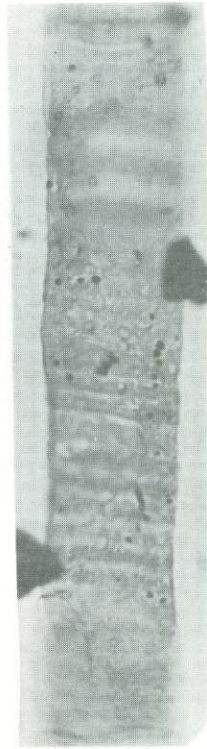


8

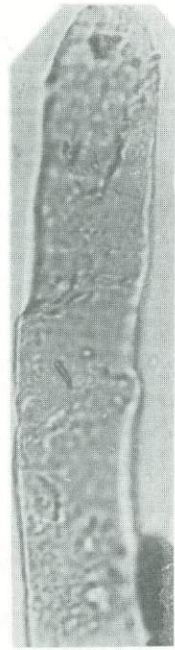




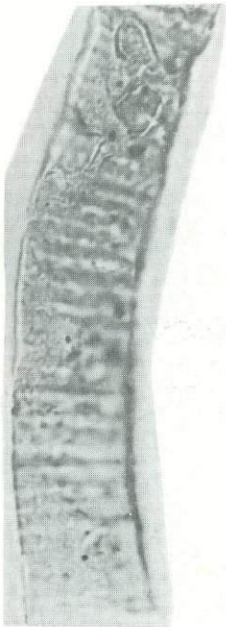
1



3



4



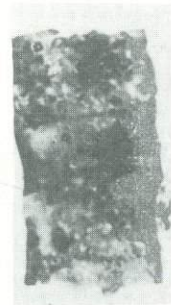
5



6



7



8



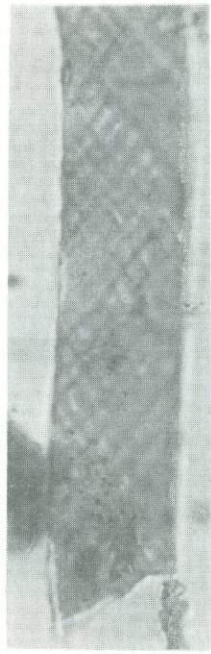
9



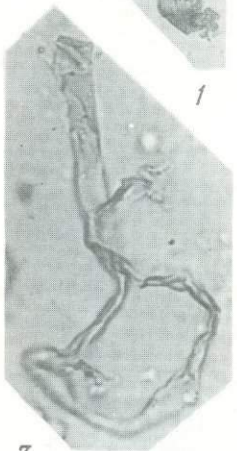
1



2



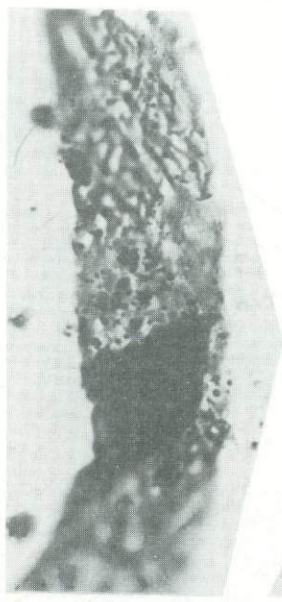
3



7



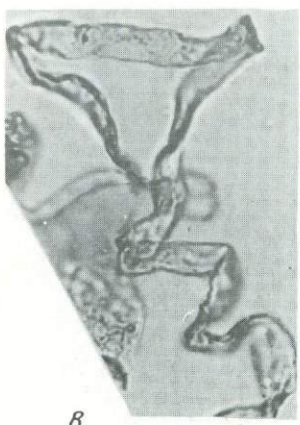
6



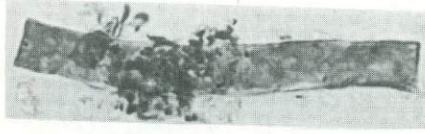
4



5

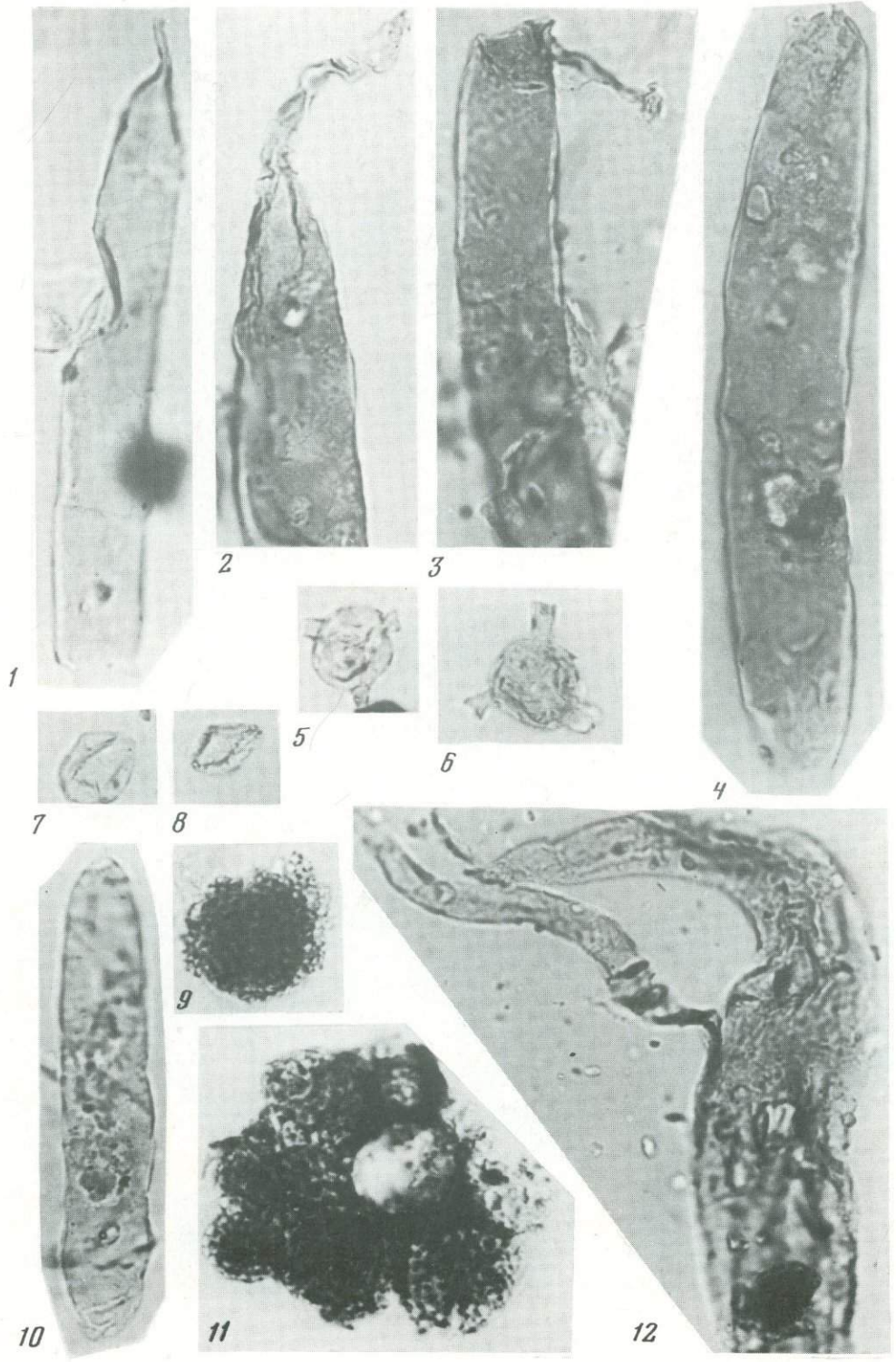


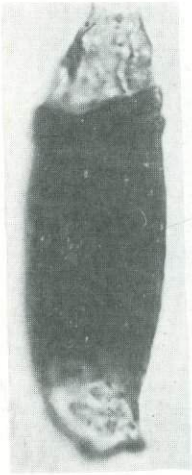
8



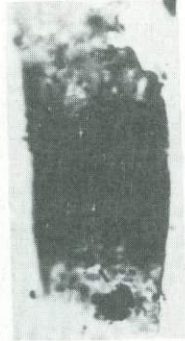
9







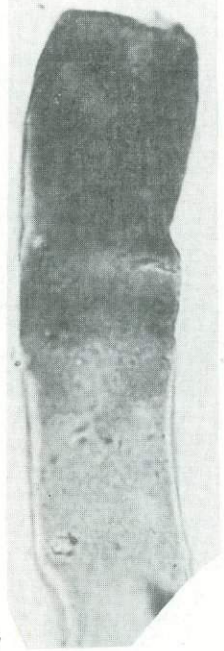
2



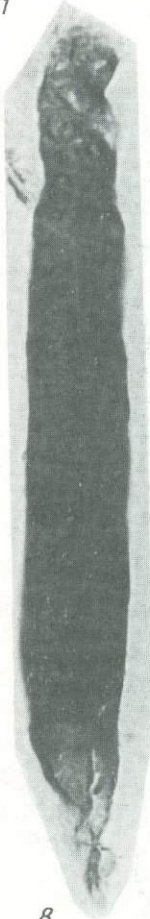
3



4



1



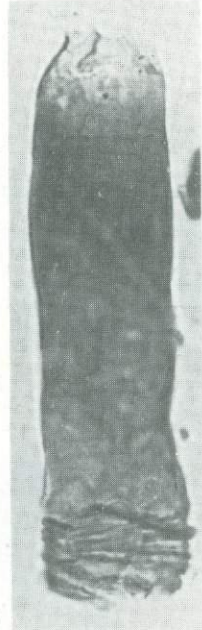
5



6



7

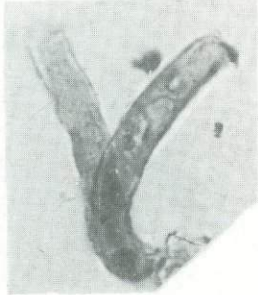


8

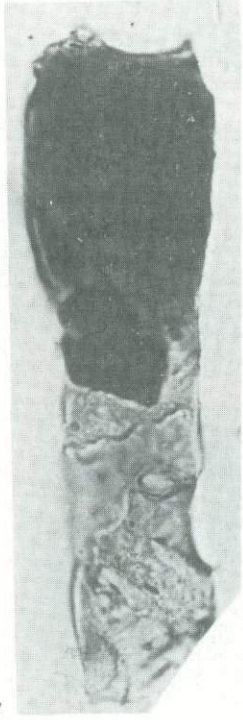
9



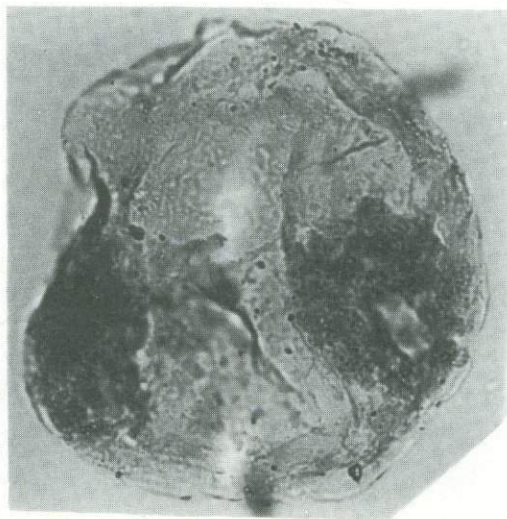
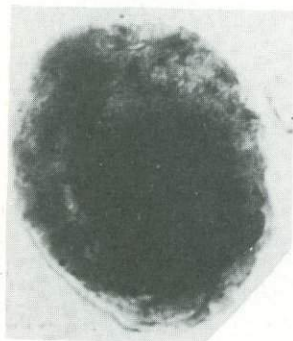
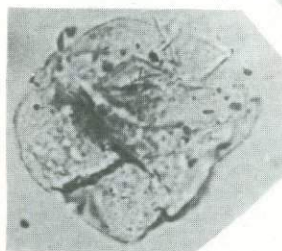
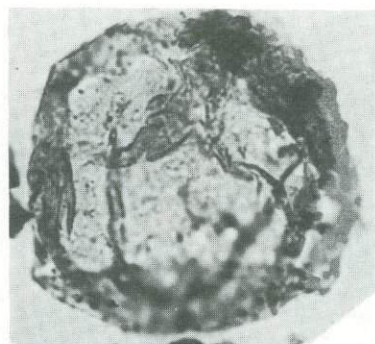
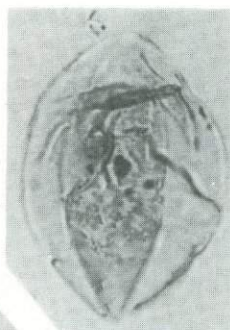
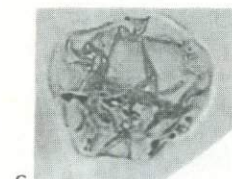
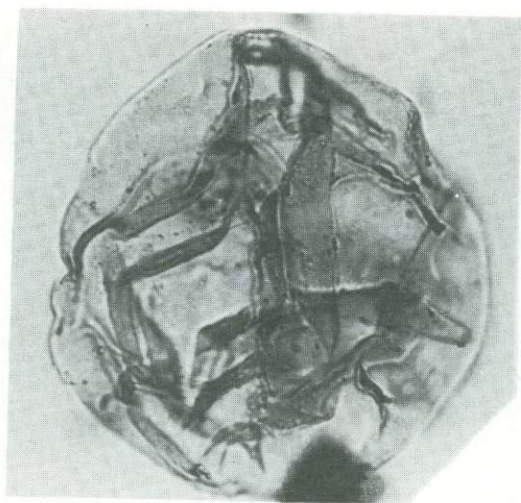
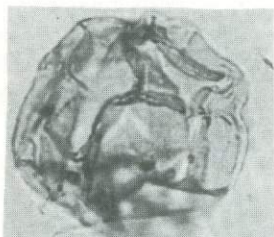
10

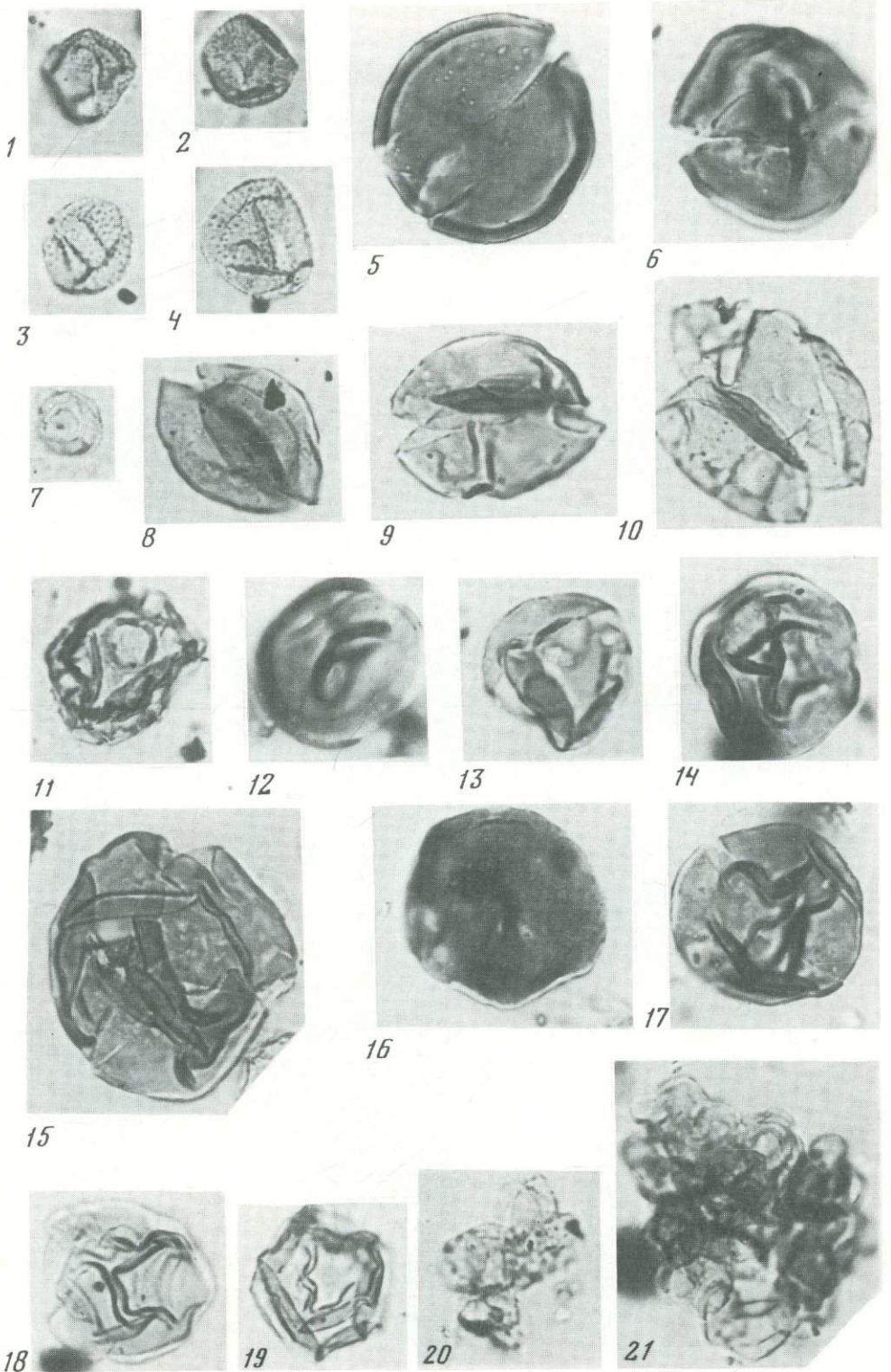


11

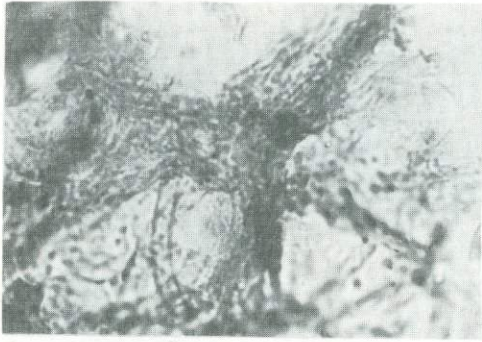








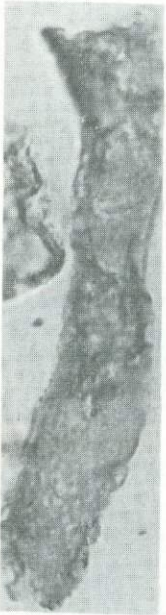




1



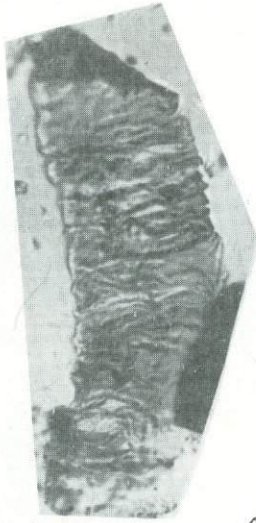
5



2



3



4



6



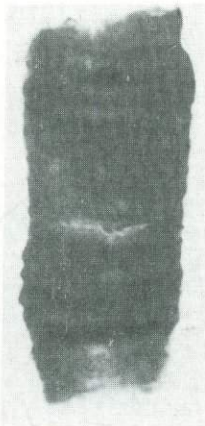
7



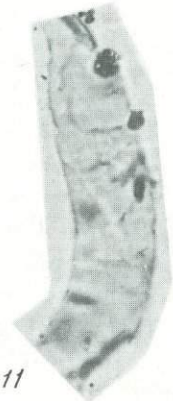
8



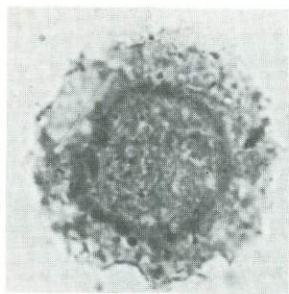
9



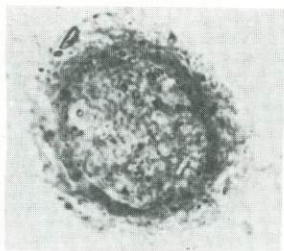
10



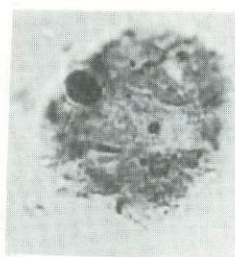
11



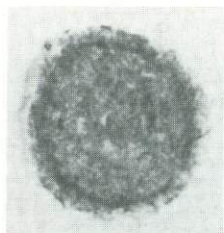
1



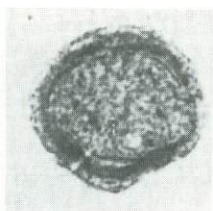
2



3



4



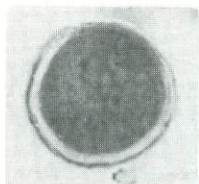
5



6



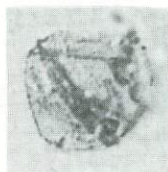
7



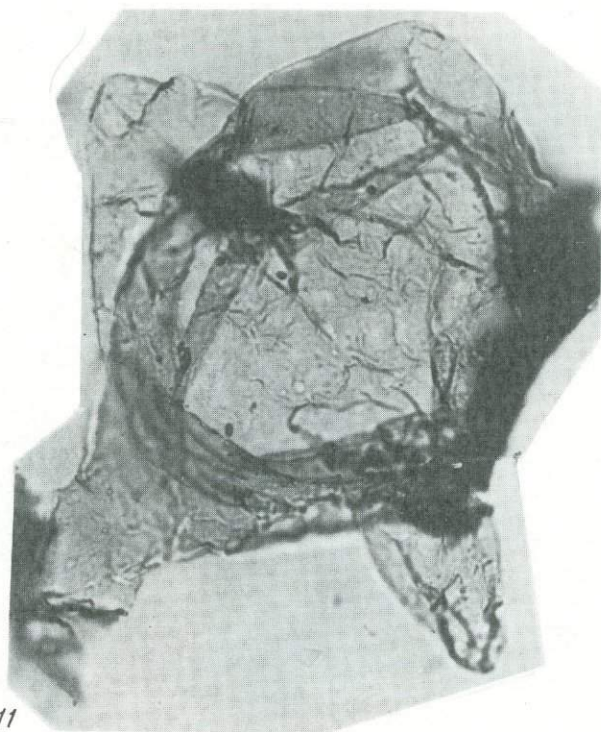
8



9

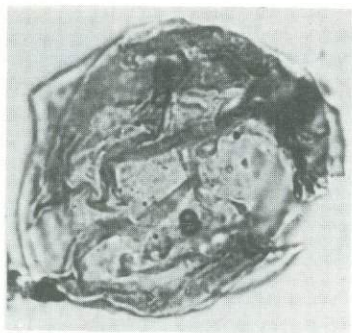


10

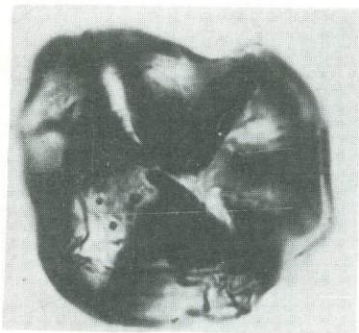


11

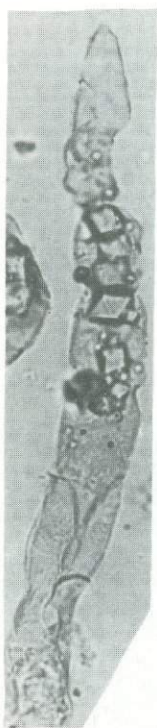




1



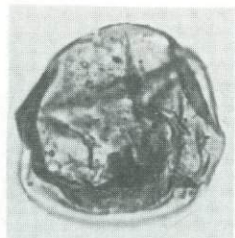
2



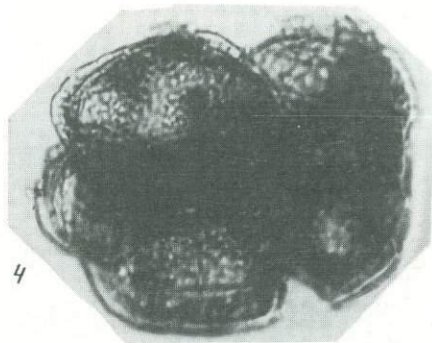
7



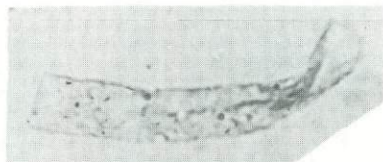
3



5



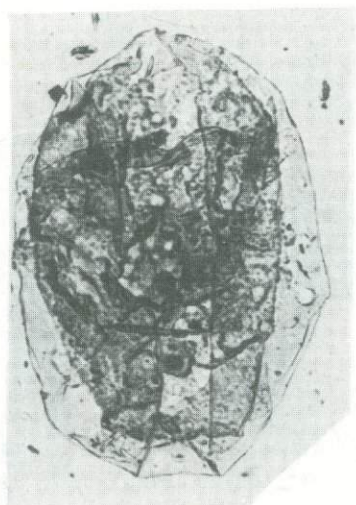
4



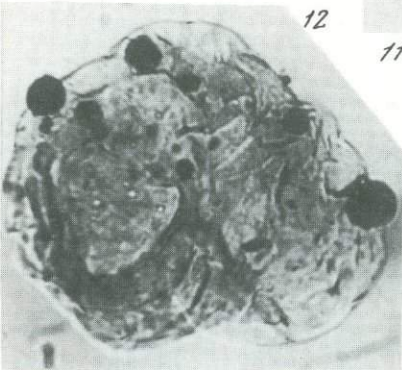
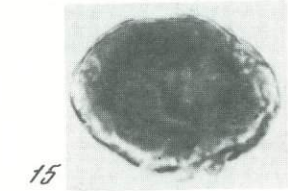
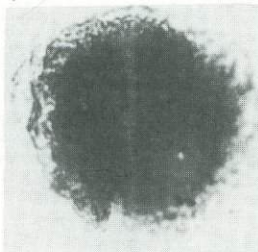
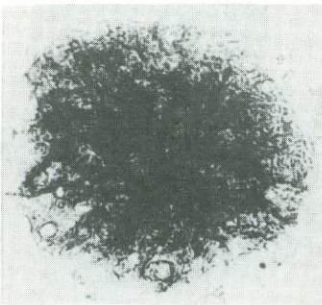
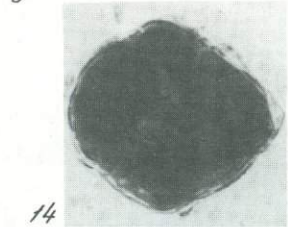
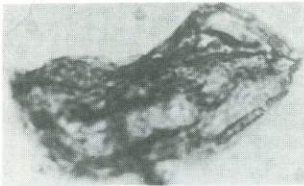
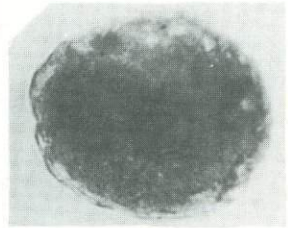
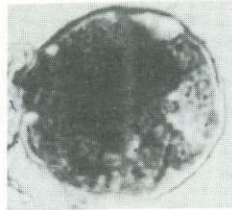
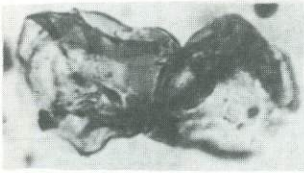
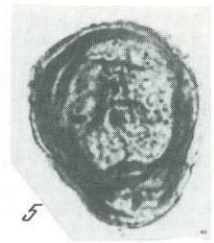
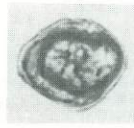
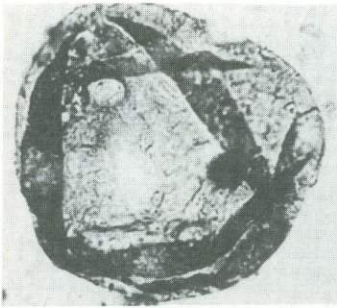
6



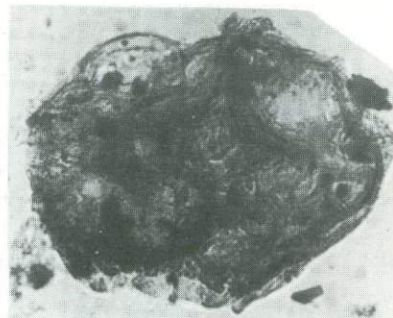
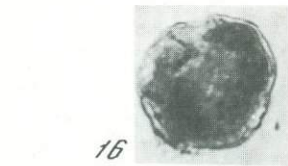
8



9

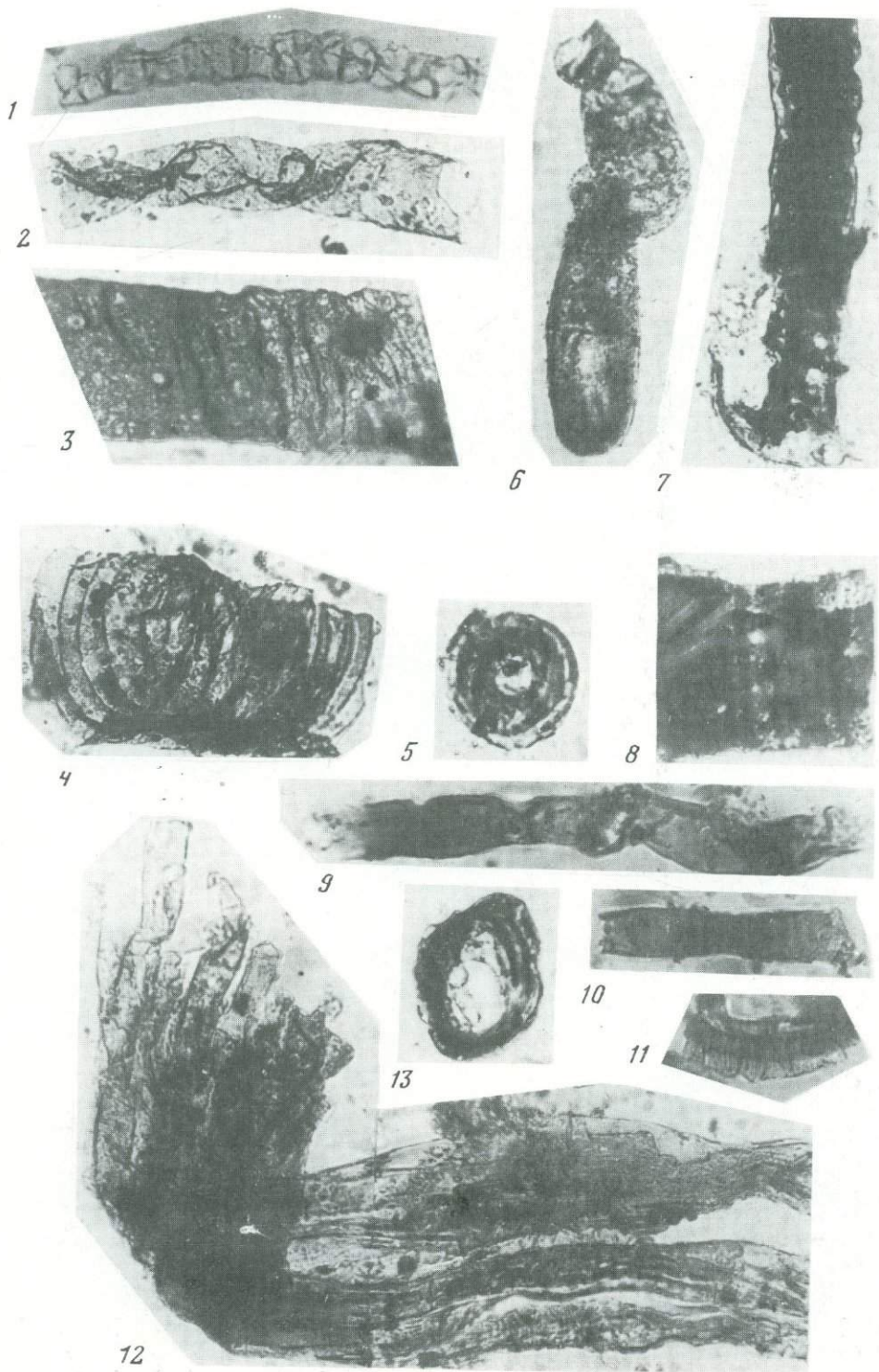


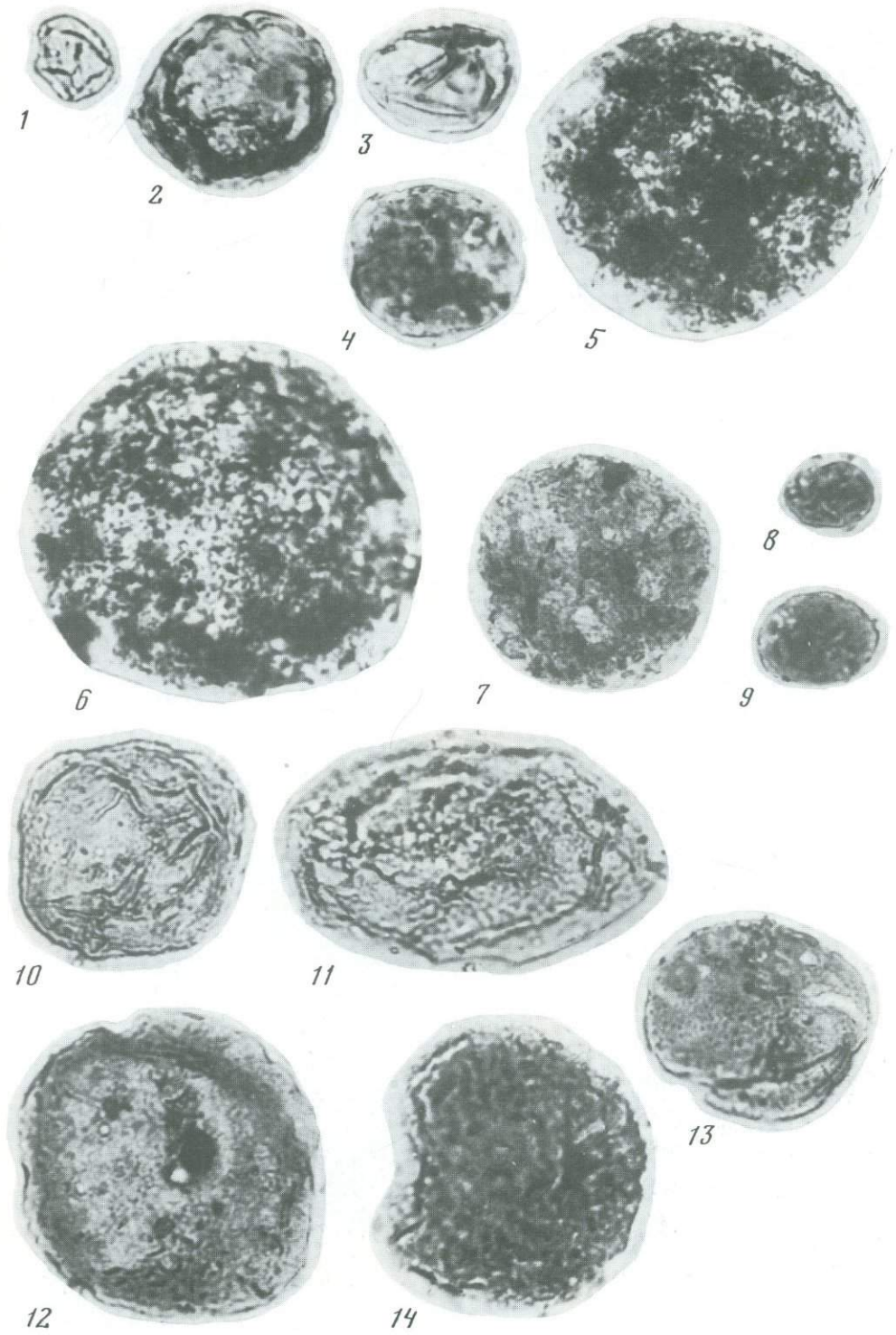
11b



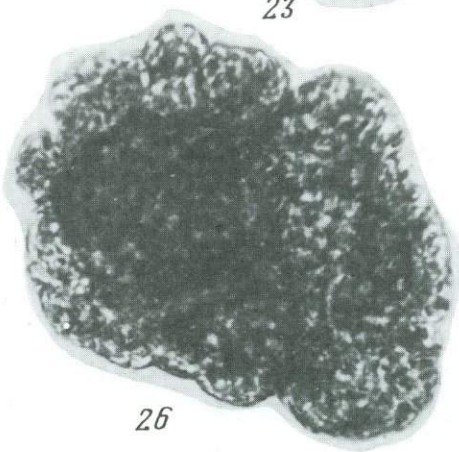
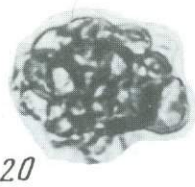
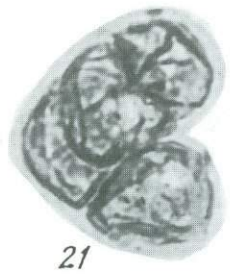
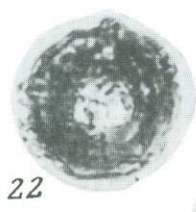
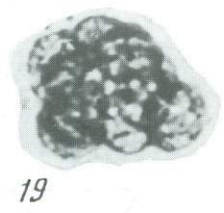
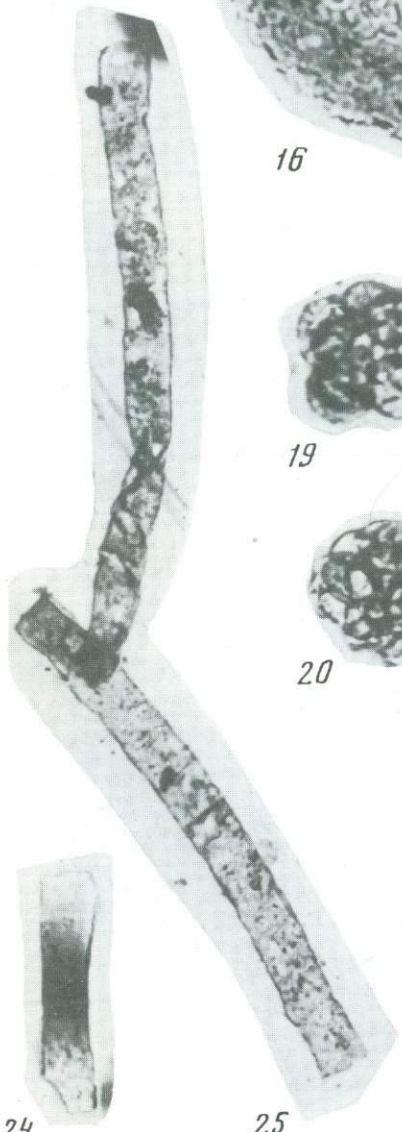
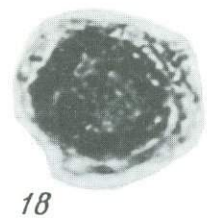
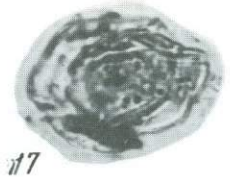
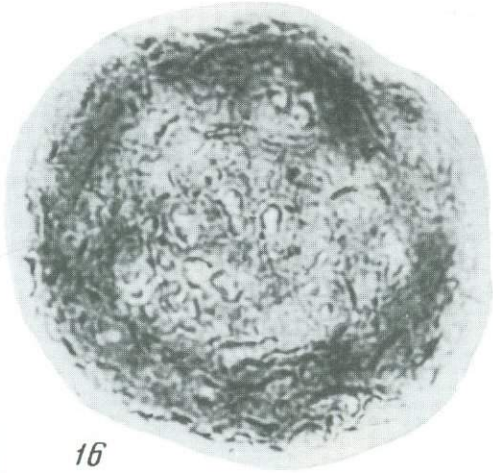
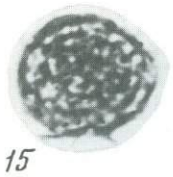
13

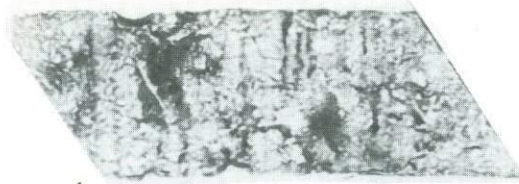




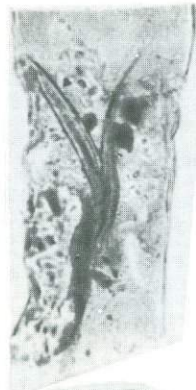








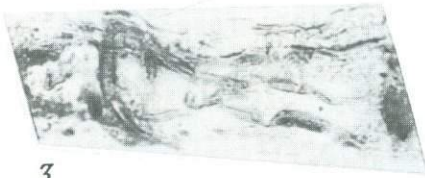
1



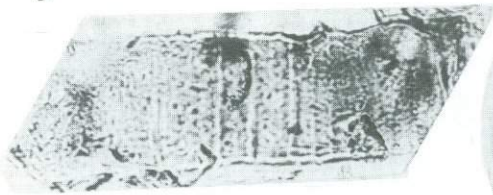
2



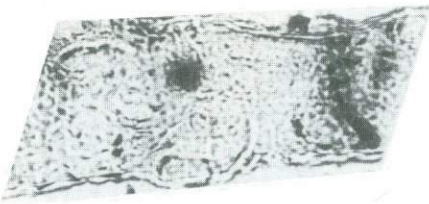
2a



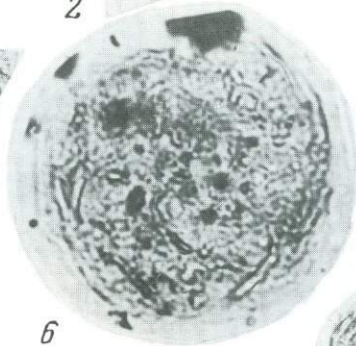
3



4



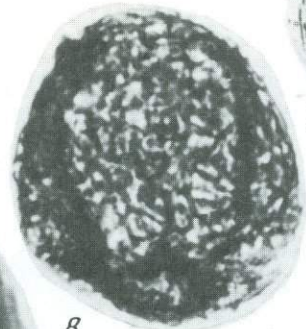
5



6



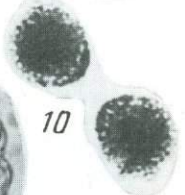
7



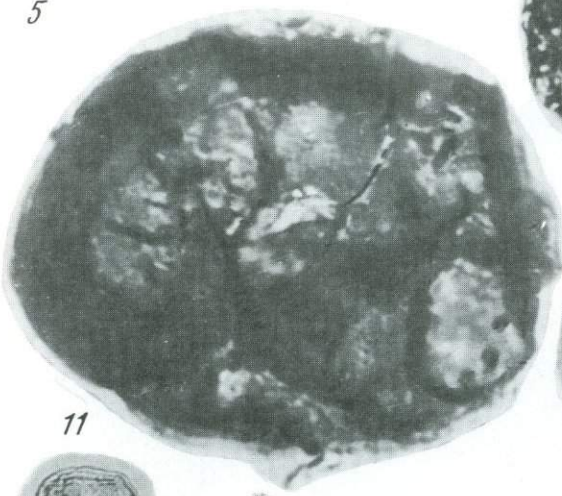
8



9



10



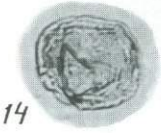
11



12



13

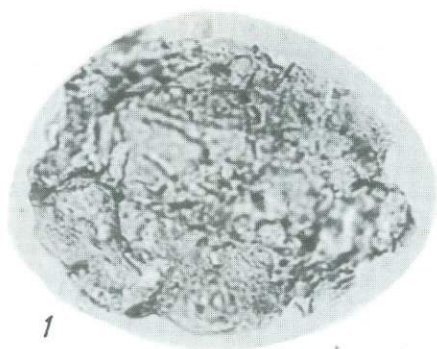


14

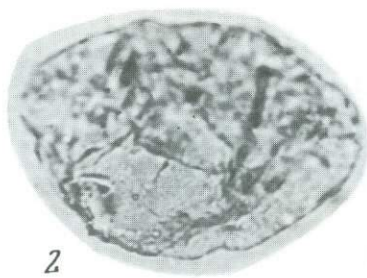


15





1



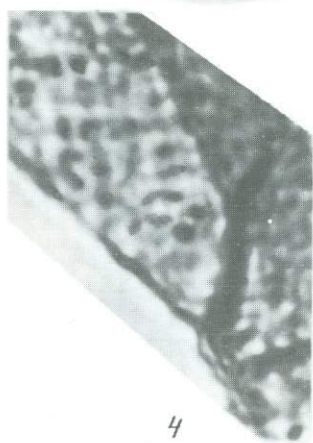
2



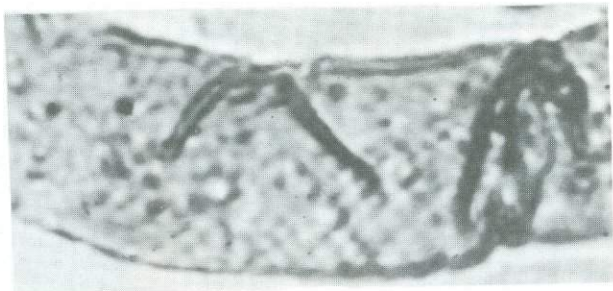
3



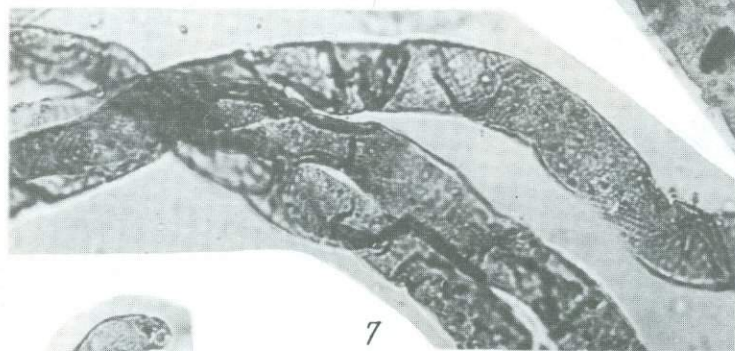
5



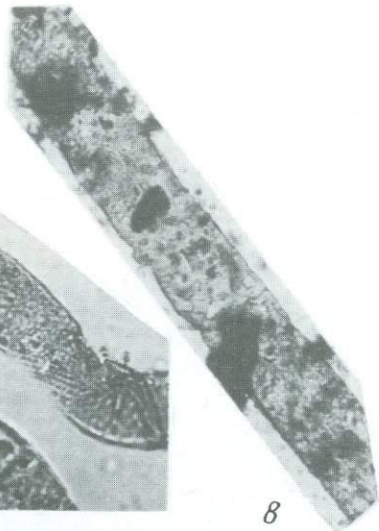
4



6



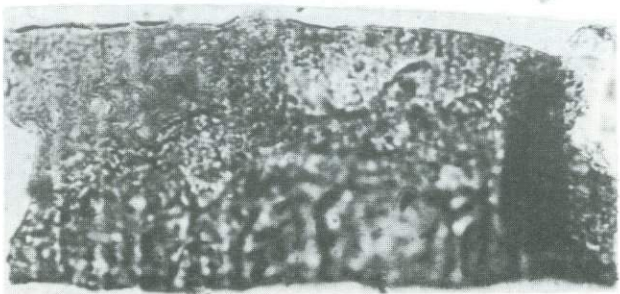
7



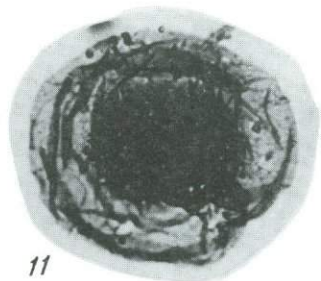
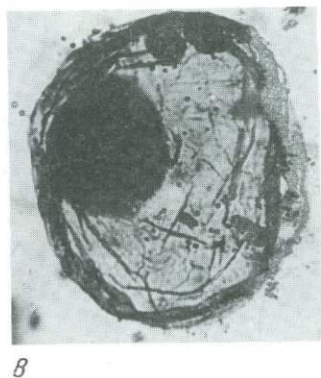
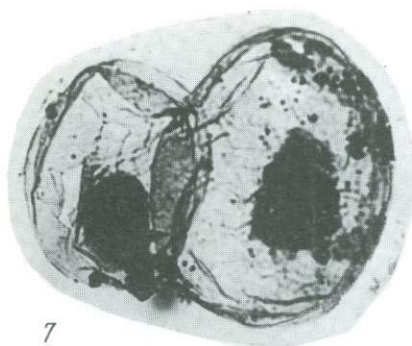
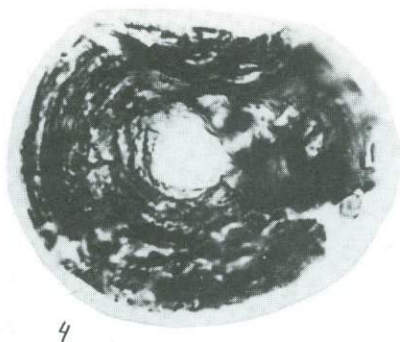
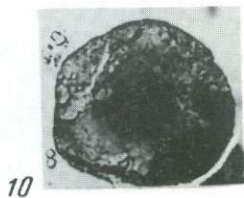
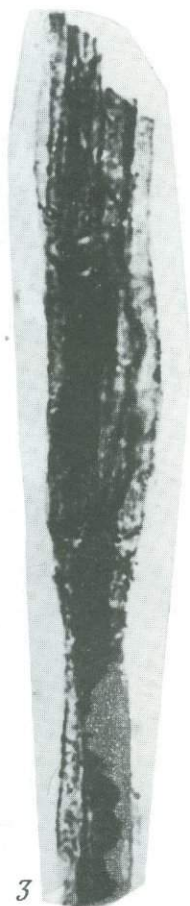
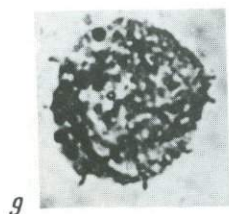
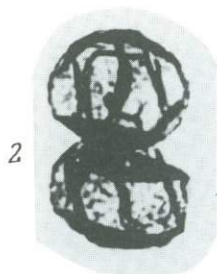
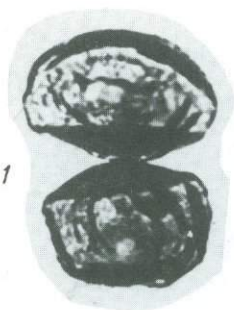
8



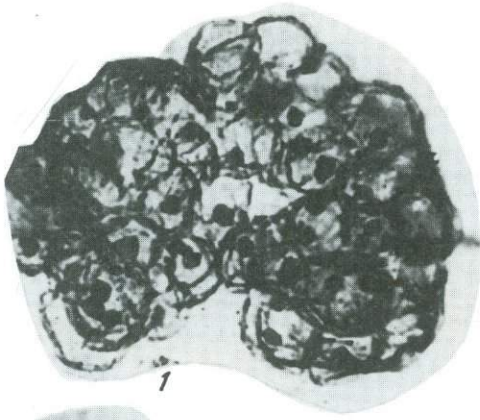
9



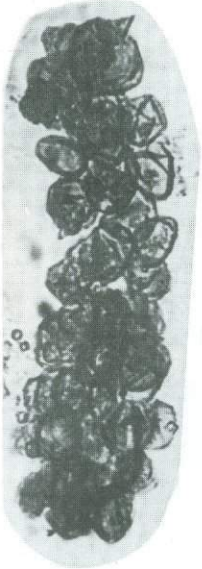
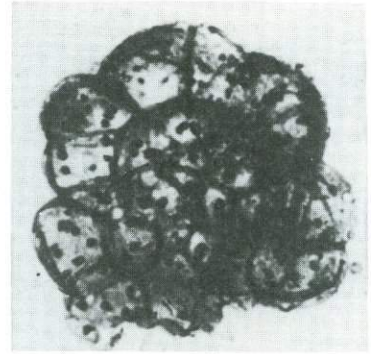
10







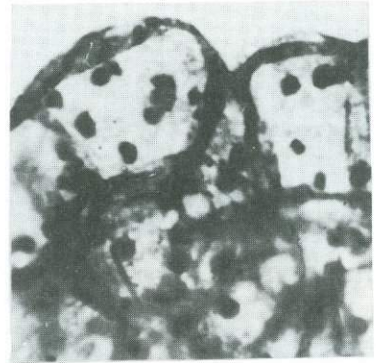
1



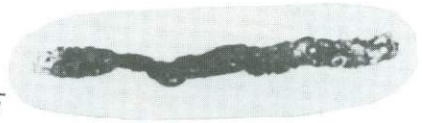
3



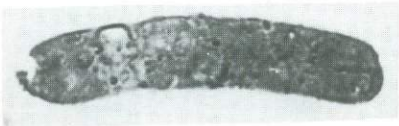
4



5



6



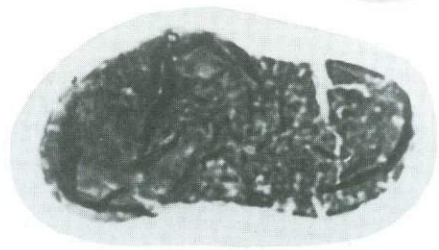
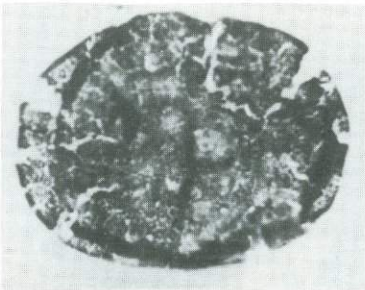
7



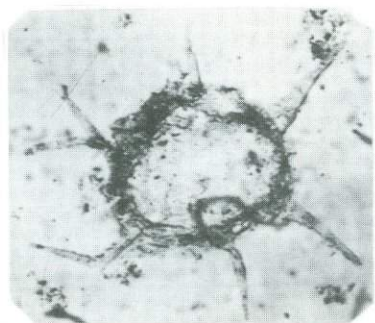
8



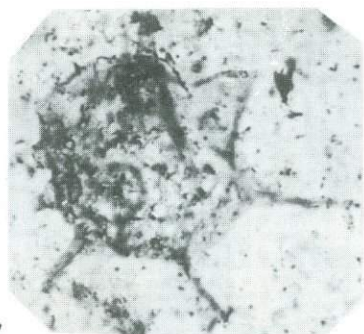
9



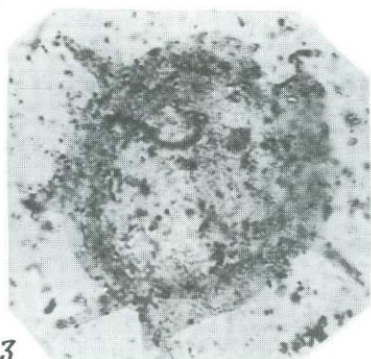
10



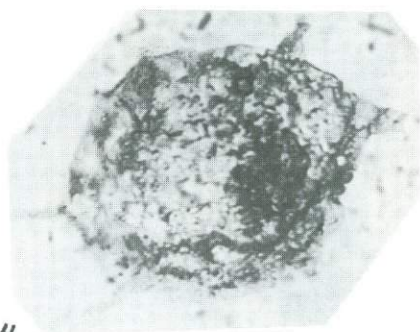
1



2



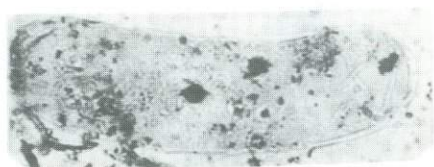
3



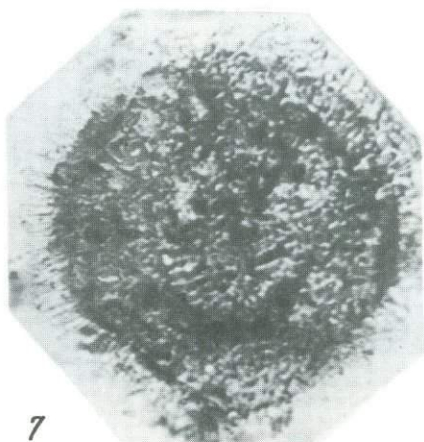
4



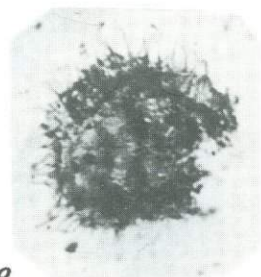
5



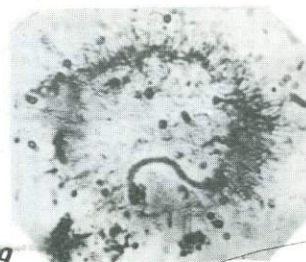
6



7



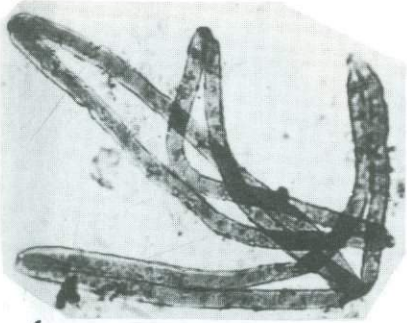
8



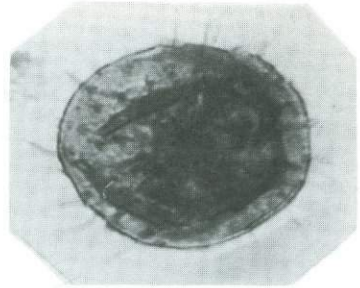
9







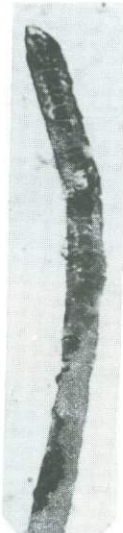
1



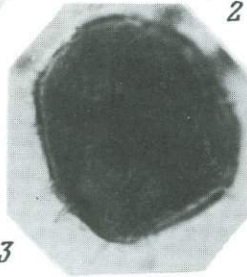
2



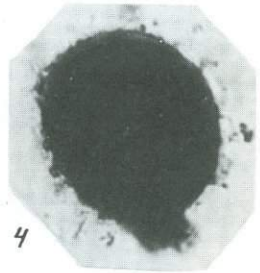
5



6



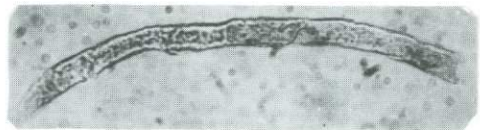
3



4



7



8



9



10



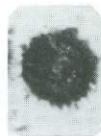
11



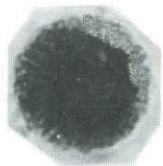
12



13



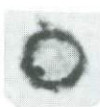
14



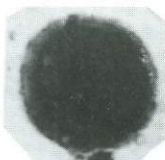
15



16



17



18

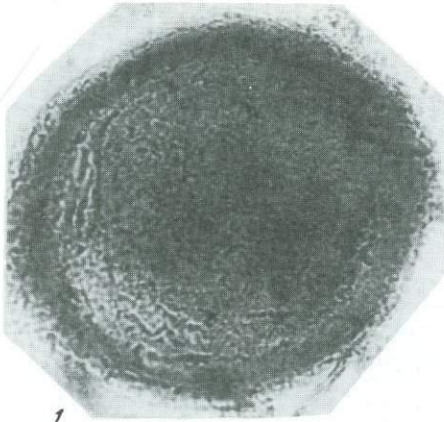


19



20

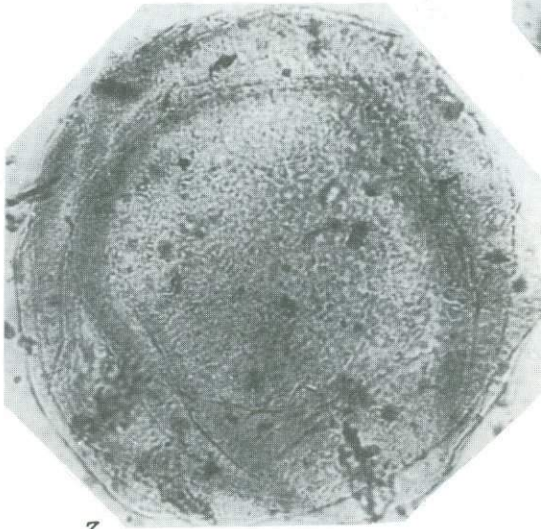




1



2



3



4



5



6



7



8



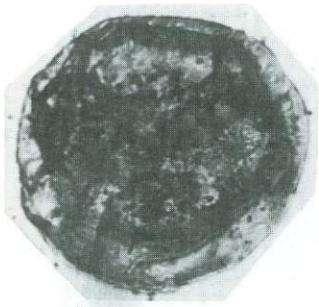
9



10



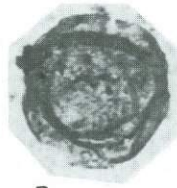
11



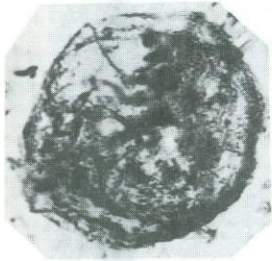
1



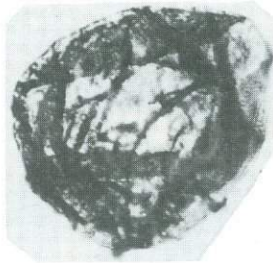
2



3



4



5



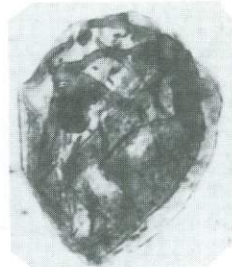
6



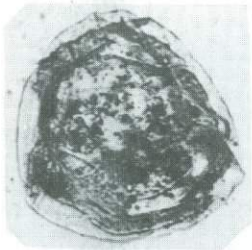
7



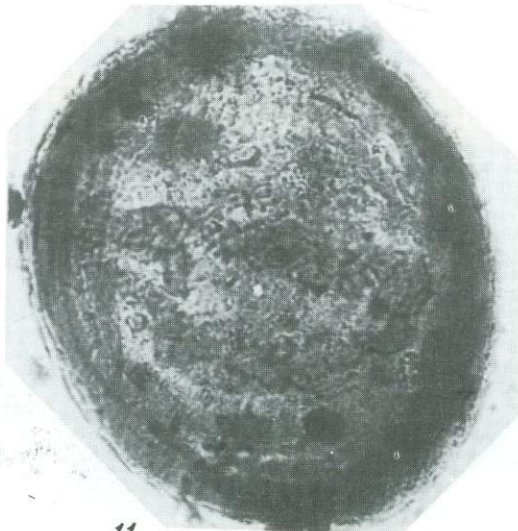
8



9



10



11

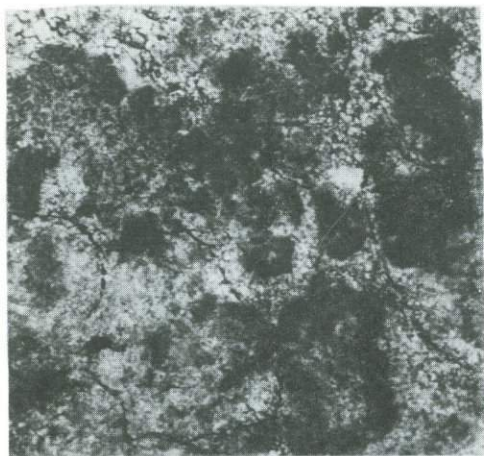




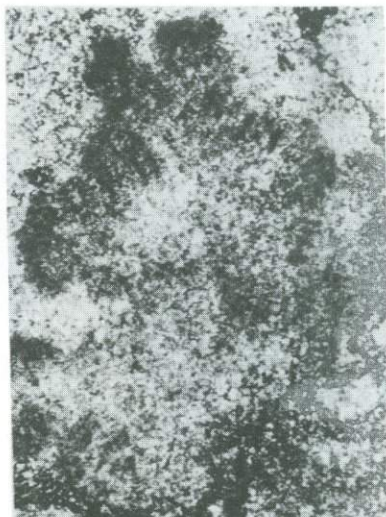
1



6



2



3



4



5



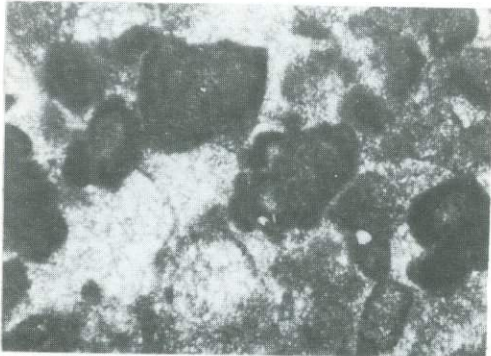
1



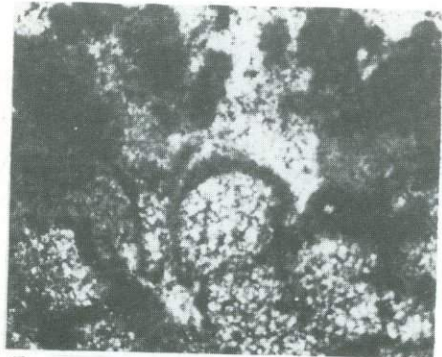
2



3

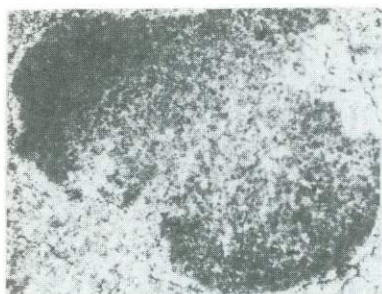


4

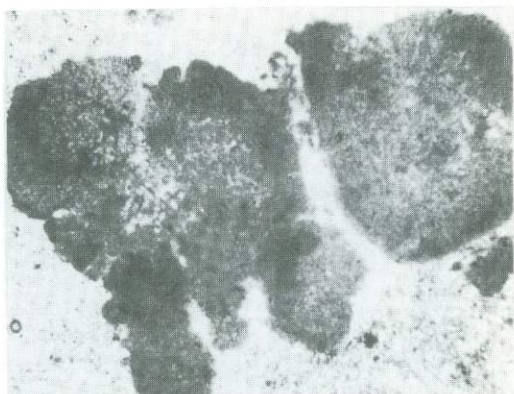


5





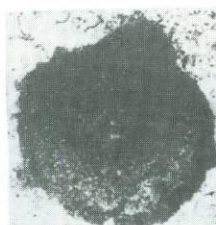
1



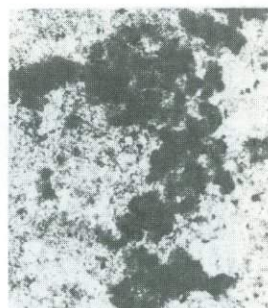
3



4



2



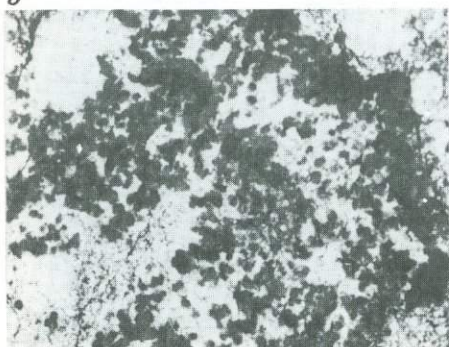
7



5



9



6



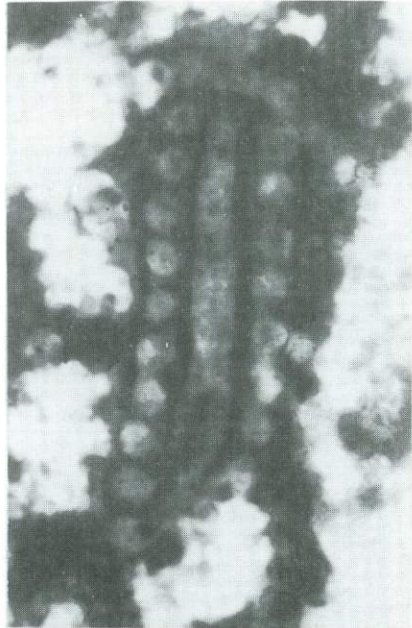
8



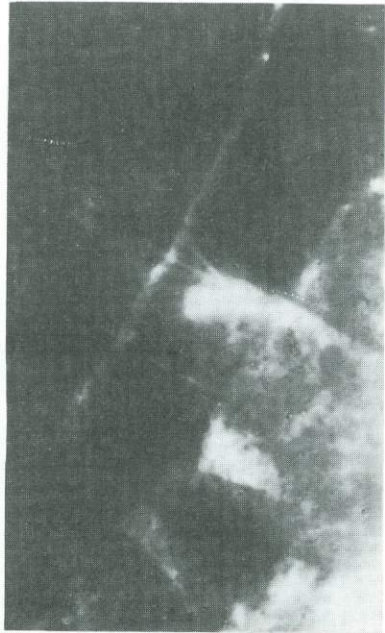
1



2

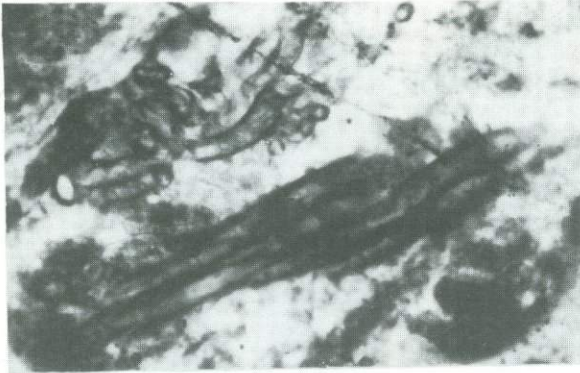


3



4





1



2



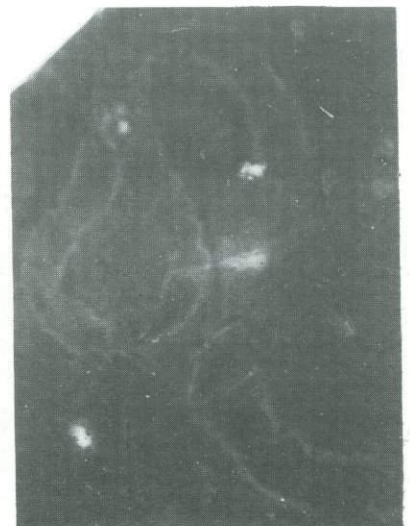
3a



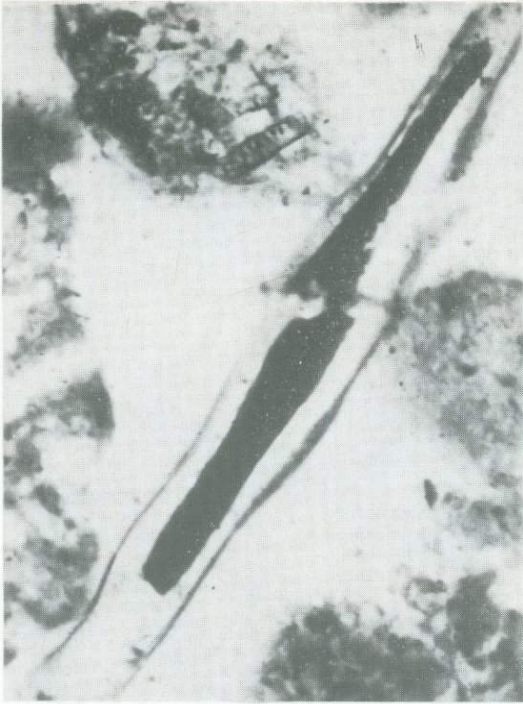
4



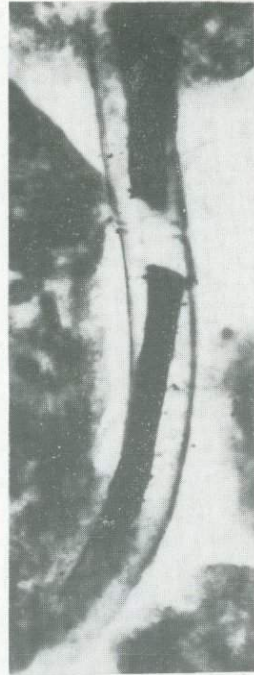
3б



5



1



2



3

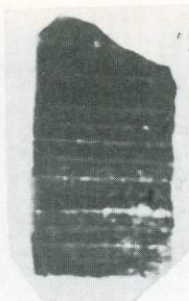


4





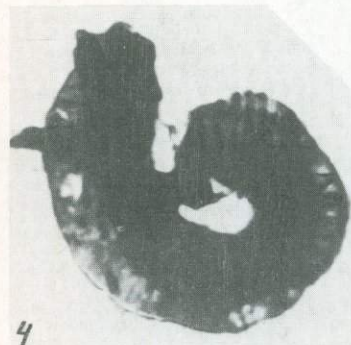
1



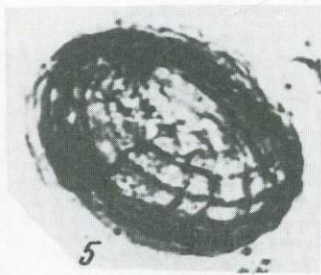
2



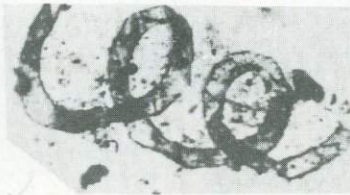
3



4



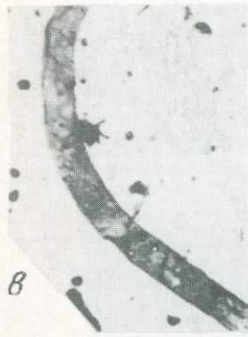
5



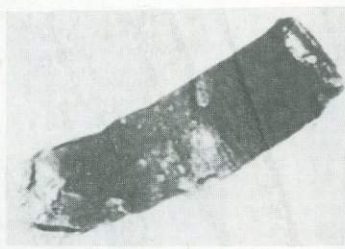
7



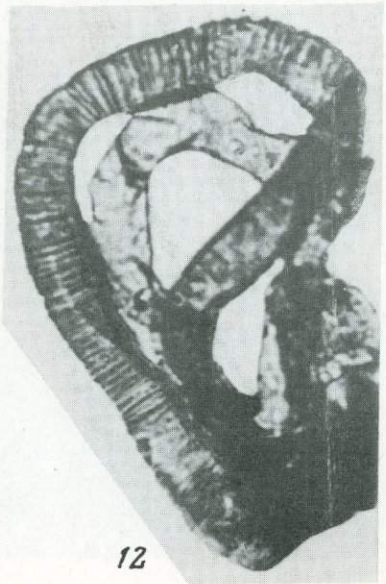
6



8



9



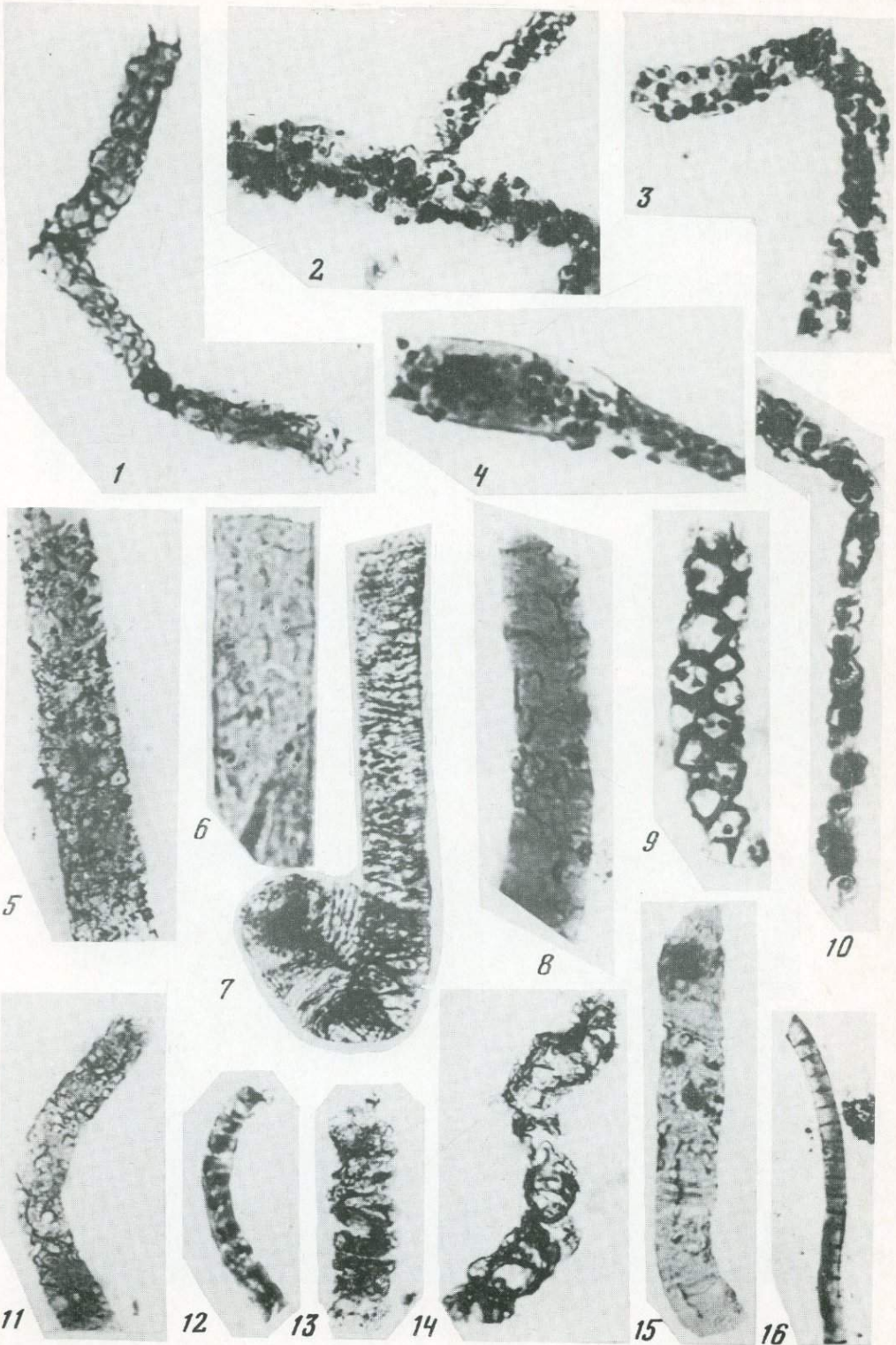
12



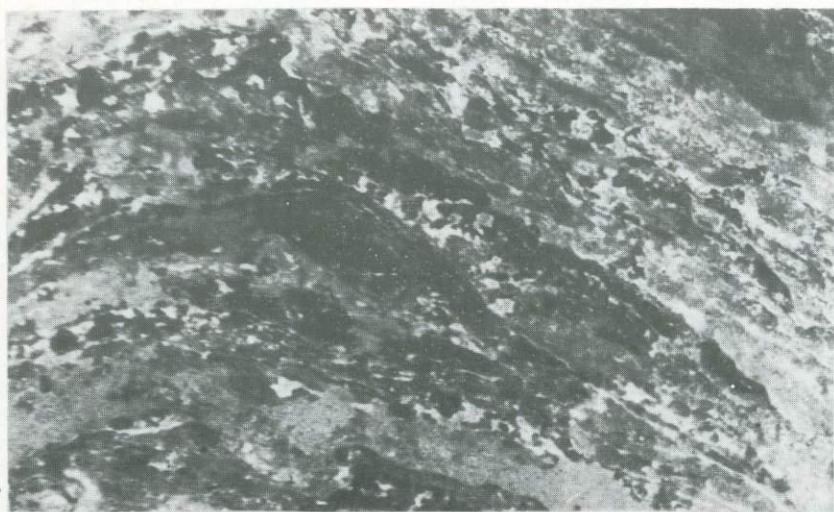
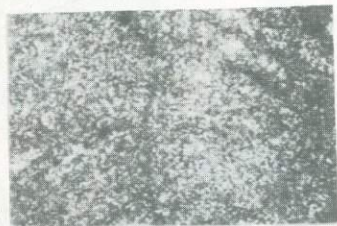
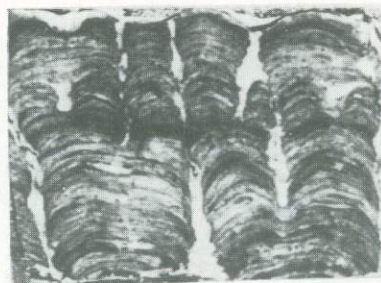
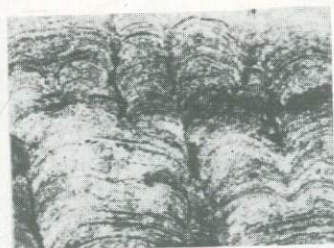
10

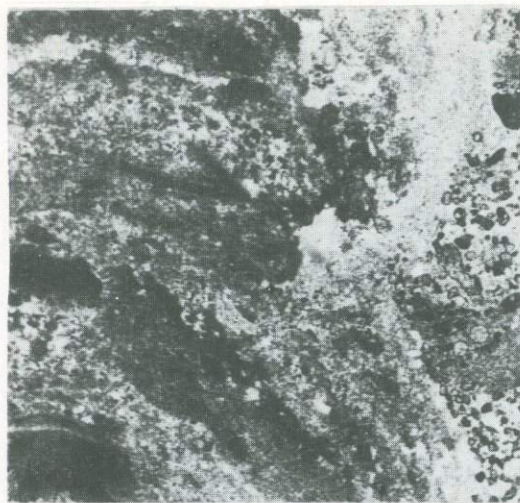


11





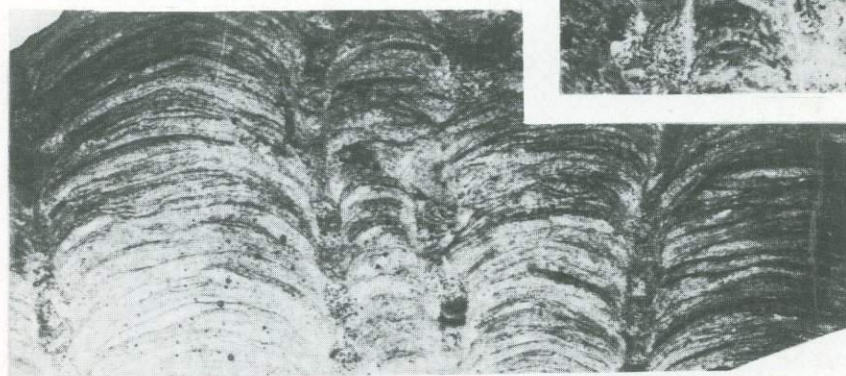




1



2



3

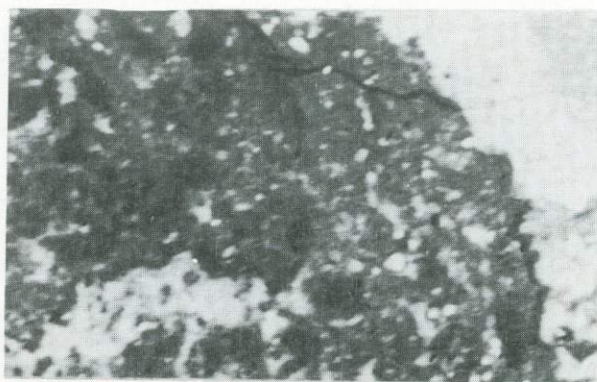


4

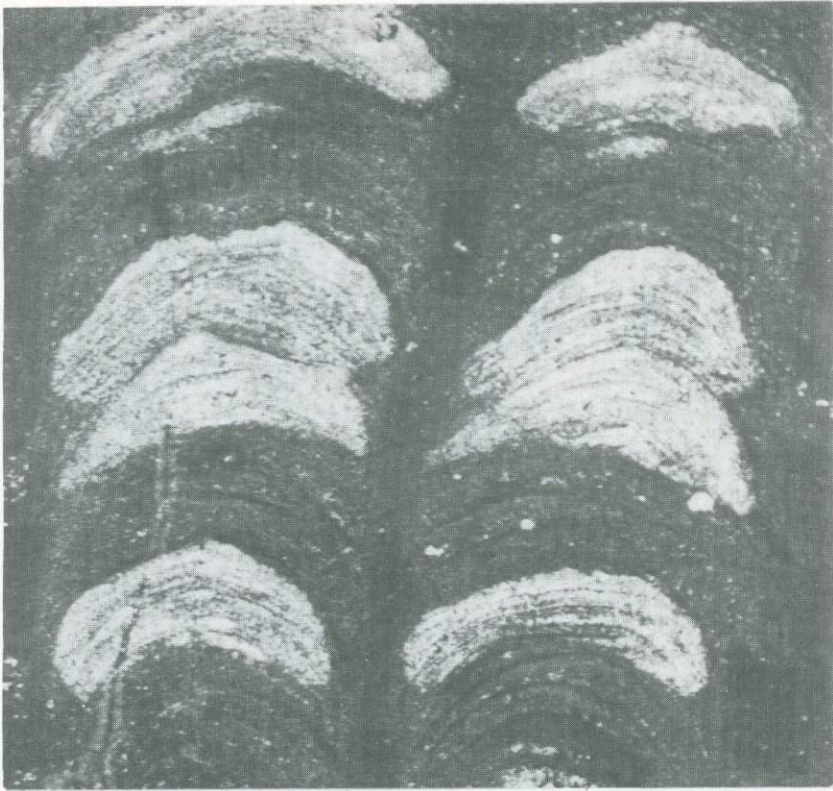




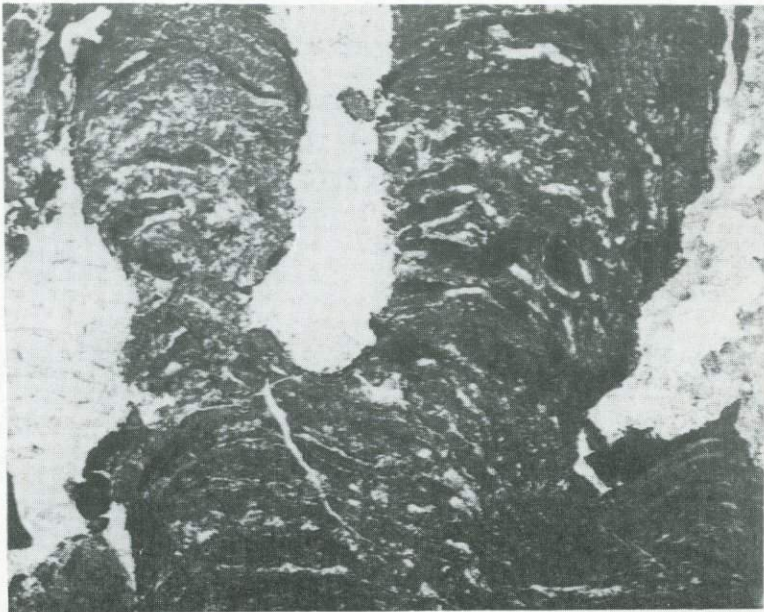
1



2



1

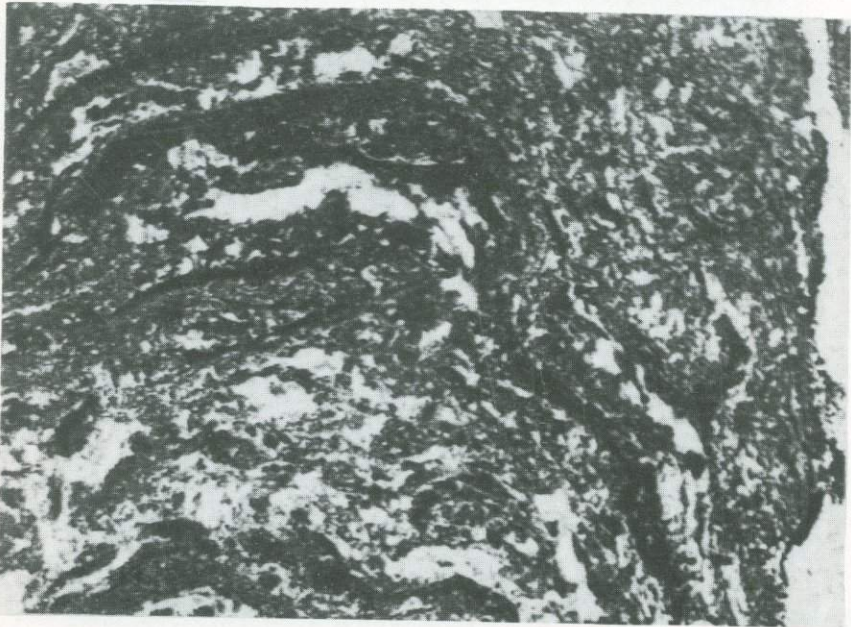


2

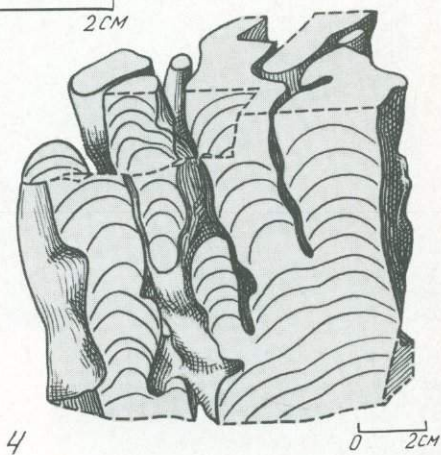
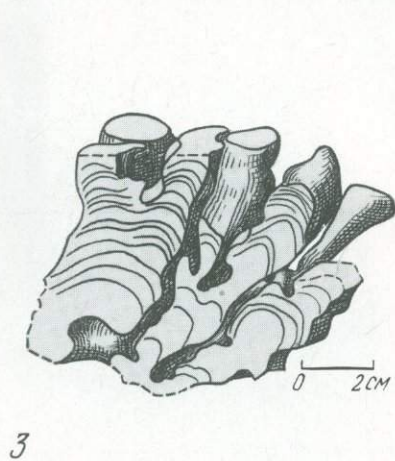
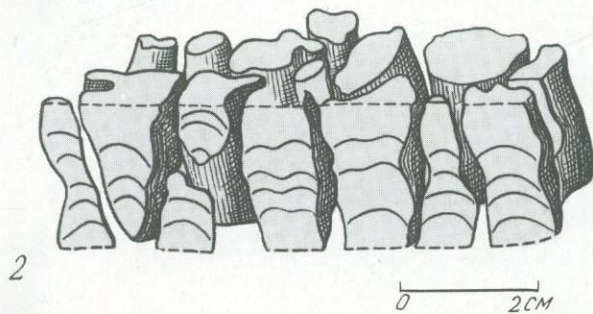
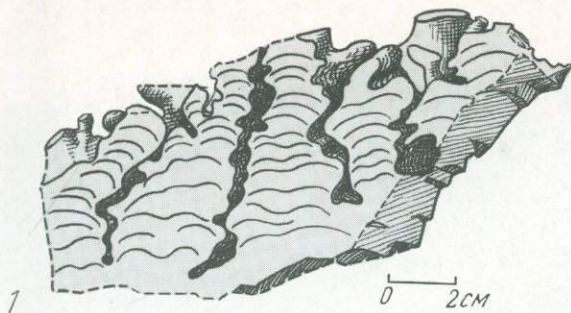




1



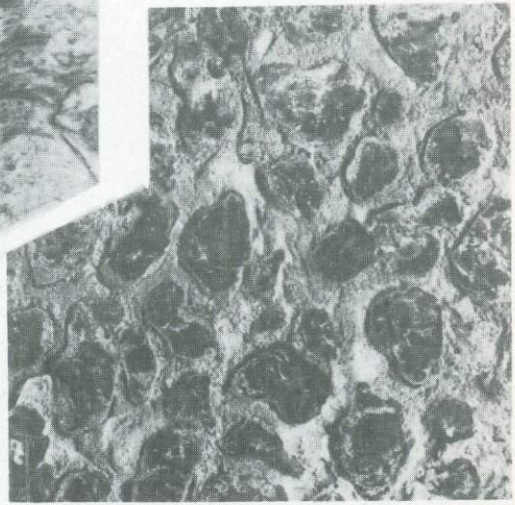
2











4



3

5





1



2

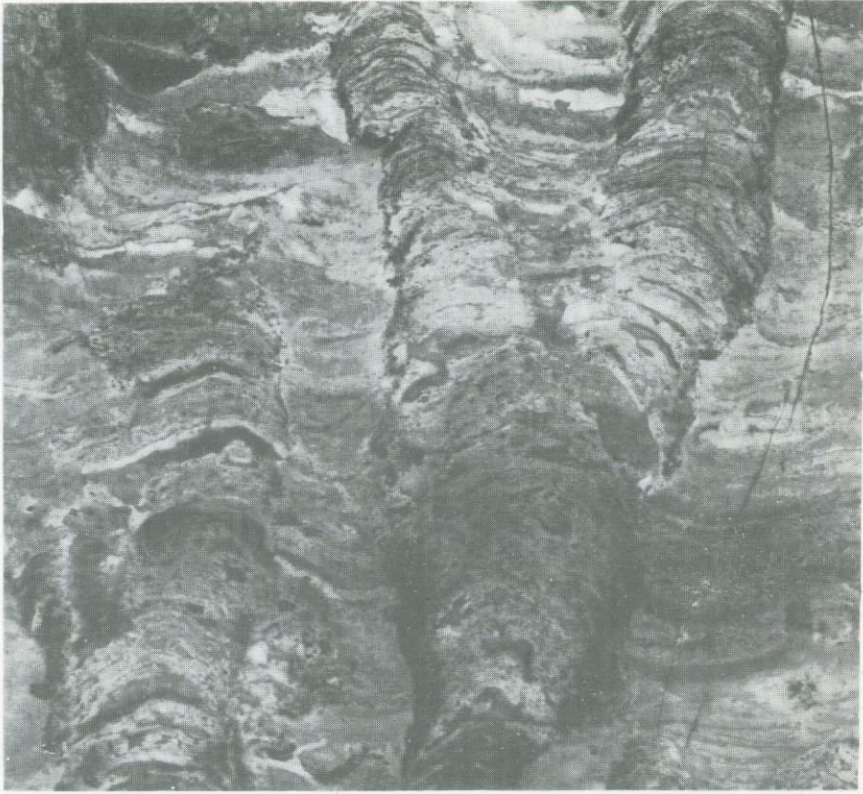


3

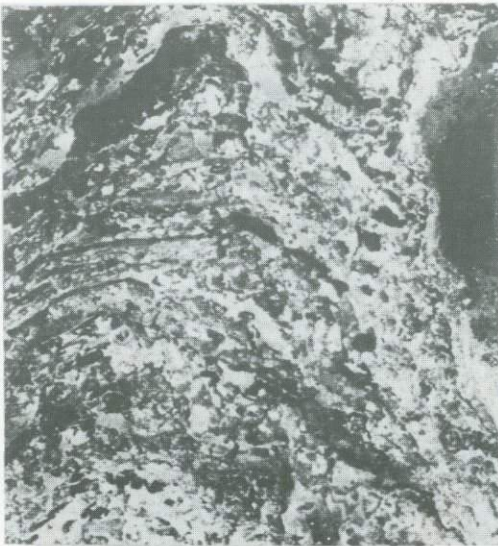


4





1

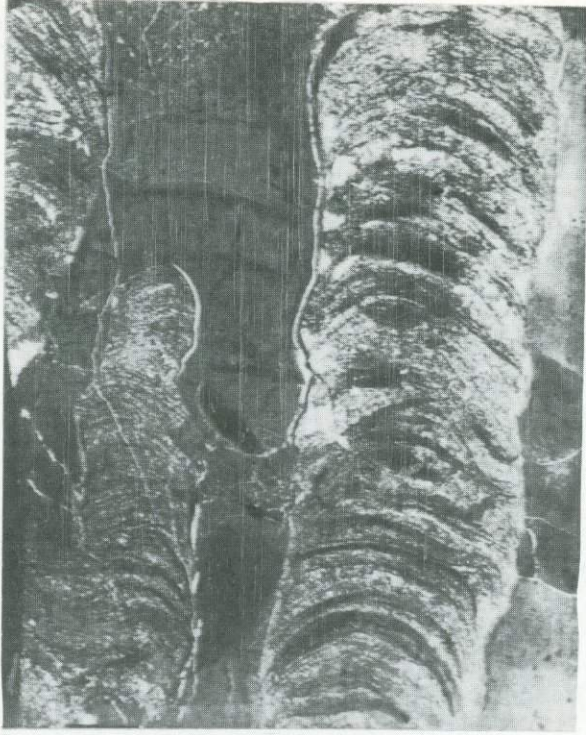


2



3





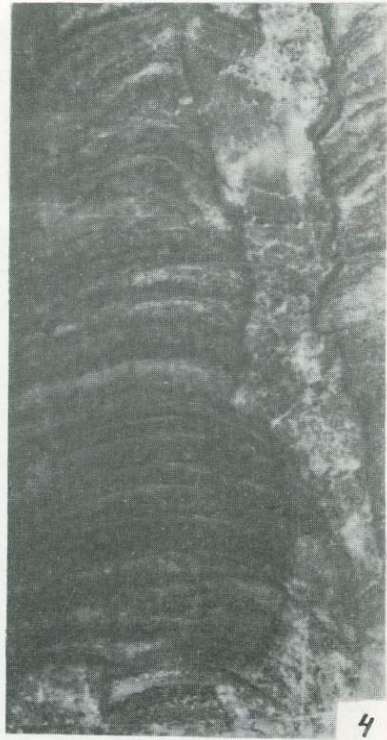
2



1



3







1



5



2



4



3

высоты к ширине клетки около 1. Местами у трихомов отмечается слабовыраженная перешнуровка. Апикальная часть трихомов заостренная.

**С р а в н е н и е.** По морфологическим признакам близка современным водорослям рода *Oscillatoria* Vauch.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Венд Сибирской платформы.

**М а т е р и а л и м е с т о н а х о ж д е н и е.** 2 шлифа, в которых до 10 экземпляров хорошей сохранности. Р. Лена в районе пос. Нохтуйск, юдомский комплекс, обр. ЯМ-1 (колл. М.С. Якшина).

### *Catenuata implicata* Yakshin, 1980

Табл. LXXII, фиг. 5

*Catenuata implicata*: Якшин, 1980, табл. XI, фиг. 5.

**О п и с а н и е.** Трихомы обычно причудливо изогнуты, в породе встречаются в виде одиночных нитей. Длина трихомов до 200–250 мкм, ширина 11–16 мкм, толщина оболочек трихомов 1–2 мкм. Высота клетки 6–12 мкм, соотношение высоты к ширине 1:2 до 1, толщина перегородки между клетками 0,6–0,9 мкм. Характерна перешнуровка трихома на отдельных участках. Апикальная часть трихома слабозаостренная, в проекции образуют прямой угол.

**С р а в н е н и е.** От типового вида отличается меньшими размерами морфологических элементов и изогнутой формой трихомов.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Венд Сибирской платформы.

**М а т е р и а л и м е с т о н а х о ж д е н и е.** 1 шлиф, несколько экземпляров хорошей сохранности. Река Лена в районе пос. Нохтуйск, юдомский комплекс. Обр. ЯМ-1 (колл. М.С. Якшина).

### Р о д *Fistularia* Yakshin, 1980

*Fistularia*: Якшин, 1980.

**Т и п о в о й в и д.** *Fistularia volubila* Yakshin; Сибирская платформа; р. Лена, в районе пос. Нохтуйск, венд, тинновская свита.

**Д и а г н о з.** Трубочатые образования плавно изогнутые, состоящие из прозрачной тонкой оболочки и плотной сердцевины, состоящей из темно-бурого, продольно-волокнистого органогенного вещества. Толщина трубок от 50 до 150 мкм.

**С р а в н е н и е.** Трубочатая форма весьма сходна с трихомом синезеленых водорослей, однако отличается от известных ископаемых форм большими размерами.

**В и д о в о й с о с т а в.** Типовой вид.

### *Fistularia volubila* Yakshin, 1980

Табл. LXXIII, фиг. 1–4

**О п и с а н и е.** Трубки, как правило, одиночные, длиной до 2–3 мм, прямые или изогнутые. Толщина трубок от 60 до 150 мкм, наиболее обычны – 70–90 мкм, оболочка прозрачная, коричневато-желтого цвета, толщиной 5–8 мкм (иногда до 10–12 мкм). Внутри трубки расположен стержень толщиной 25–40 мкм, состоящий из плотного темно-бурого вещества, лишь участками слабо просвечивающего в проходящем свете и тогда можно наблюдать его продольно-волокнистую микроструктуру. Для стержня характерны разрывы. Расположен стержень внутри трубки вблизи или вплотную к оболочке и вьется внутри по очень пологой спирали.



## Глава VIII

### ИЗВЕСТКОВЫЕ ВОДОРОСЛИ НЕМАКИТ-ДАЛДЫНСКОГО ГОРИЗОНТА

Известковые водоросли, также называемые карбонатными или известквыделяющими, повсеместно появляются в массовом количестве, начиная с немакит-далдынского времени. Можно предположить, что возникновение известковых водорослей произошло ранее венда. Небольшое число их возможных находок известно из рифея (Вологдин, 1962; Колосов, 1975; Spjeldnaes, 1963 и др.). Начиная с конца венда, известковые водоросли становятся пороодообразующими, а также — основными биогермостратификаторами. Впервые древнейший комплекс известковых водорослей немакит-далдынского горизонта был описан в 1969 г. Л.Г. Вороновой (Воронова, Миссаржевский, 1969) с северо-западного склона Анабарского массива и представлен всего четырьмя родами. Более поздними работами (Воронова, Радионова, 1975; Мешкова и др., 1976, 1979; Лучинина и др., 1978; Колосов, 1977; Шишкин, Степанова, 1978; Акульчева и др., 1981 и др.), в том числе и на материале других районов, комплекс этого биостратиграфического уровня дополнен и уточнен. Теперь отсюда известно девять родов известковых водорослей: *Renalcis*, *Korilophyton*, *Girvanella*, *Protoortonella*, *Botomaella*, *Gemma*, *Subtifloria*, *Botominella*.

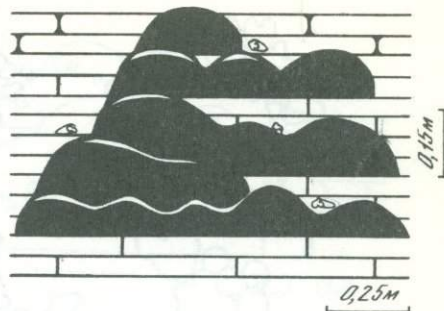
Распределение известковых водорослей в разрезах верхнего венда — кембрия в настоящее время представляется следующим. На Сибирской платформе их первое появление фиксируется в немакит-далдынском горизонте Анабарского массива во множестве естественных обнажений. На р. Котуй встречены *Renalcis polymorphus* (Masl.), *R. gelatinosus* Korde, *Korilophyton inopinatum* (Vor), *Botomaella sibirica* Vor., *Protoortonella flabellata* (Vor.). Далее на восток на pp. Эричка и Фомич известковые водоросли из немакит-далдынского горизонта представлены *Renalcis polymorphus* (Masl.), *R. gelatinosus* Korde, *Korilophyton inopinatum* (Vor.), *Girvanella problematica* Nich. et Ether., а на р. Рассохе к ним добавляется *Botomaella zelenovii* Korde. На р. Бол. Куонамка отмечены *Renalcis gelatinosus* Korde, *Korilophyton inopinatum* (Vor.) и *Gemma inclusa* Luch. Повсеместно в этом районе известковые водоросли образуют биогермные пласты мощностью от 6 до 12 м, являющиеся хорошими маркерами и получившими название "корилской" пачки (рис. 16). Между биогермами и в их периферических частях встречаются анабаритиды, и эта биота известковых водорослей и первых тубулярных организмов явилась весьма устойчивой во времени и в пространстве (Воронова, Миссаржевский, 1969; Томмотский ярус..., 1969; Мешкова и др., 1976, 1979; Журавлева и др., 1982).

За пределами Анабарского массива массовое появление известковых водорослей отмечается в Игарском районе (северо-запад Сибирской платформы) в верхней части сухарихинской свиты, являющейся, по-видимому, аналогом немакит-далдынского горизонта, где *Renalcis polymorphus* образует биогермы. В самых верхах этой свиты, примерно в верхних 15 м разреза венда встречаются также *Renalcis polymorphus* (Masl.), *Girvanella* sp. и *Proaulopora glabra* Krasnop. (Томмотский ярус ..., 1969; Воронова, Розанов, 1973; Лучинина, 1969; Воронова, Радионова, 1976).

Важно отметить находки, сделанные в среднем течении р. Лены (юго-восток Сибирской платформы) в верхней части толбинской свиты, также, возможно, соответствующей немакит-далдынскому горизонту, где в скважине 1 в районе стратотипических разрезов найдены: *Renalcis gelatinosus* Korde и *Korilophyton inopinatum* (Vor.), образующие биогермы в 18,8 м ниже границы с пестроцветной свитой. Выше встречаются *Renalcis gelatinosus* Korde и *Subtifloria delicata* Masl., и, по-прежнему, водоросли сопровождаются анабаритидами (Журавлева и др., 1983).



Р и с. 16. Фрагмент кориллской пачки на р. Б. Куонамка. Между биогермами – тубулярные организмы



Совместное нахождение *Renalcis* sp., *Girvanella* sp. и проблематичных скелетных организмов отмечается на р. Аим в усть-юдомской свите (Шишкин, Степанова, 1978).

В Нохтуйском разрезе (р. Лена) в тинновской свите известны известковые водоросли *Obruchevela parva* Reitl. (Рейтлингер, 1948), там же в окремненных известняках встречаются разновидности рода *Obruchevela*, но слоевище их минерализовано, имеет сложный химический состав и сохраняет клеточное строение в нитях (Якшин, Лучинина, 1981). В нижней части нохтуйской свиты, относимой к венду, обнаружены *Renalcis jacuticus* Korde и *R. polymorphus* (Masl.). Из различных районов Прибайкалья, Присяня и в Иркутском амфитеатре остатки известковых водорослей так же хорошо известны в венде и представлены родом *Renalcis* (Акульчева и др., 1981, Хоментовский, 1976).

Обзор распространения известковых водорослей в немакит-далдынских отложениях показывает, что известны они пока только на Сибирской платформе и за малым исключением на прилегающих территориях. Комплекс изученных водорослевых остатков характеризуется небольшим разнообразием форм, но несмотря на это он повсеместно занимает однотипное стратиграфическое положение и имеет сходный состав.

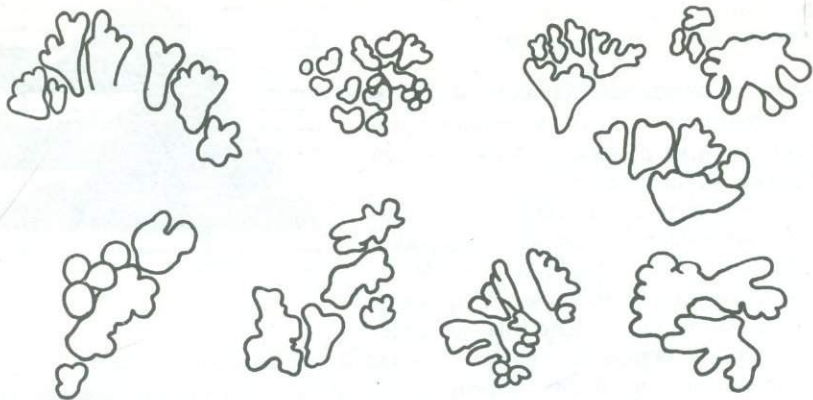
Немакит-далдынские известковые водоросли отличаются высоким уровнем морфологической организации. Со значительно большей определенностью можно говорить, что они не появились внезапно, а известковая оболочка в силу ряда причин стала образовываться у водорослей, существовавших уже в рифее. В пользу этого довода свидетельствуют находки в рифее рода *Obruchevela* Reitl., спиралеобразные нити которых имеют три вариации: 1) с известковой оболочкой; 2) минерализованные в кремнях; 3) в виде фитолейм, т.е. имеют слоевище, свободное от какой-либо минерализации (Якшин, Лучинина, 1981; Пятилетов, 1979). Помимо того, в материалах В.Г. Пятилетова, выделенных с помощью мацерации, обнаружены представители родов *Glomovertella* Reitl. и *Proaulopora* Vologd., известковые слоевища которых в изобилии сохранились в нижнепалеозойских отложениях (Пятилетов и др., 1981).

Особый интерес представляют впервые отмеченные в немакит-далдынских отложениях известковые формы *Korilophyton* Vor. и *Gemma Luch*. Представители рода *Korilophyton*, впервые обнаруженные Л.Г. Вороновой в отложениях немакит-далдынского горизонта (северо-западный склон Анабарского массива) (Воронова, Миссаржевский, 1969), первоначально были приняты ею за представителей рода *Eriphyton*. При более детальном рассмотрении оказалось, что нити *Korilophyton* короткие и толстые с едва наметившимся неупорядоченным ветвлением, которое к тому же не всегда наблюдается (рис. 17).

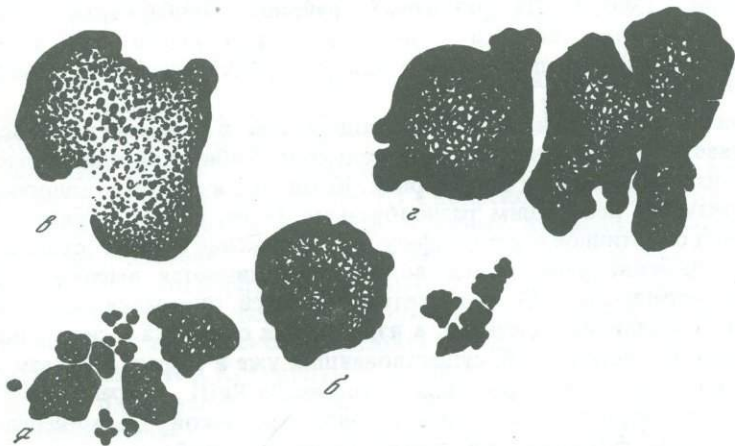
Представители рода *Gemma Luch*, описаны В.А. Лучининой также из отложений немакит-далдынского горизонта северо-восточного склона Анабарского массива (Журавлева и др., 1982). Автор отмечает три модификации геммы: 1) плотные черные оболочки причудливых очертаний; 2) серые оболочки, внутри которых фиксируются мелкие круглые тельца и 3) пустые светло-серые оболочки с разорванными краями, рядом с которыми расположены шарообразные образования, по-видимому, ранее заключенные внутри (рис. 18).

Что касается других известковых водорослей этого возраста, то они в массовых количествах известны из вышележащих палеозойских отложений и довольно хорошо изучены. Корилофитон и гемма также обнаружены сейчас в томмотском ярусе Монголии (Граница докембрия и кембрия..., 1982).





Р и с. 17. Схематическое изображение форм *Korilophyton inopinatum* (Vor.)



Р и с. 18. Схематическое изображение ископаемых водорослей рода *Gemma* Luch.

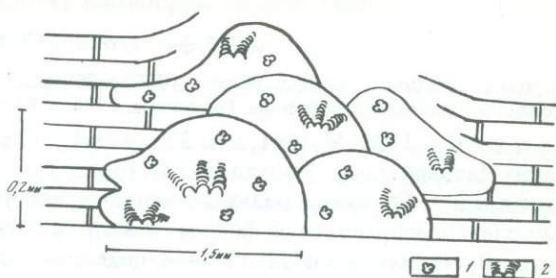
*a-b* — общий вид слоевища: *a* — колония, в которой плотно расположены мелкие округлые образования, *b* — молодые колонии с гомогенной известковой оболочкой, фрагментарно видны тесно сближенные округлые образования внутри, *c* — округлые образования, не объединенные оболочкой, по-видимому, старая колония

Следует особо обратить внимание на довольно резкую смену в поздневендское время строматолитовых построек биогермными пластинами, главными составляющими которых становятся известковые водоросли, хотя строматолиты еще не исчезают. Наибольший интерес представляют биогермы, обнаруженные на р. Котуй, в 15 м ниже подошвы "корилских" органогенных сооружений. Они созданы небольшими до 10–15 см разветвленными строматолитами и формами *Renalcis polymorphus* (Masl.) (рис. 19, 20) (Журавлева и др., 1982). Это пока единственный случай совместной встречаемости строматолитов и известковых водорослей, в дальнейшем приобретших ведущую роль в создании органогенных построек. Позже строматолиты уже не распространялись столь широко, как это было до появления водорослей с известковым чехлом. Биогермы так называемой "корилской" пачки прослеживаются во всех разрезах Анабара и их строение сходно.

Способ образования известковой оболочки у древних известковых водорослей таков, что, в основном, приводит к образованию слепка, отражающего лишь общий облик слоевища, а поэтому во многих случаях затруднительно дать детальную реконструкцию их морфологического строения. Вследствие этого те или иные соображения относительно систематической принадлежности древней альгофлоры часто являются малоубедительными, и дискуссия на эту тему продолжается.

Р и с. 19. Биогермы р. Котуй, образованные ветвящимися строматолитами и известковыми водорослями *Renalcis polymorphus* Masl

1 — *R. polymorphus* Masl.;  
2 — строматолиты



Р и с. 20. Известковая оболочка (иногда разорванная) *Renalcis polymorphus* Masl.



### Р о д *Korilophyton* Voronova, 1976

*Eriphyton* (part.): Воронова, Миссаржевский, 1969, с. 208.

*Korilophyton*: Воронова, Радионова, 1976, с. 83.

Т и п о в о й в и д. *Eriphyton inopinatum*: Воронова, Миссаржевский 1969, с. 208, рис. 1/1, 2.

Д и а г н о з. Микроскопическое известковое слоевище, по-видимому, прикрепленное к субстрату. Слоевище состоит из коротких прямостоящих нитей, не всегда явственно разветвленных, иногда срастающихся своими боковыми поверхностями или сливающихся между собой. Ветвление редкое, неправильное, неупорядоченное. Часто образуются как бы боковые выпуклины, дальнейшее развитие которых ведет к возникновению тесно сближенных кучкообразных скоплений. Поперечные сечения нитей — округлые, нити нацело сложены темным микрозернистым карбонатом (в шлифах).

В и д о в о й с о с т а в. Два вида: *Korilophyton inopinatum* (Vor.), *Korilophyton angustum* Vor.

З а м е ч а н и я. Эти формы первоначально были отнесены Л.Г. Вороновой к роду *Eriphyton* Vor. Действительно, они отчасти напоминают округлые поперечные сечения форм рода *Eriphyton*, нацело сложенных микрозернистым карбонатом, отчасти — продольные сечения форм с короткими веточками. Однако, редкое неупорядоченное ветвление у видов рода *Korilophyton* является наиболее характерным признаком, позволившим выделить этот род в качестве самостоятельного.

С р а в н е н и е. *Korilophyton* близок некоторым представителям рода *Eriphyton*, в частности, тем видам этого рода, которые имеют сравнительно короткие, расположенные тесно кусты с толстыми короткими веточками. Отличие заключается в том, что это ветвление у *Korilophyton* неупорядоченное и не всегда отчетливое.

В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е. Переходные отложения от докембрия к кембрию, немакит-далдынский горизонт и нижний кембрий Анабарского массива (рр. Котуй, Котуйкан, Б. Куонамка, Эричка, Фомич и Оленек); нижний кембрий, томмотский ярус Западной Монголии.



## *Korilophyton inopinatum* (Voronova, 1976)

Табл. LXVIII, фиг. 6, табл. LXX, фиг. 6—9

*Eriphyton inopinatum*: Томмотский ярус, 1969, с. 208, рис. 1/1, 2.

*Korilophyton inopinatum*: Воронова, Радионова, 1976, с. 84, табл. XVII, фиг. 4, 5, 6.

**Г о л о т и п** — ГИН, № 3481, шл. 325, экз. 1, р. Эриечка, левый берег, в 1,5 км ниже р. Немакит-Далдын; немакит-далдынский горизонт.

**О п и с а н и е.** Слоевища редко ветвящиеся, иногда сливающиеся вместе с образованием скоплений неправильной формы, в которых наблюдаются короткие разветвленные нити. Ветвление неупорядоченное дихотомическое: обычно одного, реже двух порядков, что приводит к образованию приземистых, иногда искривленных кустиков.

**Р а з м е р ы** колоний до 3 мм. Диаметр отдельных веточек — 45—75 мкм. Длина ветвящихся нитей 135—200 мкм.

**С р а в н е н и е.** Описанный вид отличается от *Korilophyton angustum* меньшими размерами слоевища и менее толстыми веточками.

**В о з р а с т и** распространение. Немакит-далдынский горизонт, переходные отложения от докембрия к кембрию, Анабарский массив; нижний кембрий, томмотский ярус Западной Монголии.

**М а т е р и а л** и м е с т о н а х о ж д е н и е. Многочисленные экземпляры хорошей сохранности. Обр. 9—1. 0/76, 10—8/72, р. Котуй; обр. 63—15/74, р. Б. Куонамка; обр. 19/9—72, р. Рассоха; 113/69, 146/69; р. Оленек; обр. М321/1, М321/20, М321/24, р. Эриечка; В79/68, В79/30, В79/41, Западная Монголия.

## Р о д *Gemma Luchinina*, 1982

*Gemma*: Журавлева и др., 1982, с. 100.

**Т и п о в о й** вид. *Gemma inclusa Luchinina*: Журавлева и др., 1982, с. 100, табл. XII, рис. 1—4.

**Д и а г н о з.** Известковое слоевище, преимущественно бесформенное, реже шаровидное, по-видимому, прикрепленное к субстрату, образующее лопастьевидные выросты. Иногда при разрастании делится на составные части с хорошо видимыми границами сочленения. Молодая неразвившаяся колония имеет гомогенную, плотную почти черную оболочку, у старых колоний она отчетлива по периферии, а временами бывает расплывшейся. В ряде случаев внутри колонии наблюдается сетчатое или ячеистое строение, реже фиксируются темные, округлые или слегка удлинённые мелкие образования, иногда они встречаются разбросанно в скоплениях, не объединённых общей оболочкой.

**С р а в н е н и е.** От рода *Renalcis Vologd.* отличается бесформенными угловатыми очертаниями колонии, гомогенной, плотной, почти черной оболочкой, а главное — внутренним строением, состоящим из мелких сферических образований.

**З а м е ч а н и я.** По общему облику слоевищ, их размерам и внутреннему строению представители рода *Gemma* имеют некоторое сходство с современными синезелеными водорослями рода *Chlorogloea Wille* (Голлербах и др., 1953).

Виды *Gemma* обнаружены в Сибири пока только в "корилской пачке" на р. Б. Куонамка. В том случае, когда представители этого рода встречаются без оболочки в виде мелких телец в скоплениях, их весьма трудно иногда отличить от представителей рода *Korilophyton*, также встреченных в "корилской пачке" или ее аналогах.

**В о з р а с т и** распространение. Переходные отложения от докембрия к кембрию, немакит-далдынский горизонт, Анабарский массив, р. Б. Куонамка; нижний кембрий, томмотский ярус Западной Монголии.

## *Gemma inclusa* Luchinina, 1982

Табл. LXIX, фиг. 5, табл. LXX, фиг. 1–3

**Г о л о т и п** – ИГиГ, № 677, шл. 89-57/74; р. Б. Куонамка, Анабарский массив; немакит-далдынский горизонт.

**О п и с а н и е.** Известковые бесформенные или округлые слоевища с плотной почти черной оболочкой, покрывающей всю колонию. Контур оболочки по периферии иногда незамкнут, разорван. Внутри колонии в ряде случаев фиксируются мелкие округлые образования, как бы составляющие содержимое колонии.

**Р а з м е р ы** слившихся колоний – до 5 мм, диаметр колоний – 1,1–1,5 мм, образования внутри колоний – 30–60 мкм.

**С р а в н е н и е.** От *G. maculosa* Vor. et Drosd. отличается наличием плотной почти черной оболочки.

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е.** Переходные отложения от докембрия к кембрию, немакит-далдынский горизонт, Анабарский массив, р. Б. Куонамка.

**М а т е р и а л и м е с т о н а х о ж д е н и е.** Свыше 50 экз. хорошей сохранности. Обр. 63-15/74; 89/52/74; 89-57/74, р. Б. Куонамка.

## Р о д *Renalcis* Vologdin, 1982

*Renalcis*: Вологдин, 1932, с. 15; 1939, с. 223; 1962, с. 447; Краснопева, 1937, с. 20; Кордэ, 1955, с. 84; 1958, с. 107; 1961, с. 55; 1963, с. 51; 1973, с. 115; Рейтлингер, 1959, с. 10; Johnson, 1963, с. 44; 1964, с. 98; 1966, с. 25; Hill, 1964, с. 609; Wray, 1967, с. 49; Воронова, 1969, с. 190; 1976, с. 69; Лучинина, 1969, с. 184; 1970, с. 48; 1975, с. 19.

*Nubecularites* (pars.): Маслов, 1937, с. 336.

**Т и п о в о й в и д.** *Renalcis granosus*: Вологдин, 1932, с. 15, рис. 9, средний кембрий, Алтай.

**Д и а г н о з.** Известковые колонии микроскопические, преимущественно бесформенные, реже более или менее шаровидные или удлинённые. Известковая оболочка покрывает либо всю колонию равномерно и полностью, либо только периферическую часть. В центральной части внутренняя полость имеет самые разнообразные очертания и выполнена светлым кальцитом.

**В и д о в о й с о с т а в.** *Renalcis granosus* Vologd., *R. cibus* Vologd., *R. polymorphus* Masl., *R. jacuticus* Korde, *R. pectunculus* Korde, *R. gelatinosus* Korde, *R. levis* Vologd., *R. devonicus* Johnson, *R. tubritus* Wray, *R. jaskovitchi* Luch.

**С р а в н е н и е.** По форме округлых колоний *Renalcis* близок некоторым представителям рода *Chabakovia*, в частности тем видам этого рода, которые имеют тонкую известковую оболочку, покрывающую периферические части колонии. Отличие заключается в отсутствии какой-либо последовательности в скоплениях колоний *Renalcis*.

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е.** Немакит-далдынский горизонт, нижний и средний кембрий, нижний и верхний девон Сибирской платформы Алтае-Саянской обл.; нижний и средний кембрий Средней Азии, Приморья.

## *Renalcis gelatinosus* Korde, 1961

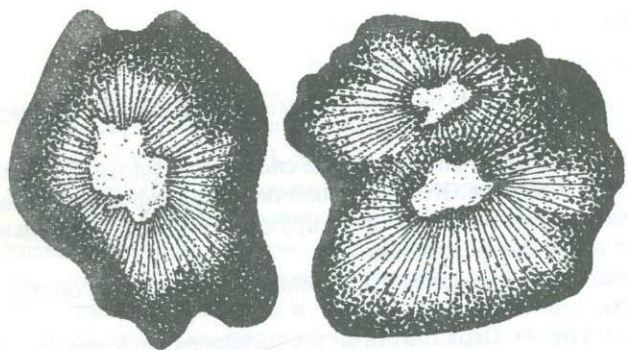
Табл. LXIX, фиг. 3. Рис. 21

Синонимичу см. Дроздова 1980.

**Г о л о т и п** – ПИН, № 1298/385; Якутия, р. Мухатта, лев. приток Лены; нижний кембрий, атабанский ярус.

**О п и с а н и е.** Известковые колонии неправильной формы с характерными лопастьевидными и удлинёнными выростами (в шлифе), иногда имеют радиально-лучистое строение (рис. 21). Внутренняя полость, состоящая из светлого карбоната не всегда четко выражена или не видна совсем. Колонии в большинстве случаев скапливаются массами неопределённых очертаний.





Р и с. 21. Радиально-лучистое строение известковой оболочки *Renalcis gelatinosus* Korde

Р а з м е р ы слившихся колоний до 3 мм, диаметр колонии 600–900 мкм, ширина оболочки – 500–700 мкм, ширина внутренней полости – 0–50 мкм.

С р а в н е н и е. В строении колоний описанного вида есть много сходного с *Renalcis granosus*.

Размеры слившихся колоний, серия известковая оболочка у обоих видов очень близки. Различие заключается в более изрезанной форме колонии, чем у *R. granosus*.

В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е. Переходные отложения от докембрия к кембрию, немакит-далдынский горизонт, Анабарский массив; нижний кембрий Сибири и Дальнего Востока, Средней Азии, Западной Монголии.

М а т е р и а л и м е с т о н а х о ж д е н и е. Многочисленные экземпляры хорошей сохранности. Обр. 8–1. 5/76, р. Котуй, обр. 11/12, 19/9, р. Рассоха.

### *Renalcis polymorphus* (Maslov), 1937

Табл. LXVIII, фиг. 1–5, табл. LXIX, фиг. 1, 2, 4

Синониму см. Дроздова 1980.

Г о л о т и п – ГИН, шлиф. № 2154; с. Введенское на р. Иркуте; кембрий.

О п и с а н и е. Крупные известковые колонии неправильных, причудливых очертаний, с небольшими преимущественно округлыми выступами. Оболочка часто бывает разорванной с резко выраженной наружной каймой темного цвета. Внутренняя полость выражена слабо и закономерных очертаний не имеет.

Р а з м е р ы: слившихся колоний до 2 мм; диаметр колонии 330 мкм, ширина оболочки – 75 мкм; ширина внутренней полости 305 мкм.

С р а в н е н и е. Описанный вид отличается от *Renalcis gelatinosus* четкой каймой, подчеркивающей оболочку. У описанного вида размеры значительно больше, чем у всех известных представителей рода *Renalcis*. Следует отметить, что оболочка колоний, как правило, бывает разорванной.

В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е. Переходные отложения от докембрия к кембрию, немакит-далдынский горизонт, Анабарский массив; нижний кембрий Сибири, Средней Азии и Западной Монголии.

М а т е р и а л и м е с т о н а х о ж д е н и е. 8 экз. хорошей сохранности. Обр. 8–0,5/76, 8–0,6/76, р. Котуй; В79/68 – Западная Монголия; М423/1, р. Котуй.

### Р о д *Botomaella* Korde, 1958

*Botomaella*: Кордэ, 1968, с. 117, 1961, с. 54; Воронова, Радионова, 1976, с. 80.

Т и п о в о й в и д. *Botomaella zelenovii* Korde, 1958; Сибирь, р. Лена; нижний кембрий, атдабанский ярус.

Д и а г н о з. Водоросль имеет форму желвака из ветвящихся трубчатых нитей (канальцев?), образующих куст. В кусте нити расположены тесно; они имеют тонкую оболочку и по сравнению с ней широкую светлую внутреннюю полость (у некоторых видов). Нити либо прямые, либо слабо изгибающиеся, ветвление наблюдается в редких случаях. Нити меняют свой диаметр, постепенно увеличиваясь к дистальным концам. Иногда отмечается зональное нарастание в верхушечной части.

З а м е ч а н и я. Л.Г. Воронова сравнивает *Botomaella* с родом *Ortonella*, она счи-

тает, что расхождение между этими родами незначительное и заключается в меньших размерах нитей и в больших углах наклона при ветвлении у *Botomaella*. Нити рода *Botomaella* не встречаются в разрозненном состоянии, а сформированы в куст.

**Видовой состав.** Четыре вида: *Botomaella zelenovii* Korde, *B. anabarica* Voronova, *B. mitis* Voronova, *B. sibirica* Voronova.

**Возраст и распространение.** Переходные слои от докембрия к кембрию, немакит-далдынский горизонт; нижний кембрий Сибирской платформы, Западной Монголии.

### *Botomaella zelenovii* Kerde, 1958

Табл. LXX, фиг. 5

*Botomaella zelenovii*: Кордэ, 1958, с. 117, табл. IV, фиг. 2; 1961, с. 54, табл. I, фиг. 7; Лучинина, 1975, с. 141, табл. XIVIII, фиг. 1, 2; Дроздова, 1980, с. 18, табл. III, фиг. 4

**Голотип** — ПИН, № 1297/1399; Сибирская платформа, р. Ботома; нижний кембрий, атдабанский ярус (камешковский горизонт).

**Описание.** Известковые кустистые формы, образованные пучками нитей. В кустике нити расположены тесно. Ветвление нитей наблюдается в единичных случаях. Нарастание куста зональное. Трубочатые нити меняют свой диаметр постепенно увеличиваясь к дистальным концам.

Высота кустика — 750 мкм; ширина нити — 15–25 мкм.

**Сравнение.** Описанный вид отличается от *Botomaella sibirica* Vor. меньшей шириной нитей и их зональным нарастанием в верхушечной части.

**Возраст и распространение.** Переходные слои от докембрия к кембрию, немакит-далдынский горизонт; нижний кембрий Сибири и Западной Монголии.

**Материал и местонахождение.** 3 экземпляра средней сохранности. Обр. 41/72, р. Рассоха.

### Род *Protoortonella* Luch., gen. nov.

*Rothpletzella*: Воронова, 1976, с. 82

**Типовой вид.** *Rothpletzella igarcaensis* Voronova, 1976, с. 82; нижний кембрий, Сибирская платформа.

**Диагноз.** Колонии кустистой формы, в которой нити прилегают к друг другу, изредка ветвятся. Продольное сечение нитей — круглое, наружные края не резкие. Полости, когда-то занятые нитями, заполнены светлым пелитоморфным карбонатом, отчего весь куст имеет светлую окраску.

**Сравнение.** Отличается от рода *Ortonella* garw. длинными тонкими нитями и слабо выраженной внешней оболочкой, а так же слабым ветвлением. От рода *Botomaella* Korde отличается гораздо большей шириной нитей.

**Видовой состав.** Два вида: *Protoortonella igarcaensis* (Voron.), 1968; *P. labellata* (Vor.), 1968.

**Возраст и распространение.** Венд (?) — нижний кембрий, Сибирская платформа.

### *Protoortonella labellata* (Vor.)

Табл. LXX, фиг. 4

*Rothpletzella labellata*: Воронова, 1968, с. 82, табл. XII, фиг. 6

**Голотип.** ГИН, № 4161/55, обр. М-71-8/9; р. Оленёк, нижний кембрий, томмотский ярус.

**Описание.** Куст состоит из редко ветвящихся нитей, ширина которых колеблется в пределах 30–40 мкм, внутренний диаметр 20–30 мкм, высота кустика до 1 мм.

**Сравнение.** От *P. igarcaensis* (Vor.) отличается меньшими размерами элементов куста.

**Возраст и распространение.** Немакит-далдынский горизонт, Сибирская платформа, р. Котуй.

**Материал.** 4 экземпляра средней сохранности. Обр. 3-54. 0/72.



# Глава IX

## СТРОМАТОЛИТЫ

### ВВОДНАЯ ЧАСТЬ

Строматолиты — прикрепленные к субстрату слоистые органогенно-осадочные образования преимущественно карбонатного состава, которые образуются в результате жизнедеятельности синезеленых водорослей и, возможно, бактерий. Наблюдения над современными строматолитами показывают, что формирование строматолитовых слоев идет либо за счет механического захвата осадка водорослевыми пленками, либо за счет высаживания крипнокристаллического карбоната в слизистых чехлах и слизи синезеленых водорослей (Black, 1933; Monty, 1967 и др.). По мере отложения микрослоев образуются строматолитовые корки, желваки, биогермы или биостромы. Микрослои могут быть непрерывными, и тогда образуются пластовые строматолиты, или прерывистыми. В последнем случае формируются столбчатые строматолиты, разделенные нормальным осадком. Строматолиты различаются между собой по форме и степени выпуклости микрослоев и их внутреннему строению, а столбчатые разновидности еще и по характеру ветвления столбиков, строению их бокового ограничения и форме столбиков.

На перечисленных признаках основаны все имеющиеся в настоящее время формальные классификации строматолитов. Наиболее распространенной и используемой в работе является классификация, в которой группа (формальный род) определяется по морфологии, а форма (формальный вид) — по микроструктуре (Семихатов, 1962; Комар, 1964, 1966 и др.).

Сложная природа строматолитов вызывала у определенной группы исследователей скептическое отношение к возможности существования зависимости между морфологией и микроструктурой строматолитов и составом водорослей-строматолитообразователей (Logan et al., 1964 и др.). Соответственно высказывались сомнения в возможности эволюции строматолитов во времени и их использования в биостратиграфических целях. Однако в последнее время, на примере кремнистых строматолитов формации Ганфлинт, появились прямые данные о наличии определенной связи между морфологией и микроструктурой строматолитов и составом микробиоты, их сформировавшей (Awramik, 1976; Awramik, Semikhatov, 1979). Хотя эти данные нельзя пока рассматривать как всеобъемлющие, они подкрепляют результаты эмпирического изучения докембрийских строматолитов, указывающих на смену форм строматолитов во времени и возможность выделения по ним нескольких докембрийских подразделений (Келлер и др., 1960; Крылов, Комар, 1965 и др.).

Одним из таких подразделений, характеризующихся определенным набором форм строматолитов, является венд. Собственно в стратотипе венда строматолиты отсутствуют, но зато они пользуются очень широким развитием в юдомских отложениях Сибирской платформы, которые в настоящей работе рассматриваются в качестве сибирского аналога венда.

Юдомский комплекс строматолитов сравнительно богат, имеет довольно своеобразный состав и достаточно резко отличается от комплексов строматолитов нижележащих рифейских и перекрывающих кембрийских отложений (Журавлева, Комар, 1962 и др.; Семихатов и др., 1970; Шенфильд, 1975 а,б, и др.). Первые представления о специфике этого комплекса складывались благодаря работам И.К. Королюк и Вл.А. Комара (Королюк, 1960 а,б; Комар, 1966 и др.). Позднее они были дополнены и развиты в монографии по юдомскому комплексу стратотипической местности (Семихатов и др., 1970) и в серии работ, в которых в той или иной мере были описаны строматолиты этого возраста на Алданском щите (Крылов и др., 1969), в Патомском нагорье и Прибайкалье (Королюк, Сидоров, 1969, 1971; Дольник, 1978; Дольник, Воронцова, 1974; Шенфильд, 1968; Хоментовский и др., 1972), на Колымском массиве (Ко-



мар, Фурдуй, 1969), в Каратау (Крылов, 1967). Имеются также описания строматолитов из ряда вендских разрезов (или возможных аналогов венда) Шпицбергена (Раабен, Забродин, 1972), Северной Америки (Cloud, Semikhatov, 1969) и Австралии (Preiss, 1973).

К сожалению, не все формы строматолитов из различных местонахождений апробированы на Всесоюзных коллоквиумах по строматолитам. В связи с этим в прилагаемой схеме (рис. 22, см. вкл.) дается градация по степени достоверности фактического материала (см. объяснение к рис. 22).

В настоящее время известно около 30 форм вендских строматолитов из 12 групп. Наиболее распространенными являются *Voxonia grumulosa* Kom., *V. allahjunica* Kom. et Semikh., *Paniscollenia emergens* Kom. и *Colleniella singularis* Kom. (см. рис. 22). Преимущественным развитием названные формы пользуются в северных и восточных районах Сибирской платформы.

*Voxonia grumulosa* Kom. известна в низах хараютехской свиты Хараулаха и в низах хатыспытской свиты Оленекского поднятия (Комар, 1966 и др.). Строматолиты с аналогичной структурой описаны в литературе из юдомской серии Учуро-Майского района и старореченской свиты Анабарского массива, но по морфологии они не соответствуют первоначальному диагнозу группы *Voxonia Koroljuk* (Королюк, 1960а; Комар, 1966; Семихатов и др., 1970; Крылов, 1975; Решения..., 1972). Нет данных и по морфологии *Voxonia grumulosa* Kom., описанной из лапичской свиты Восточно-Европейской платформы (Журавлева, Чумаков, 1968; Бессонова, Чумаков, 1969), и потому групповую принадлежность нельзя считать установленной. На Шпицбергене *Voxonia grumulosa* Kom. развита в свитах Бакаберг и Эльбобреен (Раабен, Забродин, 1972; Келлер и др., 1974). Относительно соответствия (венду) упомянутых свит Шпицбергена имеются разные точки зрения. От того, как окончательно будет решен вопрос: относятся ли свиты Бакаберг и Эльбобреен к венду (Хоментовский, 1976) или их следует относить к самим верхам довендских отложений (Келлер и др., 1974; Чумаков, 1978 и др.), зависит, является ли *V. grumulosa* только вендской формой или она может появляться с несколько более древнего уровня.

Существуют представления о приуроченности *V. grumulosa* Kom. только к нижней части юдомия Сибири (Семихатов и др., 1970). Современные данные в общем подтверждают это положение с одной лишь поправкой, что строматолиты с такой микроструктурой не ограничиваются только нижней свитой юдомской серии, а развиты и в низах ее верхней свиты (Шенфильд и др., 1975 и др.).

*Voxonia allahjunica* Kom. et Semikh. распространена в верхней свите юдомской серии Учуро-Майского района, в порохтахской свите западного склона Алданского щита, в аянканской свите Прибайкалья, в нохтвйской свите Патомского нагорья (Семихатов и др., 1970; Решения..., 1972 и др.). Имеются указания и на ее наличие в иркутской свите Присяня (см. рис. 24). Рассмотренная форма появляется не ниже верхов нижней половины юдомия, но чаще приурочена к самым верхам юдомия.

*Paniscollenia emergens* Kom. пользуется широким развитием в старореченской свите Анабарского массива (Комар, 1966), в юдомской серии Учуро-Майского района (Семихатов и др., 1970). В литературе имеются данные о наличии этой формы в хараютехской свите Хараулаха, туркутской свите Оленекского поднятия и в коркодонской свите Приколымского массива (Комар, 1966; Комар, Фурдуй, 1969).

*Colleniella singularis* Kom. найдена в старореченской свите Анабарского массива, в юдомской серии Учуро-Майского района (Комар, 1966; Семихатов и др., 1970). Она описана также из коркодонской свиты Приколымского поднятия, иркутской свиты Иркутского Присяня, тинновской свиты Патомского нагорья и аянканской свиты Прибайкалья, причем в последнем случае правильность определения ее микроструктуры была подтверждена коллоквиумом, а морфологических реконструкций представлено не было (Комар, Фурдуй, 1969; Королюк, Сидоров, 1969; Решения..., 1972).



В четырех регионах (в Учуро-Майском районе в юдомской серии, на Хараулахе в хараутехской свите, в Северном Прибайкалье в миньской свите, в Прибайкалье в аянканской свите) описана *Jurusania judomica* Kom. et Semikh., но во всех случаях и даже в типовой форме из юдомской серии ее групповая принадлежность не была апробирована коллоквиумом (Решения..., 1972).

Ряд форм строматолитов известен не более чем из двух районов (*Voxonia gracilis* Korol., *V. knjasevi* Dol., *V. ingilica* Kom. et Semikh., *Gongylina nodulosa* Kom. et Semikh., *Jurusania sibirica* Jak., *J. tuructachica* Schef., *Collumnaefacta minuta* Dol., *C. vulgaris* Sid.), причем во всех случаях, кроме *Collumnaefacta minuta* Dol., формы из второго района не сравнивались на коллоквиумах с типовыми, а нередко не были рассмотрены и сами типовые формы (см. рис. 22).

Большое количество юдомских форм является эндемиками, известными только в одном регионе. К ним относятся *Dgerbia grumulosa* Dol., *Jurusania tumuldurica* Kryl., *J. aldanica* Schenf., *Aldania sibirica* Kryl., *Collumnaefacta usatica* Schenf., *Patomia aldanica* Kryl., *Gongylina urbanica* Kom. et Semikh., *Colleniella hemisphaerica* Korol., *Stratifera irregularia* Korol., *Conophyton gaubitza* Kryl., *C. circulum* Korol.

Особого внимания заслуживает рассмотрение строматолитов группы *Patomia* Krylov и *Linella* Krylov.

В первоначальные представления о приуроченности *Patomia* к венду или пограничным с ним верхам рифея (Крылов, 1967) появилась необходимость внести поправку. *Patomia ossica* Kryl. обнаружена Т.А. Дольник в тагульской свите карагасской серии, т.е. достаточно низких горизонтах верхнего рифея (Дольник, Воронцова, 1972; Решения..., 1975).

Представители группы *Linella* Krylov пользуются гораздо большим развитием в отложениях, подстилающих венд. Так, *Linella ukka* Kryl. описана впервые из довендских отложений укской свиты на Урале (Крылов, 1967). В Австралии она была обнаружена в известняках Этина серии Амберетана совместно с верхнерифейской *Inzeria tjomusi* Kryl. (Preiss, 1973, 1976 и др.) — также в довендских отложениях значительно ниже уровня развития эдиакарской фауны. *Linella* aff. *ukka* Kryl. описана из формации Джонни в Северной Америке совместно с *Voxonia* cf. *gracilis* Korol. (Cloud, Semikhatov, 1969). Большинство исследователей считает возможным относить формацию Джонни к венду (Хоментовский, 1976 и др.).

*Linella simica* Kryl. также впервые была описана из укской свиты (Крылов, 1967). Ее наличие в юдомской серии Алданского щита не подтвердилось, т.к. на коллоквиуме при наличии в ней сходной микроструктуры обнаружилось значительное морфологическое отличие, не позволившие определить ее принадлежность к группе *Linella* (Решения..., 1978). В литературе имеются сведения о наличии *Linella simica* Kryl. в вендских (юдомских) отложениях юга Сибири: в аянканской свите Прибайкалья, жербинской свите Патомского нагорья и в иркутской свите Иркутского Присяянья (Королюк, Сидоров, 1969; Дольник, Воронцова, 1974; Воронцова и др., 1975), но эти данные, кроме микроструктуры форм из первого местонахождения, на коллоквиумах рассмотрены не были (см. рис. 24).

*Linella avis* Kryl. была найдена в вендских отложениях чичканской свиты Каратау (Крылов, 1967), но позднее она была описана из довольно низких горизонтов верхнего рифея Австралии в формации Биттер-Спрингс, возраст которой датируется около 900 млн. лет (Glaessner et al., 1969).

Относительно *Linella zhuica* Schenf. высказывались сомнения в ее принадлежности группе *Linella* Krylov (Решения..., 1972, табл. I).

Выше уже отмечалась определенная специфика вендской ассоциации строматолитов и достаточно резкое отличие ее от строматолитовых ассоциаций подстилающих и перекрывающих отложений. Если некоторые, развитые в венде строматолиты, и появляются в рифее (см. выше), то практически все характерные верхнерифейские формы из групп *Inzeria*, *Minjaria*, *Gymnosolen* исчезают на его нижней границе. Полностью обновляется



состав форм в группах *Jurusania Krylov.*, *Voxonia Koroljuk*, *Paniscollenia Koroljuk*, *Colleniella Koroljuk*, появляются новые формы в группе *Collumnaefacta*.

На верхней границе венда все формы вендской ассоциации строматолитов (за исключением *Collumnaefacta elongata Koroi.*) исчезают, а в нижнекембрийских отложениях появляются новые группы строматолитов *Vetella*, *Charaulachia*, *Ilicta*, *Tunicata*, *Uricatella*, *Chaiella*, а также новые формы в группах *Voxonia*, *Parmites*, *Collumnaefacta*, *Colleniella*, *Paniscollenia*. Представители новых двух групп встречены в самых нижних слоях кембрия, остальные строматолиты появляются с уровня эльгянского или толбачанского горизонтов.

Таким образом, вендские отложения содержат вполне определенный набор строматолитов, но при тщательном анализе выясняется, что его следует определять не как какой-то характерный руководящий комплекс венда, а лишь как ассоциацию форм, встреченных в вендских отложениях. Действительно, часть этих форм появляется в более древних отложениях (группы *Patomia* и *Linella*) и они не могут служить для однозначного обоснования вендского возраста пород, в которых они обнаружены, точно также как не могут быть использованы для обоснования нижней границы вендомия или кудаша, так как встречаются совместно с верхнерифейскими строматолитами. О возможном диапазоне вертикального развития большого количества перечисленных выше эндемичных форм (см. рис. 22) ничего не известно. Только некоторые формы имеют межрегиональное распространение (развиты более чем в трех районах) и могут служить основой вендского комплекса строматолитов. К ним, в частности, относятся *Voxonia grumulosa*, *V. allahjunica*, *Paniscollenia emergens*, *Colleniella singularis*, *Jurusania (?) judomica*. В полном виде такой комплекс развит только в Учуро-Майском районе, причем наличие в нем здесь *Voxonia grumulosa* Ком. достаточно условно, так как групповая принадлежность этой формы не подтверждена коллоквиумом (рис. 22). С такой же оговоркой можно характеризовать и комплекс старореченской свиты Анабарского массива, в котором, кроме того, отсутствуют *Voxonia allahjunica* и *Jurusania (?) judomica*. Три формы из пяти названных, причем две из них приняты условно, имеются в Патомском нагорье. По две—три руководящие формы встречено в Оленекском подъятии, Хараулахе, в Прибайкалье (см. рис. 22).

В ряде районов известные находки одной из названных форм, в большинстве же случаев руководящие формы либо отсутствуют, либо пока не обнаружены (см. рис. 22). В какой-то мере этот недостаток компенсируется присутствием в некоторых разрезах форм, которые в других регионах встречены на вендском уровне. Например, *Jurusania tuructachica* на Алданском щите в порохтахской свите венда ассоциирует с *Voxonia allahjunica*, а на Непском своде она обнаружена в иктехской свите. Геологическая позиция и палеонтологические данные по другим группам подтверждают вендский возраст иктехской свиты. Однако без знания геологической обстановки заключение о ее вендском возрасте по находке одной *Jurusania tuructachica* было бы некорректным, так как на единичных данных нельзя установить истинного диапазона ее вертикального распространения. Этот тезис хорошо иллюстрируется историей развития взглядов на положение в разрезе *Patomia ossica* и *Linella avis*, которые были описаны из чичканской свиты венда Каратау (Крылов, 1967). Впоследствии, как уже отмечалось выше, обе они были обнаружены в рифейских отложениях (Дольник, Воронцова, 1972; Glaessner et al., 1969).

Более подробное деление венда по строматолитам осуществить сложно. Выше уже была отмечена приуроченность *Voxonia grumulosa* к нижней половине венда, но имеющих на сегодняшний день данных явно недостаточно, чтобы говорить о его обоснованном делении.

Все сказанное свидетельствует о том, что наряду с несомненным фактом наличия специфической ассоциации строматолитов, приуроченных к венду, практическое использование строматолитов для расчленения и корреляции вендских отложений сопряжено со значительными трудностями. Однако широкое развитие строматолитов в венде, специфика вендской строматолитовой ассоциации, наличие примеров, когда данные для



расчленения и корреляции докембрия по строматолитам являются основополагающими (например корреляция юдомской серии со старореченской, хараютехской и рядом других свит) позволяют с оптимизмом смотреть на возможности их дальнейшего использования в биостратиграфии докембрия. Многие современные трудности связаны со слабой изученностью строматолитов венда в нашей стране и особенно за рубежом. Для более четкого выяснения стратиграфического значения строматолитов необходимо этот пробел ликвидировать.

## ОПИСАНИЕ I

*Collumnaefacta usatica* Schenfil

Табл. LXXVI, фиг. 1–3; рис. 23

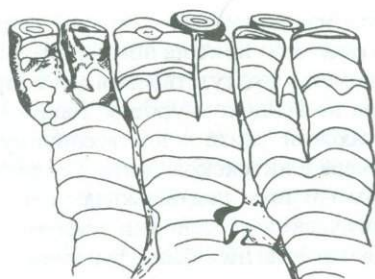
*Collumnaefacta usatica*: Хоментовский и др., 1972, с. 327, табл. XXXIV, рис. 71.

**Тип формы**, ИГиГ, № 310/13, Северо-Байкальское нагорье, р. Чая в 18 км выше устья р. Лимпей; усатовская свита.

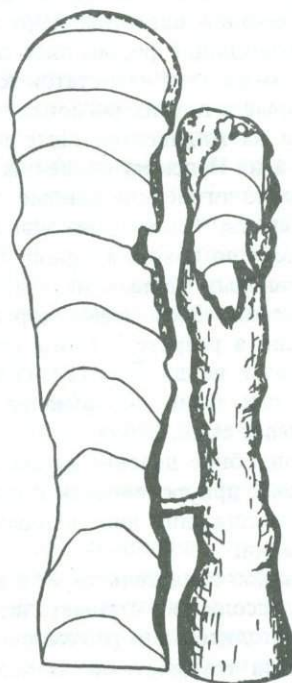
**Диагноз**. *Collumnaefacta* с плохо выраженным облеканием боковой поверхности столбиков.

**Описание**. Прямые вертикальные ровные столбики, иногда слабо расширяющиеся кверху. Поперечные сечения округлые или овальные. Высота столбиков 5–15 см, толщина 1–3 см. Межстолбиковые промежутки очень узкие – 1–2 мм. Рост столбиков начинается с тонкого (1–2 мм) пластового строматолита, распадающегося вверх на столбики, которые в верхней части постройки, в свою очередь, делятся на два – три новых столбика без увеличения общей ширины постройки. Боковая поверхность столбиков ровная, гладкая, с редкими мелкими бугорками и единичными козырьками. Микрослои либо резко обрываются к межстолбиковому пространству, либо подгибаются книзу, слабо облекая предыдущие микрослои.

Слоистость четкая. Слои пологовыпуклые. Отношение высоты арок к ширине столбиков 0,2–0,4. Наслоение в основном унаследованное.



Р и с. 23. Форма столбиков *Collumnaefacta usatica* Schenf. усатовская свита, р. Чая, натур. вел.



Р и с. 24. Форма столбиков *Jursania aldanica* Schenf., юдомская свита, р. Алдан,  $\times \frac{2}{3}$

Светлые микрослои (0,2–0,4 мм) сложены мелкими (0,05–0,1 мм) светлыми округлыми зернами доломита.

Темные микрослои тоньше (0,05–0,1 мм). Они сложены более мелкими (0,01–0,03 мм) зернами доломита и темным пелитоморфным карбонатом, занимающим промежутки между зернами.

**С р а в н е н и е.** От *Columnaefacta elongata* Korol. отличается плохо выраженным облеканием микрослоев и характером микроструктуры.

**Р а с п р о с т р а н е н и е и в о з р а с т.** Северо-Байкальское нагорье, р. Чай, средняя часть усатовской свиты.

#### *Jurusania aldanica* Schenfil

Табл. LXXVI, фиг. 4–6; рис. 24

*Jurusania aldanica*: Хоментовский и др., 1972, с. 324, табл. XXXVII, рис. 72.

**Т и п ф о р м ы** — ИГиГ, № 310/9; р. Алдан; верхи юдомской свиты.

**Д и а г н о з.** *Jurusania* с облаковидной микроструктурой.

**О п и с а н и е.** Ровные субцилиндрические, иногда слабо бугристые столбики, расположенные в пласте вертикально или слабо наклонно. Высота столбиков 10–20 см, толщина 0,5–2,0 см. Поперечное сечение округлое или овальное. Деление на столбики частое в верхней части постройки. Обычно происходит простое распадение первоначального столбика на два-три новых столбика меньшего диаметра. Боковое ограничение столбиков четкое. Микрослои тупо обрываются к краям столбика, но иногда образуют небольшие козырьки. На отдельных участках вокруг столбиков образуется светлая оторочка.

Слоистость ясная. Слои довольно выдержанные пологовыпуклые, более крутые у краев столбика. Отношение высоты арки к ширине столбика 0,2–0,4. Наслоение в основном унаследованное.

Светло-серые микрослои (0,5–3,0 мм) сложены тонкими (0,003–0,01 мм) зернами карбоната. Участками они осветляются за счет слабой вторичной перекристаллизации. Размер зерен увеличивается при этом до 0,05 мм.

Темно-серые микрослои (0,3–1,0 мм) сложены еще более тонкими зернами карбоната. (0,001 мм и менее). Они либо образуют невыдержанные темные слои, четко отделяющиеся от светлых, либо собираются в облаковидные скопления (0,05–0,2 мм), и тогда форма слоя становится изменчивой.

**С р а в н е н и е.** От *Jurusania sibirica* (Jak) отличается характером микроструктуры при почти полном сходстве других признаков, а от *Jurusania cylindrica* Ktyl., кроме того, менее резким развитием козырьков и карнизов.

**Р а с п р о с т р а н е н и е и в о з р а с т.** Алданский щит, р. Алдан, верхи юдомской свиты.

#### *Jurusania tuructachica* Schenfil

Табл. LXXVII, фиг. 1, 2; рис. 25

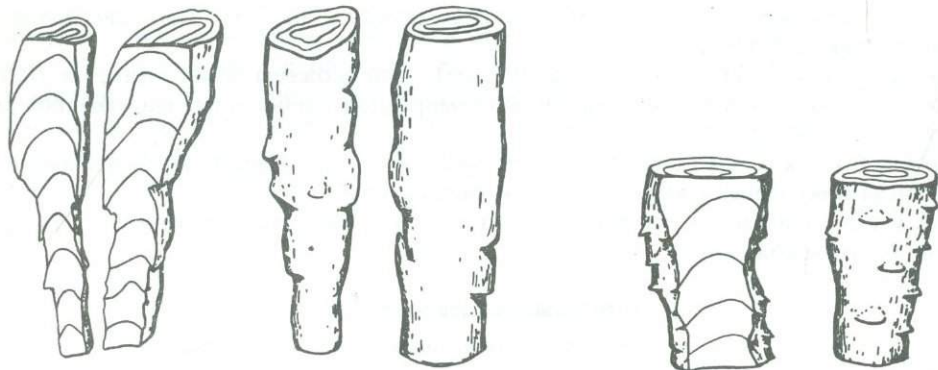
*Jurusania tuructachica*: Хоментовский и др., 1972, с. 325, табл. XXXVIII, рис. 72.

**Т и п ф о р м ы** — ИГиГ, № 310/10; р. Олекма, у устья руч. Туруктаах; порохтахская свита.

**Д и а г н о з.** *Jurusania* с частично слабым облеканием микрослоев и слоисто-сгустковой микроструктурой.

**О п и с а н и е.** Ровные субцилиндрические или слегка уплощенные вертикальные столбики толщиной 0,5–2,0 см и высотой 8–15 см. Поперечное сечение овальное со сложными извилистыми контурами. У основания столбики более тонкие (0,4–0,5 см), вверх они слабо расширяются. Деление на два столбика меньшего диаметра наблюдается чрезвычайно редко. Боковое ограничение столбиков четкое за счет существования оторочки светлого кальцита, обвслакивающего столбик. На отдельных участках





Р и с. 25. Форма столбиков *Jurusania tuructachica* Schenf., порохтакская свита, р. Олекма,  $\times \frac{2}{3}$

Р и с. 26. Форма столбиков *Jurusania sibirica* (Jak.), юдомская свита, р. Алдан,  $\times \frac{2}{3}$

микрослои облекают боковую поверхность столбика, но чаще они круто обрываются к межстолбиковому пространству или образуют нависающие козырьки. Слоистость четкая. Чередуются слои светло-серого и буровато-серого карбоната, несколько утолщенные в осевых частях столбиков. Форма слоев выпуклая. Отношение высоты арок к толщине столбиков 0,5–1,0.

Микроструктура сгустковая.

Светлые микрослои (0,2–1,5 мм) состоят из мелких (0,01–0,05 мм) зерен светло-го карбоната. Иногда отмечается слабое уменьшение размеров зерен снизу вверх по слою.

Темные микрослои (0,08–0,3 мм) сложены тонкими (0,005 мм и менее) зернами пелитоморфного карбоната, собранного либо в выдержанные пластинчатые слои более тонкие к краям столбика, либо в прерывистые слои и округлые сгустки (0,02–0,1 мм редко до 0,2 мм).

С р а в н е н и е. От *Jurusania sibirica* отличается характером микроструктуры, а от близкой по структуре *Jurusania aldanica* частичным облеканием и большей выпуклостью микрослоев.

Р а с п р о с т р а н е н и е и в о з р а с т. Алданский щит, р. Олекма, порохтакская свита: Непский свод, иктехская свита, венд.

### *Jurusania sibirica* (Jak.)

Табл. LXXVII, фиг. 3, 4; рис. 26

*Gymnosolen sibiricus*: Яковлев, 1934, с. 589–591.

*Jurusania*: Шенфиль, 1965, с. 39.

*Jurusania sibirica* (Jak.) Семихатов и др., 1967, с. 1119–1122.

Г о л о т и п у т е р я н, т о п о т и п — ГИН, № 3590/3; р. Алдан, пос. Угино, верхняя подсвита юдомской свиты.

Д и а г н о з. *Jurusania* с редкими козырьками и тонкими выдержанными слоями темного пелитоморфного карбоната, разделенными более широкими тонкозернистыми светлыми микрослоями.

О п и с а н и е. Ровные субцилиндрические столбики, расположенные в пласте вертикально, иногда со слабым наклоном. Толщина столбиков 0,5–2,5 см, высота 10–20 см. Поперечное сечение овальное часто с осложняющими выступами. Деление на столбики редкое, простое с распадением на два столбика меньшего диаметра. Боковое ограничение столбиков довольно четкое. Слои резко обрываются к межстолбиковому пространству или образуют козырьки. На отдельных участках темные микрослои не

доходят до края столбика, заканчиваясь в 1–1,5 мм от него. В связи с этим у столбиков образуется тонкая оболочка светлого тонкозернистого карбоната, и они на этих участках становятся гладкими.

Слоистость хорошо выраженная. Слои слабо выпуклые, иногда почти плоские с подворотами у края столбика. Наслоение унаследованное. Отношение высоты арки к ширине столбика 0,2–0,3.

Светлые микрослои (0,2–1,0 мм) сложены мелкими (0,02–0,05 мм) округлыми зернами светлого карбоната.

Темные микрослои (0,05–0,3 мм) образованы темным пелитоморфным карбонатом, равномерно рассеянным среди тонких (0,005–0,01 мм) округлых зерен светлого карбоната. Более толстые из этих слоев обычно светлее тонких, они иногда распадаются по простиранию на несколько более тонких микрослоев.

**С р а в н е н и е.** От *Jurusania cylindrica* Kryl. отличается более гладкими стенками столбиков, менее резко выраженной оторочкой и характером микроструктуры.

**Р а с п р о с т р а н е н и е и в о з р а с т.** Алданский щит, р. Алдан, верхи юдомской свиты; Прибайкалье, аянканская свита.

## ОПИСАНИЕ II

### *Dgerbia grumulosa* Dol.

Табл. LXXVIII, фиг. 1, 2; табл. LXXXI, фиг. 1

*Dgerbia grumulosa*: Дольник, Воронцова, 1974, с. 71–72, табл. VIII.

**Т и п ф о р м ы** — ИГУ, № 572/10; Патомское нагорье, р. Жуя; жербинская свита.

**Д и а г н о з.** *Dgerbia* с мелкосгустковой структурой.

**О п и с а н и е.** Столбики мелкие, "лохматые", достигающие 1–7 см высоты и 0,2–4 см в диаметре. Имеются мелкие пережимы и утолщения.

Ветвление не всегда четкое, обычно путем распада на два, иногда на три коротких пальцеобразных столбика. Нередко столбики в верхней части срastаются.

Боковая поверхность столбиков очень неровная с мелкими выступами и впадинами. Стенка отсутствует.

Форма арок пологовыпуклая. Арки часто выражены не четко. Наслоение не унаследованное.

Слоистость нечеткая, устанавливается не в каждом столбике. Она обусловлена чередованием очень неровных изъеденных темных слоев шириной 0,1–0,2 мм и разделяющих их более светлых слоев, примерно такой же ширины. Те и другие слои нередко прерываются и имеют вид линз или неправильных гнезд. В тех столбиках, где слоистость не выражена, весь столбик образован темной ячеистой тканью. Ячей сложены светлым карбонатом. Размер их 0,05–0,1 мм. Мелкие ячей имеют обычно овальную форму и ориентированы по наслоению. Крупные ячей характеризуются неправильной формой и иногда располагаются поперек наслоения. Вполне вероятно, что конфигурация и ориентировка секущих более крупных ячеек связаны с вторичными преобразованиями.

**Структура слоев.** Темные слои сложены пелитоморфным карбонатом и имеют неясносгустковую структуру. Размер отдельных сгустков около 0,01–0,03 мм. Светлые слои сложены тонкозернистым карбонатом (0,01 – > 0,01 мм).

**С р а в н е н и е.** *Dgerbia grumulosa* по микроструктуре близка к *Boxonia grumulosa* Kom., чем и обусловлено общее видовое название рассматриваемых форм. Вместе с тем, эти формы резко различаются по морфологии столбиков, характеру боковой поверхности и отсутствию стенки у *Dgerbia grumulosa*.

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижняя часть жербинской свиты, юдомский комплекс, рр. Жуя, Бол. Патом, Лена, Ченча.

**М а т е р и а л.** 12 образцов из шести обнажений.



*Collumnaefacta minuta* Dol.

Табл. LXXIX, фиг. 1, табл. LXXXI, фиг. 2

*Collumnaefacta minuta*: Дольник, Воронцова, 1974, с. 72, табл. X.

**Т и п ф о р м ы** — ИГУ, № 48; Прибайкалье, руч. Сохатиный (приток р. Лены); усольская свита.

**Д и а г н о з.** Мелкие *Collumnaefacta* с тонкой простейшей слоистостью с многочисленными соединительными слоями-мостиками.

**О п и с а н и е.** Столбики мелкие сближенные субвертикальные. Диаметр их 0,7–1,5 см, высота 2–3 см.

Ветвление в типовом образце не наблюдалось, в других отмечается ветвление на два субпараллельных столбика.

Боковая поверхность довольно ровная, нарушается переходными слоями, нередко соединяющими соседние столбики. На многих участках столбиков наблюдается стенка.

Форма арок пологовыпуклая. Наслоение в общих чертах унаследованное.

Слоистость четкая, обусловлена чередованием тонких (0,02–0,05 мм) темных слоев и более широких (0,2–0,5 мм) светлых слоев.

Структура слоев. Темные и светлые слои имеют однороднозернистое строение. Темные сложены пелитоморфным карбонатом, светлые — тонкозернистым карбонатом, среди которого наблюдаются отдельные зерна мелкой размерности.

**С р а в н е н и е.** От типичной формы группы (*Collumnaefacta elongata* Korol.), а также от других форм отличается меньшими размерами и более тонкой слоистостью.

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижняя часть нижнего кембрия, юдомский комплекс. Усольская свита Прибайкалья (р. Лена — руч. Сохатиный), аяканская свита Прибайкалья (р. Хидуса), нижняя подсвита усатовской свиты Северо-Байкальского нагорья (р. Чая).

*Voxonia knjasevi* Dol.

Табл. LXXX, фиг. 1; табл. LXXXI, фиг. 2

*Voxonia knjasevi*: Дольник, Воронцова, 1974, с. 74, табл. XII.

**Т и п ф о р м ы** — ИГУ, № 583/159, нижняя подсвита нохтуйской свиты, р. Лена возле пос. Нохтуйска.

**Д и а г н о з.** *Voxonia* с четкой слоистостью и многослойной стенкой, образованной преимущественно светлыми слоями.

**О п и с а н и е.** Столбики мелкие, субцилиндрические, иногда слабо бугристые. Некоторые из них имеют общее основание, от которого отходят три–четыре столбика. Диаметр столбиков 1,5–4 см, высота более 7 см.

Ветвление на два столбика близких по диаметру.

Боковая поверхность ровная. Светлые слои облекают боковую поверхность и образуют многослойную стенку.

Форма арок в основном пологовыпуклая, реже средневыпуклая. Наслоение в целом унаследованное.

Слоистость четкая, характеризуется чередованием светлых и темных слоев. Наиболее выдержаны светлые слои (0,1–1,0 мм), которые прослеживаются обычно через весь столбик и образуют стенку. Темные слои (0,1–1,5 мм) выглядят как прерывистые линзы и ленты. Границы между темными и светлыми слоями неровные.

Структура слоев. Темные слои сложены пелитоморфным и тонкозернистым карбонатом и имеют неправильную пятнистую текстуру. На фоне тонкозернистого темного карбоната расположены гнезда более светлого, вероятно вторичного, карбоната. Преобладающий размер таких гнезд 0,2–0,5 мм, ориентированы они в основном параллельно наслоению. Светлые слои сложены тонкозернистым карбонатом и имеют более однородную текстуру, чем темные слои.

**С р а в н е н и е.** *Voxonia knjasevi* отличается от *Voxonia gracilis* Korol. и *V. lissa* Kom.

отсутствием шестоватой микроструктуры, а также тем, что стенка образована преимущественно светлыми слоями. От *Voхonia grumulosa* Kom. рассматриваемая форма отличается более четкой слоистостью и отсутствием сгустковой структуры слоев.

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е.** Юдомский комплекс, нижняя подсвита нохтуйской свиты Патомского нагорья (р. Лена), нижняя подсвита усатовской свиты Северо-Байкальского нагорья (р. Чая).

**М а т е р и а л.** 14 образцов из двух обнажений.

### *Voхonia zharcovi* (Korol.) Dol., forma nov.

Табл. LXXIX, фиг. 2; табл. LXXX, фиг. 2; табл. LXXXI, фиг. 4

**Т и п ф о р м ы** — ИГК, № 339/31; Патомское нагорье, р. Чая, ниже руч. Березового; нижняя подсвита нохтуйской свиты.

**Д и а г н о з.** *Voхonia* с мелкосгустковой структурой.

**О п и с а н и е.** Столбики высотой 10—15 см, диаметром 3—5 см, субцилиндрические, иногда с небольшими неровностями. Несколько столбиков нередко имеют общее основание.

Ветвление на два—три столбика близких по диаметру, иногда имеются короткие пальцеобразные дочерние столбики.

Боковая поверхность ровная, на многих участках наблюдается стенка, в то же время имеются участки, лишенные стенки. Иногда край столбика изменен и перекристаллизован.

Форма арок в основном средне-, реже крутотупоугольная.

Слоистость довольно четкая, характеризуется чередованием тонких темных слоев и более широких, несколько более светлых. Ширина темных слоев довольно выдержана, колеблется в незначительных пределах 0,05—0,25 мм. Ширина более светлых слоев не выдержана (0,5—2,0 мм) и колеблется как в пределах одного слоя, так и от слоя к слою. Переход между темными и светлыми слоями постепенный. В некоторых столбиках слоистость весьма нечеткая, темные слои не выдержаны и обособляются в виде неправильных линз и участков.

Структура слоев. Как темные, так и более светлые слои сложены мелкими (0,01—0,03, иногда до 0,05 мм) сгустками темного тонкозернистого карбоната. Отличие темных и светлых слоев заключается в том, что в темных сгустки менее четко выражены, сближены, иногда ориентированы по слоистости и вытянуты в одну цепочку. В светлых слоях сгустки более обособлены, разделены светлым мелкозернистым карбонатом и обычно расположены беспорядочно, не ориентированы. Внутри некоторых сгустков отмечается осветленное ядро.

**С р а в н е н и е.** *V. zharcovi* по мелкосгустковой микроструктуре наиболее близка *V. grumulosa* Kom. и *V. gracilis* Korol. Отличается от *V. gracilis* отсутствием светлых инкрустационных слоев, а от *V. grumulosa* Kom. значительно меньшими размерами сгустков (почти в два раза).

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е.** Юдомский комплекс, нижняя подсвита нохтуйской свиты (р. Чая).

**М а т е р и а л.** 5 образцов из двух обнажений.

## ОПИСАНИЕ III

ГРУППА ALDANIA KRYLOV, 1969

**Д и а г н о з.** "Поперечно-ребристые субцилиндрические столбики, расположенные вертикально или наклонно в пласте. Рост начинается с общей пластовой корки-подушки, от которой вверх и в стороны отделяется большое количество узких тесно сближенных столбиков с частой и многократной ветвистостью в нижней части построек. В краевой части столбика слои утончаются, подгибаются книзу и оканчиваются на разном расстоянии от краев, образуя мелкие поперечные валики, но без крупных карнизов или козырьков" (Крылов, 1969, с. 200).



*Aldania sibirica* (Jakovlev) Krylov, 1969

Табл. LXXXIV, фиг. 1, 2; рис. 27, 28

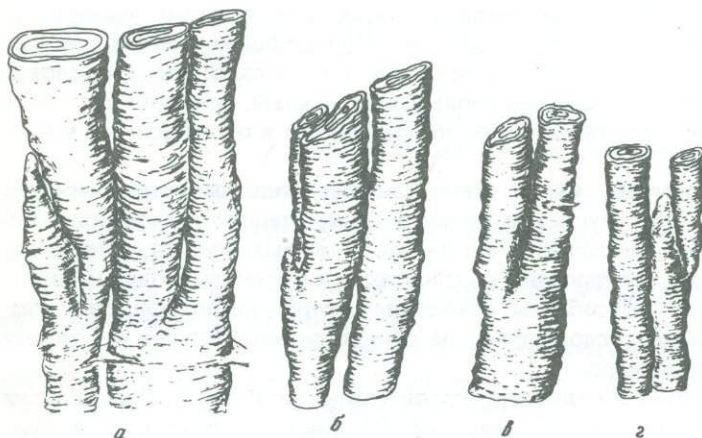
*Gymnosolen sibiricus*: Яковлев, 1934, с. 589–590.

*Aldania sibirica*: Крылов, 1969, с. 202–203, рис. 50–51, табл. XXXVII, фиг. 3–5.

Г о л о т и п — ГИН, экз. № 3599/7, обр. К-265; левый берег р. Алдан в 1,5 км ниже Васькиной Протоки; верхние горизонты юдомской свиты.

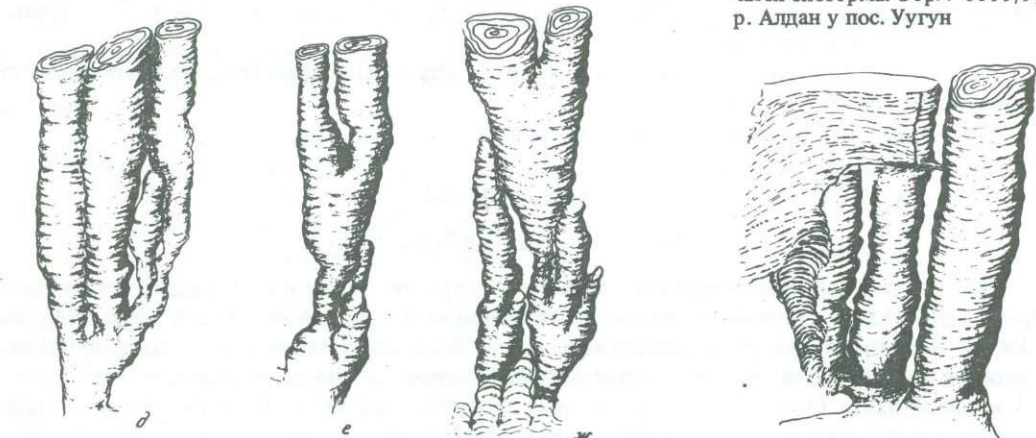
К р а т к о е о п и с а н и е. Субцилиндрические столбики, прямые или изогнутые, расположенные вертикально или наклонно в центральной части караваеподобных или субсферических биогермов длиной до 3–7 м и высотой до 2–3 м. Толщина столбиков 1–2 реже до 3 см, высота до 1 м. Поперечное сечение округлое или овальное. Столбики, начиная рост от общей волнисто-слоистой "подушки" в основании биогерма, разветвляются на три, четыре и более новых столбиков, которые в верхней части биогерма расположены субпараллельно и ветвятся редко на два новых. Боковая поверхность с мелкими поперечными валиками без значительных карнизов или козырьков. Встречаются соединительные мостики. Ориентировка столбиков в биогерме веерообразная, слоистость отчетливая, арки в целом куполовидные, в широких столбиках уплощенные и коробчатые. Чередуются прослой более плотного тонкозернистого и более крупнозернистого известняка. Слоистость подчеркивается неравномерным распределением окислов железа и глинистыми примазками.

Столбики в биогерме расположены тесно; в основании, кровле и краевых частях биогерма имеются пластовые постройки с той же структурой слоев, что и у столбиков.



Р и с. 27. Форма столбиков *Aldania sibirica* (Jak.) Kryl.

*a* — обр. 3599/6; *д-ж* — обр. 3599/7, р. Алдан в районе Васькиной Протоки; *б-г* — обр. 3599/8, р. Алдан у пос. Уугун



Р и с. 28. Переход столбиков *Aldania sibirica* в пластовые строматолиты в краевой части биогерма. Обр. . 3599/9, р. Алдан у пос. Уугун

**З а м е ч а н и е.** Эта форма была описана Н.Н. Яковлевым как *Gymnosolen sibiricus*; М.Е. Раабен и Вл. Комар (Розанов, 1966, с. 15) относили ее к *Jurusania*, а И.Н. Крылов (1969) выделил в самостоятельную группу.

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е.** Верхняя часть юдомской свиты, венд(?) Сибирской платформы в бассейне р. Алдан.

#### ГРУППА *PATOMIA* KRYLOV, 1967

**Д и а г н о з.** "Субцилиндрические столбики с мелкобугристой поверхностью, расположенные вертикально или слабо наклонно в пласте. Ветвистость сложная. От главного столбика в стороны и вверх отходит большое количество ответвлений, большая часть которых имеет вид мелких остроконечных пальчатых отростков. Слои обычно плотно, без козырьков и карнизов облекают боковую поверхность столбиков, но в краевых частях биогерма, в его основании и кровле появляются общие соединительные слои-мостики" (Крылов, 1967, с. 47).

#### *Patomia ossica* Krylov, 1967

Табл. LXXXIII, фиг. 2–5, рис. 29

*Patomia ossica*: Крылов, 1967, с. 48–52, рис. 26, 27, табл. VIII.

**Г о л о т и п** — ГИН, экз. № 3570/9; левый берег р. Лены против устья Большого Патома; переходная толща в основании жербинской свиты.

**К р а т к о е о п и с а н и е.** Тонкие субцилиндрические столбики с мелкобугорчатой поверхностью шириной до 2–3 см (обычно 1–1,5 см), высота до 20–30 см. Ориентировка столбиков обычно вертикальная, в краевых частях биогермов столбики наклонены в сторону их краев. Поперечное сечение округлое, овальное или неправильное, с округлыми углами. От главного столбика в стороны и вверх отходит множество мелких пальчатых отростков. Боковая поверхность столбиков обычно гладкая, с облеканьем. Имеются отдельные козырьки. В кровле и краевых частях биогермов имеются слои-мостики. Арки в целом куполовидные с большой изменчивостью выпуклости, иногда мелковолнистые, гофрированные. Микроструктура сгустковая; в образцах из Малого Каратау и с Тянь-Шаня слои окремнены.

**З а м е ч а н и е.** В настоящей работе приводятся изображения только строматолитов из Средней Азии. Верхнерифейские патомии с р. Лены здесь не даются.

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е.** Переходная пачка в основании жербинской свиты Патомского нагорья и чичканский горизонт Тянь-Шаня и Каратау.

#### *Patomia aldanica* Krylov, 1969

Табл. LXXXIV, фиг. 3, 4; рис. 30

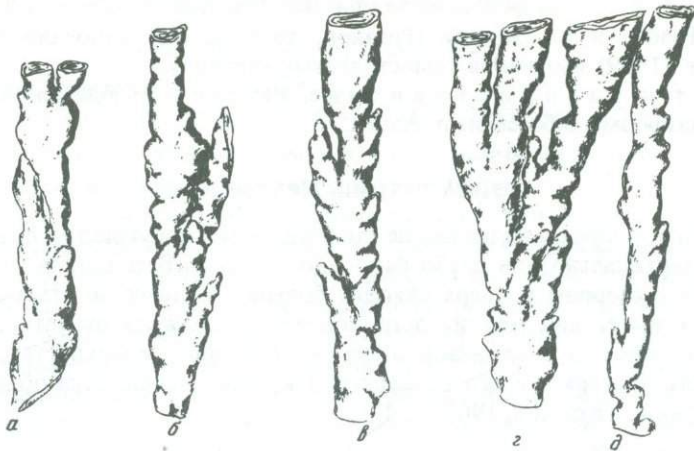
*Patomia aldanica*: 1969, с. 198–200, рис. 49, табл. XXXVII, фиг. 1, 2; табл. XXXVIII, фиг. 1.

**Г о л о т и п** — ГИН, экз. № 3599/5 обр. К–266; левый берег р. Алдан в 1,5 км ниже Васькиной Протоки; верхние горизонты юдомской свиты.

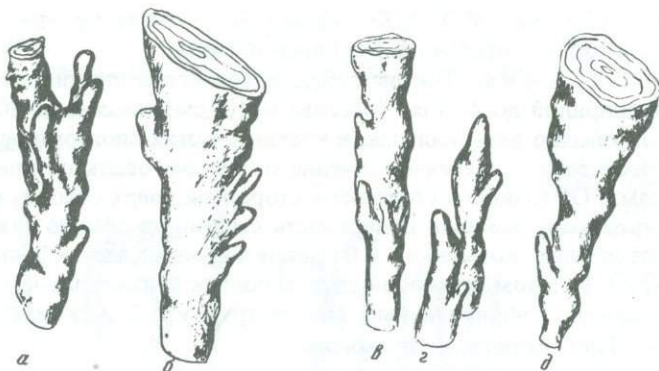
**К р а т к о е о п и с а н и е.** Субцилиндрические столбики с бугристой поверхностью шириной от 0,7–0,8 см до 2–3 см и высотой до 20 см. Поперечное сечение округлое, овальное или сложных "лапчатых" очертаний. Столбики имеют множество мелких пальчатых ответвлений. Боковая поверхность с плотным, иногда многократным облеканьем, но могут быть отдельные козырьки и мостики. Слоистость нечеткая, обусловленная чередованием лепечек сгустков и пятен. Строение биогермов наблюдать не удалось. Возможно, что они входят в единые биогермы с *Jurusania tumuldurica*, встреченными в том же обнажении.

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е.** Верхние горизонты юдомской свиты в бассейне р. Алдан.





Р и с. 29. Форма столбиков *Patomia ossica* Kryl.  
 а — обр. 3599/17; Тянь-Шань; б—д — обр. 3599/16, хр. М. Каратау



Р и с. 30. Форма столбиков *Patomia aldanica* Kryl.  
 а—д — 3599/5, р. Алдан в районе Васькиной Протоки

#### ГРУППА LINELLA KRYLOV, 1967

**Д и а г н о з.** "Узловатые, бугристые, субцилиндрические или клубнеподобные столбики непостоянного диаметра, с пережимами и утолщениями, ветвистость сложная. От основного столбика вверх и вбок отходят тонкие ответвления, большая часть которых имеет вид остроконечных тонких бугорков, но часть их выше расширяется и разрастается в новый столбик. Слои в краевой части столбиков местами упираются во вмещающую породу, иногда образуя небольшие козырьки, а местами многократно и очень глубоко облекают боковую поверхность столбиков" (Крылов, 1967, с. 37).

#### *Linella avis* Krylov, 1967

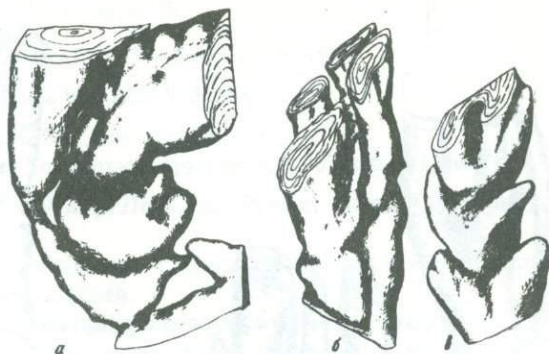
Табл. LXXXIII, фиг. 1; рис. 31

*Linella avis*: Крылов, 1967, с. 43–47, рис. 22–25, табл. VIII, фиг. 1.

**Г о л о т и п** — ГИН, экз. № 570/6, М. Каратау; малокоройская (чичканская) свита.  
**К р а т к о е о п и с а н и е.** Узловатые и бугристые столбики непостоянного (от 1–2 до 7–8 см) диаметра с пережимами и утолщениями. Высота достигает 40 см. Ветвление довольно редкое, чаще наблюдаются остроконечные отростки разного размера. Слои

Р и с. 31. Форма столбиков  
*Linella avis* Kryl.

а — обр. 3599/11, б, в —  
3599/14, Тянь-Шань, хр.  
Ичкеле-Тау



плотно облекают боковую поверхность столбиков. Столбики слагают биогермы или биостромы высотой до 1–1,5 м. В биостромах они ориентированы в общем вертикально, в биогермах — веерообразно. Столбики сложены темным кремнем с нечеткой слоистостью, проявляющейся в виде чередования цепочек линзовидных комков и пятен. Форма арок различна и непостоянна, от уплощенных до сильно выпуклых куполовидных и конических.

В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е. Чичканский горизонт Тянь-Шаня и Каратау.

#### ГРУППА JURUSANIA KRYLOV, 1963

Д и а г н о з. "Ровные субцилиндрические столбики с округлым или овальным поперечным сечением. Ветвление редкое, на два новых столбика несколько более тонких, чем первоначальные. Слои обычно утыкаются в край столбика под разными углами, но иногда подгибаются книзу и/или облекают боковую поверхность столбика, или свисают с его краев, образуя длинные опущенные книзу козырьки. Обычно столбик окружен своеобразной пленочкой, сложенной светлым тонкозернистым доломитизированным известняком" (Крылов, 1963, с. 81).

#### *Jurusania tumuldurica* Krylov, 1969

Табл. LXXXV, фиг. 1–3. Рис. 32, 33

*Jurusania tumuldurica*: Крылов, 1969, с. 195–198, рис. 47–48, табл. 38, фиг. 2–4.

Г о л о т и п — ГИН, экз. № 3599/1, обр. К-268; левый берег р. Алдан в 1,5 км ниже Васькиной Протоки; верхние горизонты юдомской свиты.

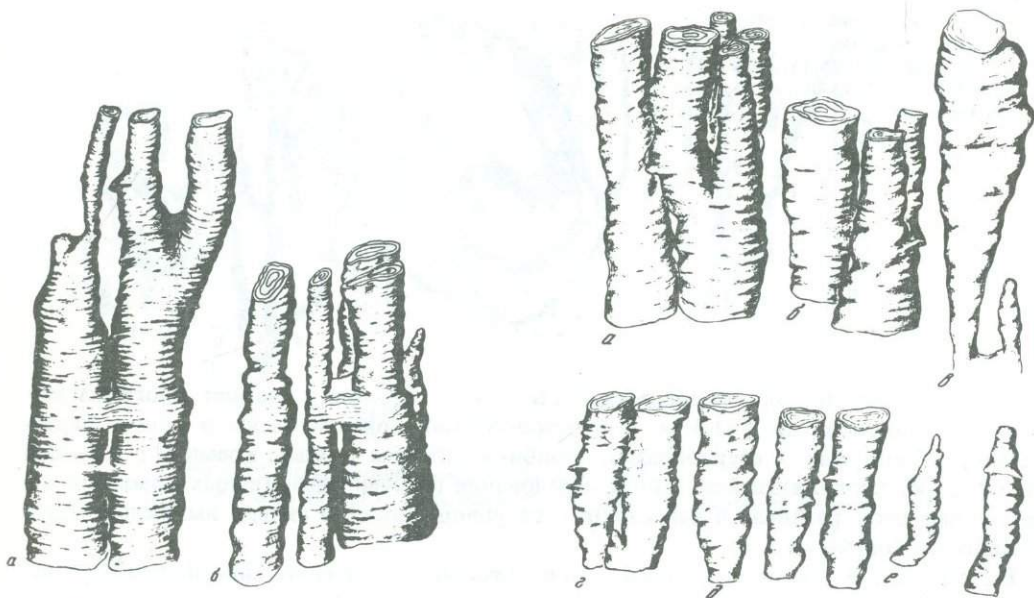
К р а т к о е о п и с а н и е. Субцилиндрические столбики с округлым или овальным сечением, расположенные вертикально в пласте. Толщина столбиков 3–7 см, высота более 40 см. Ветвистость редкая, на два новых столбика. Слои, слагающие столбик, оканчиваются на разном расстоянии от его краев, погружаясь в своеобразную оболочку, окружающую столбик. Внешняя поверхность оболочки неровная, мелкоребристая, с отдельными козырьками. Имеются переходные мостики. Слоистость нечеткая, арки в общем куполовидные до коробчатых и уплощенных. Структура комковатая.

В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е. Верхние горизонты юдомской свиты в бассейне р. Алдан.

#### ГРУППА CONOPHYTON MASLOV, 1937

В морфологический "род" *Conophyton* В.П. Маслов (1937а, с. 334) выделял строматолиты, образованные "высокими слоистыми вздутиями, округлыми в сечении, постепенно заостряющимися, торчащие вверх заостряющимися концами". Позже он подчеркнул как важный признак наличие в их центральной части своеобразной узловатой осевой зоны. Предлагались и иные, более подробные диагнозы, в частности, в работе Вл. А. Комара и др. (1965), где в диагнозе упоминается до 20 признаков, из кото-





Р и с. 32. Форма столбиков *Jurusania tumuldurica* Kryl.

а — обр. 3599/2, р. Алдан у о-ва Тумулдуур; б — обр. 3599/1, р. Алдан у Васькиной Протоки

Р и с. 33. Форма столбиков *Jurusania tumuldurica* Kryl.

а, в — р. Алдан в районе Васькиной Протоки; б — обр. 3599/3; г-ж — обр. 3599/4, р. Алдан у о-ва Тумулдуур

рых ни один не является обязательным, а многие противоречат реально наблюдаемым. Конечно, с таким диагнозом согласиться нельзя. Я понимаю *Conophyton* как строматолиты с коническими арками и осевой зоной, независимо от их принадлежности к столбчатым или пластовым постройкам. Обычно они представляют собой фрагменты более сложных построек, в частности, якутофитонов, но могут встречаться и в виде обособленных столбов.

### *Conophyton gaubitza* Krylov, 1967

Табл. LXXXII

*Conophyton gaubitza*: Крылов, 1967, с. 57–58, табл. VII.

Г о л о т и п — ГИН, экз. № 3570/11; Малый Каратау, р. Чабакты, уроч. Аю-Сакан; чичканский горизонт.

К р а т к о е о п и с а н и е. Субцилиндрические столбчатые постройки, лежащие в пласте почти горизонтально (до  $5-10^\circ$ ). Диаметр столбов от 5–6 до 20–25 см, высота (длина) до 1,5–2 м. Основания столбов наблюдать не удалось. Поперечное сечение округлое или овальное. Закрывающий их пласт похож на штабель лежащих бревен. Слоистость обычно видна плохо, особенно в краевой части столбиков, но коническая форма слоев и осевая зона видны отчетливо. Столбики сложены черным и серым кремнем. В. Шопф (Шопф и др., 1979) обнаружил в этих кремнях многочисленные микрофоссилии, нитчатые и сферические.

В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е. Чичканский горизонт Тянь-Шаня и Каратау.

## ОПИСАНИЕ IV

ГРУППА COLLUMNAEFACTA KOROLJUK, 1960

*Collumnaefacta vulgaris* Sidorov, 1969

Табл. LXXXVI, фиг. 1–3, рис. 34

*Collumnaefacta vulgaris*: Сидоров в кн.: Томмотский ярус, 1969, с. 207, табл. 41, фиг. 1–3.

**Г о л о т и п** — ИГиРГИ, экз. № 109/2, р. Лена, дер. Рысья; нижний кембрий, пестроцветная свита.

**Д и а г н о з.** *Collumnaefacta* с отдельными губчатыми слоями и изредка прихотливо зазубренными контурами отдельных слоев.

**О п и с а н и е.** Прямые почти субцилиндрические столбики с гладкой боковой поверхностью. Большинство столбиков по мере роста распадается на два–три более мелких. Общая ширина строматолита по мере расчленения столбика почти не изменяются. Столбики часто соединяются переходными слоями — мостиками. Высота столбиков до 10 см, ширина — 1–2 см. Наслоение унаследованное, арки преобладают простые, иногда осложнены мелкими изгибами. Выпуклость арок (т. е. отношения высоты арок к их диаметру) колеблется от 0,1 до 0,5, чаще 0,3. Боковые ограничения ровные. Тонкие, однослойные, прерывистые стенки образуются как темными, так и светлыми слоями. Стенкообразующие слои часто облекают целую пачку нижележащих прослоев.

Столбики четко слоистые. Чередуются слои трех типов: темные однородные очень тонкие, более толстые светлые и губчатые слои.

Темные слои имеют толщину 0,02–0,07 мм, сложены пелитоморфным или очень тонкозернистым карбонатом и чаще всего однородны по строению. Большинство из них имеет четкие ровные границы и выдержанную толщину. Реже среди них появляются слои со сложными зазубренными контурами.

Светлые слои толщиной 0,1–0,5 мм сложены в основном мелкозернистым карбонатом с величиной зерен 0,02–0,06 мм, среди которых встречаются сгустки и комки пелитоморфного карбоната расплывчатых очертаний.

Губчатые слои встречаются спорадически. В них среди мелкозернистой массы расположено большое количество светлых червеобразных и неправильных по форме пустот — каналов, выполненных более крупнокристаллическим карбонатом. При плохой сохранности губчатые слои превращаются в разнозернистые или неяснопятнистые слои. Толщина губчатых слоев до 1–2 мм.

Столбики имеют нечетко выраженное строение. Выделяются зоны толщиной в 7–15 мм тонкого переслаивания темных и светлых слоев и зоны с более сложным строением слоев, в которых развиты губчатые слои, а темные слои нередко имеют прихотливые зазубренные очертания. Зональность подчеркивается различной степенью ожелезнения.

**С р а в н е н и е.** Форма близка к *Collumnaefacta elongata* Korol., от которой отличается большей четкостью слоев, меньшей толщиной темных слоев, наличием губчатых прослоев, более сложным рисунком отдельных темных слоев, большим числом соединительных слоев-мостиков.

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижняя часть пестроцветной свиты нижнего кембрия, р. Лена и д. Рысья, и у с. Нохтуйск, где они слагают мелкие биогермы. Кроме того, встречены в отложениях усольской свиты в керне скважины Зимы, Кутулика и на р. Урик.

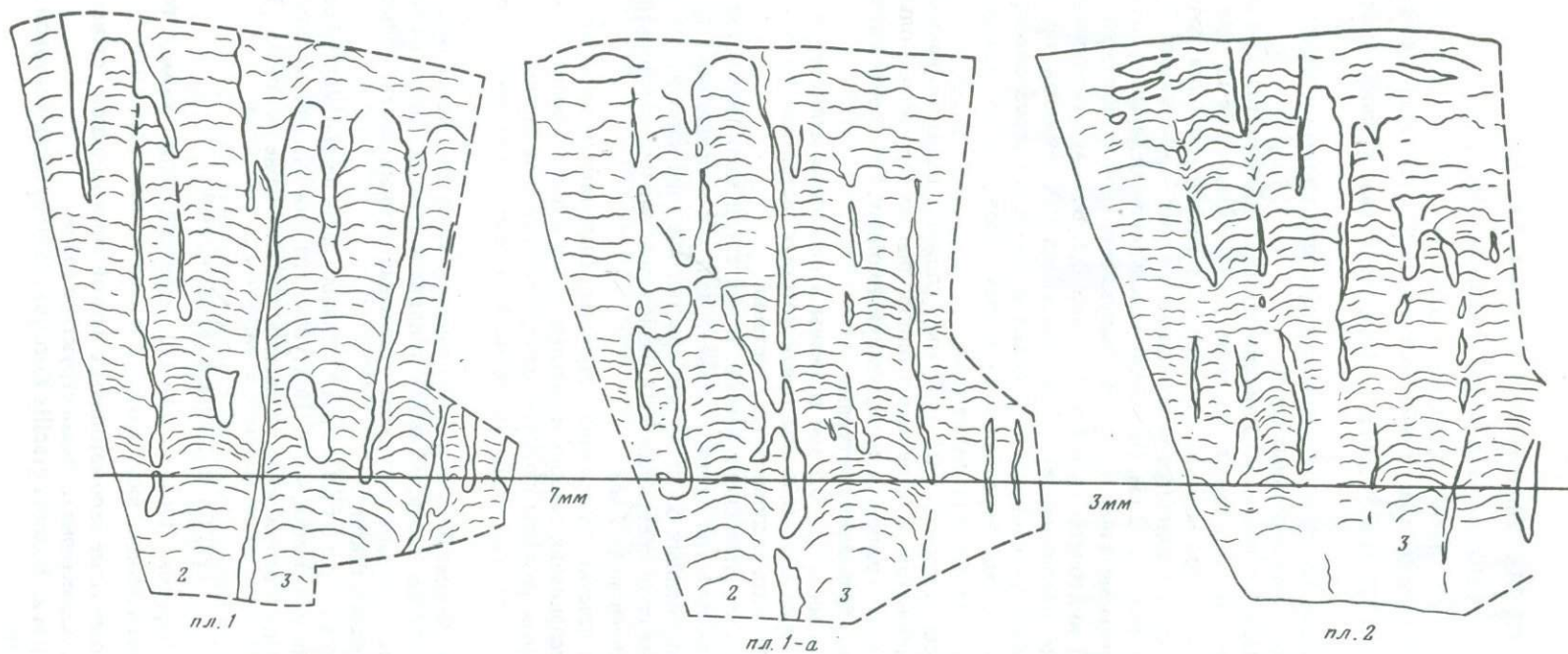
ГРУППА VOXONIA KOROLJUK, 1960

Группа *Voxonia*: Корольюк, 1960, с. 139–140, табл. XI, XII; Комар, 1964, с. 96; 1966, с. 79; Раабен, 1969, с. 84.

**Д и а г н о з.** Столбчатые строматолиты с четкой многослойной "стенкой". Ветвление без расширения. Характерна сложная структура слоев.

**Т и п о в а я ф о р м а.** *Voxonia gracilis* Koroljuk, 1960 из надбокситовой пачки боксонской свиты В. Саян.





Р и с. 34. *Collumnaefacta vulgaris* Sidorov,  $\times 0,8$ . Голотип. Колл. ИГиРГИ № 109/2, обр. 7564. Река Лена у дер. Рысья. Пестроцветная свита. Серия параллельных распилов через одну постройку. Общий вид и характер ветвления столбиков

С о с т а в г р у п п ы: *Boxonia gracilis* Koroljuk, *B. lissa* Kom., *B. grumulosa* Kom., *B. krasivica* Gov., *B. allahjunica* Kom. et Semikh, *B. divertata* Sid., *B. (?) bianca* Raab., *B. ingilica* Kom. et Semikh., *B. togoica* Gol., *B. knjasevi* Dol., *B. tolbatchania* Dol., *B. zhar-kovi* (Korol.) Dol.

С р а в н е н и е. Группа наиболее близка *Gymnosolen* Steinmann, от которой отличается простым ветвлением на параллельные столбики, отсутствием раздувов в месте ветвления, характерным набором микроструктур.

#### ГРУППА COLLENIELLA KOROLJUK, 1960

Группа *Colleniella*: Королюк; 1960, с. 125, табл. III, IV; Комар, 1966, с. 97; Шаповалова, 1974, с. 77; Крылов, 1975, с. 204.

Д и а г н о з. Изолированные желваковые строматолиты без "стенок". Микрослои протягиваются через всю постройку, наслоение волнистое. Распределения на отдельные столбики или не происходит вовсе, или наблюдается только в краевой части желвака.

Т и п о в а я ф о р м а. *Colleniella idensis* Koroljuk; ангарская свита нижнего кембрия; р. Ангара.

С о с т а в г р у п п ы: *Colleniella idensis* Korol., *C. bella* Korol., *C. calix* Korol., *C. singularis* Kom., *C. evoluta* Shap., *C. uzorica* Kryl., *C. scidulata* Gol.

С р а в н е н и е. Представители группы от прочих желваковых строматолитов отличаются отсутствием "стенок" и слабоволнистым наслоением.

В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е. Большинство форм группы встречаются в нижнекембрийских отложениях Восточной Сибири. Форма *Colleniella singularis* — в вендских отложениях Восточной Сибири, а *C. uzorica* описана из ордовикских слоев Восточной Сибири.

#### ГРУППА COLLUMNAEFACTA KOROLJUK, 1960

Группа *Collumnaefacta*: Королюк, 1960, стр. 137, табл. X, фиг. 1–3; Дольник, 1974, стр. 72; Крылов, 1975, с. 201.

Д и а г н о з. Столбчатые строматолиты с тонкими нечеткими "стенками", с выпуклым наслоением, с переходными слоями — "мостиками" от столбиков к столбикам. Типична зернистая, неяснокмковатая структура слоев.

Т и п о в а я ф о р м а — *Collumnaefacta elongata* Korol.

С о с т а в г р у п п ы: *Collumnaefacta elongata* Korol., *C. (Schancharia) schancharia*, Korol., *C. vulgaris* Sid., *C. minuta* Dol., *C. laudata* Sid., *C. shichanica* Sid., *C. devonica* Kryl., *C. ilica* Kryl., *C. erica*, Kryl.

С р а в н е н и е. От других групп отличается тонкой нечеткой стенкой.

В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е. Группа широко распространена. Встречена в отложениях венда, кембрия, ордовика, девона, карбона и перми в Вост. Сибири, на Урале, в Казахстане и в Белоруссии.

#### *Collumnaefacta elongata* Koroljuk, 1960

Табл. LXXXVII, фиг. 1–4

*Collumnaefacta elongata* Koroljuk, 1960, с. 137, табл. X, 1–3

Г о л о т и п — ИГиРГИ, экз. 102/32; Вост. Саяны, подбокситовая пачка боксонской свиты.

О п и с а н и е. Мелкие столбики диаметром 5–23 мм, высотой 40–150 мм, несколько неправильной формы, в результате поперечные сечения колеблются от округлых до грубо-треугольных и бисквитообразных. По мере роста столбики распадаются на 2–3 более мелких. Столбики образуются за счет налегания друг на друга пологовыпуклых микрослоев. Наслоение не строго унаследованное. Наружный контур подчеркнут опусканием вниз по столбику отдельных слоев, причем "стенкообразующими" бывают как темные, так и светлые микрослои. Выделяются три типа микрослоев: 1) светлые мелко-



зернистые; 2) серые тонкозернистые; 3) темно-серые мелкокомковатые. Границы слоев не четкие, что, возможно, определено перекристаллизацией.

**С р а в н е н и е.** От других форм группы отличается как внешней формой, формой арок, так и главным образом зернистой структурой микрослоев.

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е.** Широко распространены в над- и подбокситовой пачке боксонской свиты (Вост. Саяны), т.е. в вендских и раннекембрийских слоях; встречаются в усольской свите Присяня, в мотской свите Прибайкалья.

## Глава X МИКРОФИТОЛИТЫ

Венд в своем стратотипе (Соколов, 1952) и его аналоги в пределах Русской платформы и ее восточного обрамления микрофитолитами практически не охарактеризованы. Комплекс микрофитолитов, который мы считали вендским, был впервые описан из разрезов Патомского нагорья и западного склона Алданского щита (Рейтлингер, 1959) и выделен в качестве четвертого докембрийского комплекса З.А. Журавлевой (1964). В основу этого комплекса была принята ассоциация микрофитолитов юдомской серии (свиты) Учуро-Майского района, как наиболее представительная.

В настоящей работе в качестве аналогов венда в Сибири будут рассматриваться подразделения, рекомендованные в унифицированные схемы Всесоюзным совещанием в Новосибирске в 1979 году — юдомская серия и ее аналоги.

Вопросы истории изучения и природы микрофитолитов достаточно освещены в литературе и здесь мы не будем останавливаться на их детальном разборе. Следует лишь отметить, что начало изучения этих образований положено еще в конце прошлого столетия (см. Воронова, Радионова, 1976) и до конца 50-х годов изучению природы микрофитолитов посвящено большое количество работ как отечественных, так и зарубежных исследователей. Завершением раннего этапа можно считать многочисленные труды В.П. Маслова (см. обзор: Воронова, Радионова, 1976). Исследования этого длительного периода показали сложность природы микрофитолитов (онколитов и катаграфий). Несомненна их водорослевая природа, однако при их формировании в различной степени принимает участие карбонатный материал различного происхождения (Маслов, 1961) — биохимический, хемогенный, механический (обломочный, вместе с терригенным материалом некарбонатного состава).

Сложность природы микрофитолитов предопределяет изменчивость, иногда весьма значительную, характера микроструктур при изменении условий их образования (Хоментовский, Якшин, 1973). Принимая во внимание фаціальную изменчивость микрофитолитов, чрезвычайно важно выделить те признаки, которые отражают биологическую сущность изучаемых объектов, а также учесть те изменения, которые претерпели микрофитолиды в результате метаморфизма вмещающих их пород.

Все это, несмотря на хорошую изученность микрофитолитов как в ископаемом, так и в современном материале, порождает существенные различия в интерпретации биологической сущности их диагностических признаков (Королюк, 1966; Журавлева, 1968; Воронова, Радионова, 1976; и др.), что в свою очередь, позволяет делать далеко не однозначные выводы в оценке стратиграфической ценности форм микрофитолитов и их комплексов.

Сложность и противоречивость природы микрофитолитов определили подход к их классификации, основы которой были заложены в работах В.П. Маслова (1937а, б, 1950, 1952), а в дальнейшем разработаны в трудах Е.А. Рейтлингер (1959), З.А. Журавлевой (1964), И.К. Королюк (1966).

Е.А. Рейтлингер (1959), изучившая микрофитолиды из ряда разрезов Сибирской платформы, установила некоторые особенности вертикального распространения микро-



фитолитов и высказала предположение, что возрастная изменчивость состава ассоциаций этих образований (микропроблематик) может лечь в основу расчленения и корреляции разрезов отложений верхнего докембрия.

З.А. Журавлевой (1964) было сделано первое обобщение данных о распространении микрофитолитов в древних карбонатных отложениях Сибири и выделено четыре докембрийских комплекса микрофитолитов — три рифейских и один юдомский (вендский). Схема З.А. Журавлевой легла в основу практически всех исследований микрофитолитов последних лет.

Большинство коллекций микрофитолитов из опорных разрезов верхнего докембрия Сибири было просмотрено на нескольких коллоквиумах (Решения . . . , 1972, 1975, 1979), списки микрофитолитов, принятые на этих коллоквиумах для стратиграфических подразделений верхнего докембрия Сибири, были рекомендованы в качестве характеристики разрезов унифицированных схем. Обсудить материалы по всем коллекциям микрофитолитов верхнего докембрия на коллоквиумах не представилось возможным и для получения полного представления о характере распространения микрофитолитов в отложениях венда и подстилающих их толщ необходимо учесть данные ряда опубликованных работ (Журавлева, 1964, 1968, 1974 и др.; Работнов, и др.; 1971; Плотникова, Ревенко, 1969; Раабен, Забродин, 1972 и др.), тем более, что материалы по микрофитолитам докембрия разрезов Русской платформы на коллоквиумах не обсуждались, а материалы из разрезов Урала обсуждались лишь на заседаниях рабочих групп по этому региону и в качестве решений не публиковались. В основу же решений, рекомендованных для характеристики разрезов унифицированной схемы Урала, принят не весь имеющийся материал по микрофитолитам докембрия этого региона.

Юдомский комплекс микрофитолитов, выделенный З.А. Журавлевой (1964), как IV докембрийский, первоначально был представлен шестью формами: *Vesicularites bothrydioformis* (Krasnop.), *V. lobatus* Reitl., *V. concretus* Z. Zhur., *Vermiculites tortuosus* Reitl., *V. irregularis* (Reitl.), *Osagia minuta* Z. Zhur.

Эта ассоциация микрофитолитов была предложена З.А. Журавлевой в качестве характеристики четвертого подразделения верхнего докембрия и послужила для обоснования выделения аналогов юдомской свиты во многих разрезах Сибирской платформы и их корреляции. С юдомской свитой Учуро-Майского района были скоррелированы порохтагская свита р. Олекмы, жербинская и тинновская свиты Патомского нагорья, хараутехская свита Хараулаха, туркутская — Оленекского поднятия, старореченская — Анабарского массива (рис. 35). На основании находок *Osagia minuta* Z. Zhur. с этим же уровнем коррелировалась вороговская свита (серия) Енисейского кряжа.

В последующие 6—8 лет были изучены микрофитолиты практически всех основных разрезов СССР, были уточнены пределы вертикального распространения многих форм этого комплекса, а его список существенно дополнен новыми формами: *Vesicularites reticulatus* Nar., *V. subinensis* Zabr., *V. scutulatus* Yaksch., *V. simplaris* Yaksch., *V. celluleus* Yaksch., *Vermiculites sucharicus* Milst., *Nubecularites abustus* Z. Zhur., *Osagia corticosa* Nar., *O. glolulosa* Korol., *O. monolamellosa* Z. Zhur., *O. svalbardica* Milst., *Radiosis punctatus* Nar., *Asterosphaeroides radiatus* Korol., *Ambigolamellatus horridus* Z. Zhur., *Volvatella zonalis* Nar., *V. obsoleta* Nar., *V. vadosa* Z. Zhur., *Medullarites lineolatus* Nar., *M. ovatus* Nar.

Кроме того, в составе юдомского комплекса в настоящее время в ряде разрезов установлены формы микрофитолитов, считавшиеся ранее характерными только для рифейских отложений: *Vesicularites compositus* Z. Zhur., *V. flexuosus* Reitl., *Vermiculites angularis* Reitl., *Osagia grandis* Z. Zhur., *O. tenuilamellata* Reitl., *Glebosites glebosites* Reitl., а также кембрийские *Nubecularites catagraphus* Reitl. (см. рис. 37).

Юдомский комплекс микрофитолитов один из наиболее устойчивых по составу и отличается качественным однообразием представляющих его форм. На рис. 35 даны характеристики диапазона вертикального распространения основных форм юдомской ассоциации микрофитолитов (вместе с проходящими рифейскими формами) по тем опорным разрезам верхнего докембрия, в которых эта микрофитолитовая ассоциация дос-



таточно хорошо представлена. Однако это не обеспечивает с достаточной надежностью проведение границ юдомского комплекса с подстилающими и перекрывающими отложениями во многих районах. Верхняя граница проводится достаточно четко, однако эта определенность обеспечивается появлением в перекрывающих отложениях скелетной фауны нижнего кембрия (Хоментовский и др., 1972), смена же юдомских микрофитолитов кембрийскими происходит в довольно широкой зоне. Этот процесс хорошо иллюстрируется на примерах, где верхи юдомского разреза и низы кембрия представлены сходными по составу отложениями: в нохтуйском разрезе Патомского нагорья в нижней части мачинской свиты нижнего кембрия наряду с кембрийскими формами определены юдомские *Vermiculites tortuosus* Reitl., *Medullarites lineolatus* Nar., *M. ovatus* Nar., *Ambigolamellatus horridus* Z. Zhur.

Значительные трудности возникают при попытках установить по микрофитолитам нижнюю границу юдомского комплекса. Решение этого вопроса осложняется еще тем, что в пределах Сибирской платформы и ее непосредственного обрамления карбонатные отложения, охарактеризованные микрофитолитами юдомского комплекса, отделены от толщ с рифейскими микрофитолитами терригенными отложениями различной мощности или же перерывом в осадконакоплении. Кроме того, в ряде разрезов отмечается появление микрофитолитов юдомского комплекса в рифейских отложениях, в ассоциации с рифейскими формами или же без них (Решения . . . , 1975, 1979; Работнов и др., 1971; Журавлева и др., 1965; Крылов и др., 1971).

Опираясь на унифицированные стратиграфические схемы позднего докембрия проанализируем положение в разрезе юдомского комплекса микрофитолитов в целом, а также вертикальный диапазон распространения отдельных форм.

В Учуро-Майском районе из юдомской серии (в аймской свите и в низах усть-юдомской), которая является типовой для юдомского комплекса микрофитолитов, описан наиболее представительный комплекс: *Vesicularites concretus* Z. Zhur., *V. bothrydioformis* (Krasnop.), *V. lobatus* Reitl., *V. reticulatus* Nar., *V. simplaris* Yaksch., *V. scutulatus* Yaksch., *V. celluleus* Yaksch., *Osagia corticosa* Nar., *Nubecularites abustus* Z. Zhur., *Vermiculites irregularis* (Reitl.), *V. tortuosus* Reitl., *Radius punctatus* Nar., *Volvatella zonalis* Nar., *V. vadosa* Z. Zhur., *Ambigolamellatus horridus* Z. Zhur., а также две формы из рифейских комплексов — *Vesicularites compositus* Z. Zhur., *V. flexuosus* Reitl. Одна из форм юдомского комплекса — *Vesicularites bothrydioformis* (Krasnop.) — в этом разрезе появляется с низов лахандинской серии.

Представительность ассоциации микрофитолитов в юдомской серии и специфика ее состава не вызывают сомнения при выделении ее в качестве возрастного комплекса, хотя подстилающие юдомскую серию отложения уйской серии представлены исключительно терригенными породами, не содержащими микрофитолитов. Проходящие же формы здесь не нарушают общей картины контрастности комплексов микрофитолитов рифея и юдомской серии.

В низах серии комплекс микрофитолитов также достаточно полно представлен в разрезах порохтакской свиты р. Олекма, рек Тятя и Токко. Как и в юдомской серии, весь комплекс приурочен к низам свиты — 50–60 м (Решения . . . , 1972). Среди микрофитолитов порохтакской свиты установлены также рифейские *Vesicularites flexuosus* Reitl., *V. compositus* Z. Zhur., *Glebosites gentilis* Z. Zhur. (Решения . . . , 1972, 1979), *Osagia tenuilamellata* Reitl. (Хоментовский и др., 1972), а в рифейских отложениях указываются юдомские *Vesicularites lobatus* Reitl. и *Volvatella zonalis* Nar. (Хоментовский и др., 1972). В целом ассоциация микрофитолитов порохтакской свиты представлена всеми основными микрофитолитами юдомского комплекса. На р. Токко порохтакская свита подстилается карбонатными породами торгинской свиты, охарактеризованной ченчинским комплексом микрофитолитов верхнего рифея (Решения . . . , 1972, 1979).

В перечисленных разрезах верхи юдомской серии повсеместно сложены карбонатными породами, однако характерных юдомских форм на этом уровне не установлено.

В разрезах Патомского нагорья рассматриваемый комплекс микрофитолитов представлен достаточно полной ассоциацией, однако здесь он характеризует самые верхи раз-



реза — нохтуйскую свиту. В низах разреза (в жербинской свите) установлена лишь *Vesicularites subinensis* Zabr. (Хоментовский и др., 1972), а в тинновской свите<sup>1</sup> — *Volvatella vadosa* Z. Zhur. Здесь же определены рифейские формы *Vesicularites flexuosus* Reitl., *V. compositus* Z. Zhur., *Osagia grandis* Z. Zhur. и кембрийские *Nubecularites catagraphus* Reitl., *N. parvus* Z. Zhur., а часть юдомских форм проходит в нижний кембрий (мачинскую свиту): *Vermiculites tortuosus* Reitl., *Ambigolamellatus horridus* Z. Zhur., *Medullarites lineolatus* Nar., *M. ovatus* Nar.

К самым верхам разреза микрофитолиты юдомского комплекса приурочены повсеместно от Патомского нагорья до Присяянья (см. рис. 3, 5). В Северо-Байкальском нагорье — к низам усатовской свиты, в Прибайкалье — к куртунской и аяканской свитам, в Присяянье — к иркутской и к верхам усть-тагульской свиты. В большинстве этих разрезов вместе с юдомскими формами определены рифейские — *Vesicularites flexuosus* Reitl., *V. compositus* Z. Zhur., а в Прибайкалье — *Vermiculites angularis* Reitl. В этих же регионах в рифейских отложениях повсеместно установлены *Volvatella zonalis* Nar. и *V. vadosa* Z. Zhur.

В Туруханском районе четыре юдомские формы определены в низах платоновской свиты: *Vermiculites irregularis* Reitl., *Ambigolamellatus horridus* Z. Zhur., *Volvatella vadosa* Z. Zhur., *Vesicularites bothrydioformis* (Krasnop.); последняя установлена также в рифее — в деревнинской свите.

Равномерно юдомские микрофитолиты распределены лишь в разрезах Анабарского массива — в старореченской свите и в Иркутском амфитеатре в мотской и иркутской свитах.

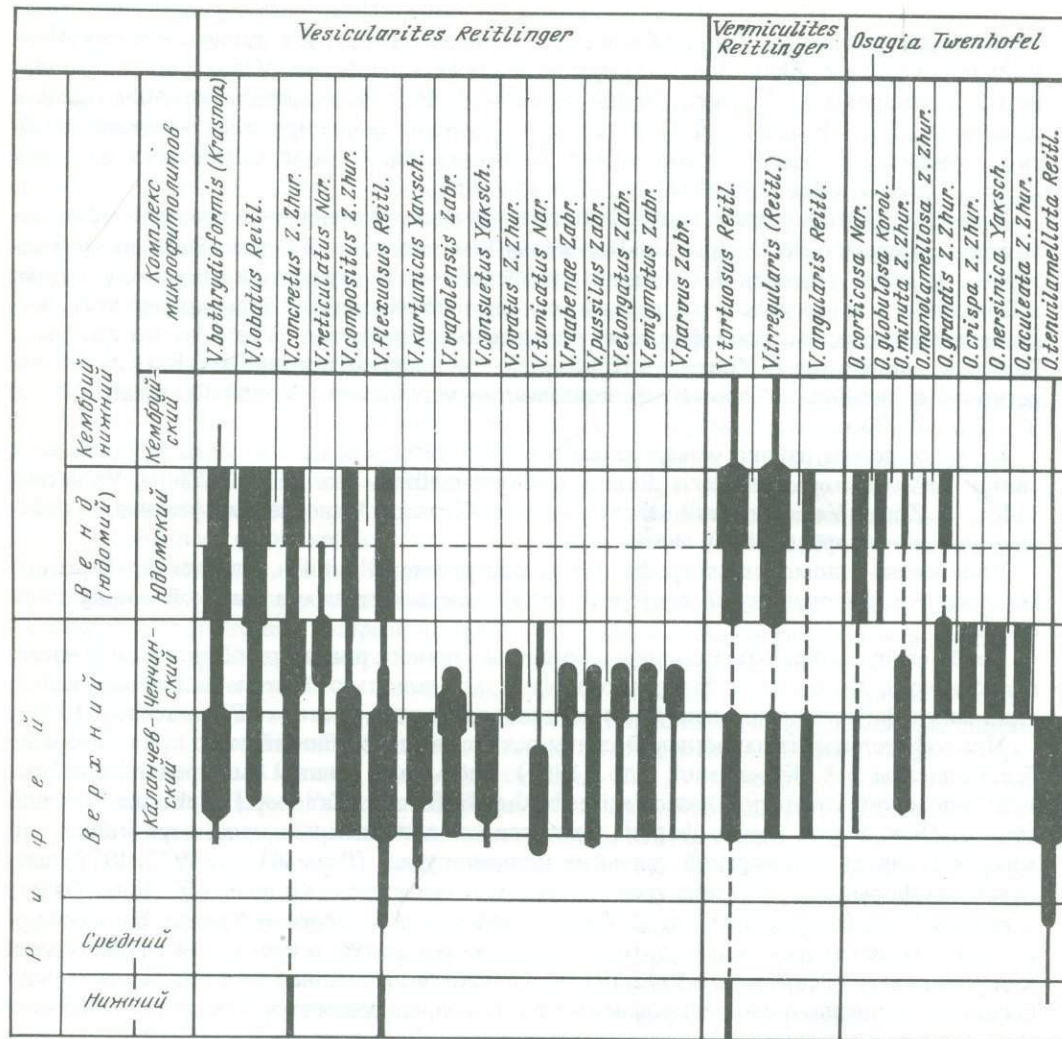
Особо следует обратить внимание на разрезы верхнего докембрия Присяянья, Енисейского кряжа, Хараулаха и Манского прогиба, где довольно богатые ассоциации юдомских микрофитолитов описаны на двух разновозрастных уровнях (Решения . . . , 1975).

Микрофитолиты из дашкинской свиты ослянской серии Енисейского кряжа впервые были описаны З.А. Журавлевой и др. (1969). Здесь по ее данным был представлен "чистый" юдомский комплекс: *Vesicularites bothrydioformis* (Krasnop.), *Nubecularites abustus* Z. Zhur. и ряд новых форм<sup>2</sup>. Этот список дополнен при просмотре коллекций микрофитолитов дашкинской свиты на коллоквиумах (Решение . . . 1972, 1979) следующими формами: *Volvatella zonalis* Nar., *Ambigolamellatus horridus* Z. Zhur., *Osagia corticosa* Nar., *O. monolamellosa* Z. Zhur. и рифейской *O. udereica* Yaksch. Этот список позволил большинству микрофитолитчиков сделать вывод о юдомском возрасте дашкинской свиты (Решения . . . , 1972, 1979). Однако, если в конце 60-х годов еще можно было отдать предпочтение микрофитолитам при определении возраста дашкинской свиты, игнорируя находки рифейских строматолитов (Хоментовский и др., 1972), сомнительные с точки зрения некоторых исследователей, так как положение ее в разрезе верхнего докембрия было неопределенным, то в 1978 году такое заключение выглядит необоснованным. К этому времени в пределах Енисейского кряжа практически завершена крупномасштабная геологическая съемка, изучены детально разрезы верхнего докембрия и проведена их корреляция как в пределах Енисейского кряжа, так и с соседними регионами. Достоверно установлено и принято единодушно в унифицированной схеме на Всесоюзном совещании 1979 года, что ослянская серия перекрывается отложениями тасеевской серии — прямого аналога оселковой серии Присяянья. Дашкинская свита, таким образом, никак не может быть моложе карагасской серии, которая охарактеризована довольно богатыми рифейскими комплексами микрофитолитов (каланчевским и ченчинским и др.), среди которых по данным Л.И. Нарожных (Работнов и др., 1971) в подчиненных количествах встречаются юдомские *Vesicularites flexuosus* Reitl. и *V. com-*

<sup>1</sup> В решениях Коллоквиума (1972, 1979) для тинновской свиты приведен более полный список микрофитолитов, однако сравнительное изучение автором коллекций, представленных на коллоквиумах, позволило установить, что эти микрофитолиты находятся в серых известняках, которые в этом регионе известны только в нохтуйской свите.

<sup>2</sup> Здесь и в других списках микрофитолитов, приведенных в этой главе, перечисляются только те формы, монографические описания которых опубликованы к моменту ее написания.



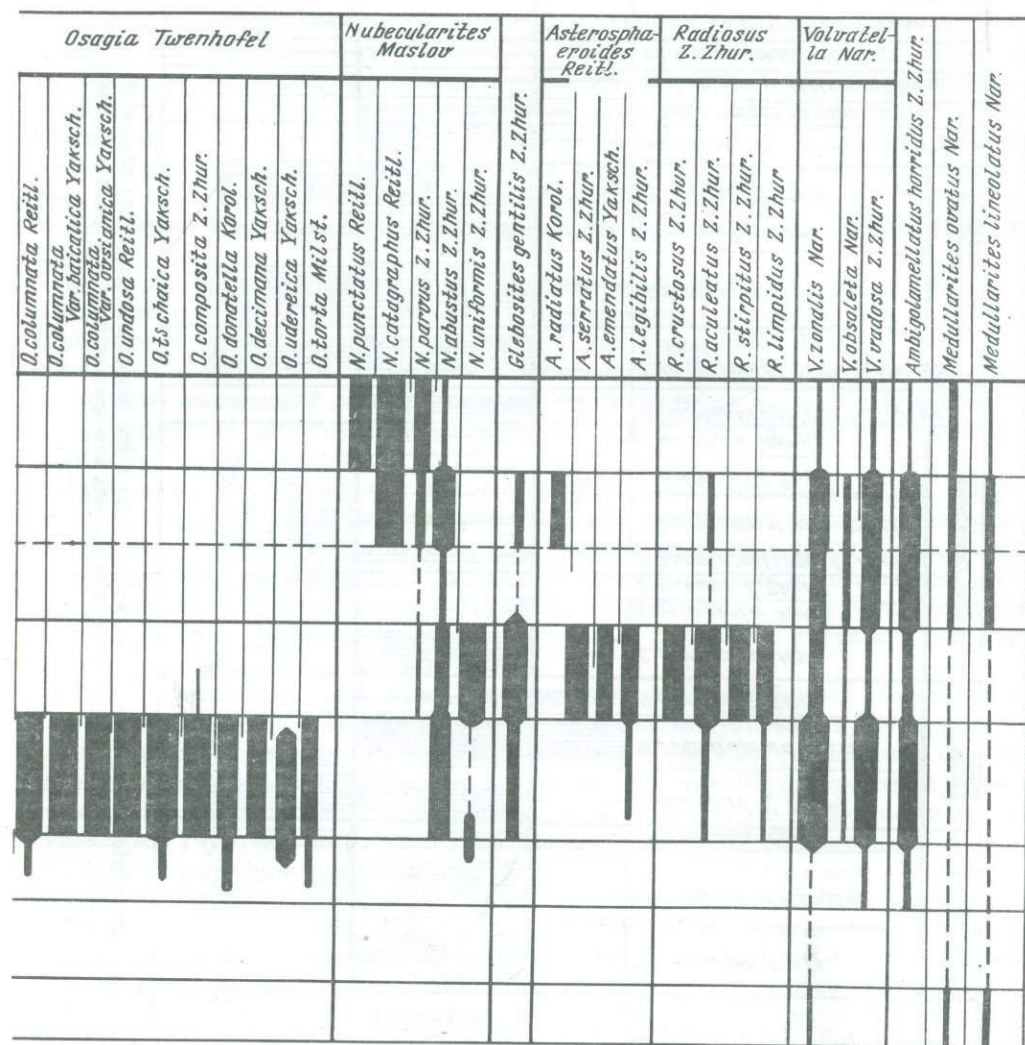


Р и с. 36. Количественные соотношения форм микрофитолитов различных комплексов рифея, венда и нижнего кембрия в разрезах Сибирской и Европейской платформ (ширина линии отражает количество форм, известных на конкретном стратиграфическом уровне)

positus Z. Zhur. Кроме того, в Присяянье выше оселковой серии, а на Енисейском крыже выше тасеевской залегают соответственно отложения мотской серии и островной свиты, охарактеризованные микрофитолитами юдомского комплекса, в котором лишь в Присяянье отмечаются рифейские формы *Vesicularites flexuosus* Reittl. и *V. compositus* Z. Zhur., широкий вертикальный диапазон которых общеизвестен (рис. 35, см. вкл., 36). Корреляция же мотской серии и островной свиты в настоящее время хорошо обоснована прямыми геологическими данными и является общепринятой. Таким образом, на Енисейском крыже мы имеем два разновозрастных уровня, охарактеризованных преимущественно юдомскими микрофитолитами.

Вторым разрезом, где мы наблюдаем близкую выше описанной картину, является разрез Хараулаха. Этот разрез, в отличие от разреза Енисейского крыжа, охарактеризован микрофитолитами более полно, причем состав их ассоциаций существенно меняется снизу вверх. Сложность же состава допускает весьма противоречивые выводы.

З.А. Журавлевой (1964) в нэлзгерской свите был установлен второй (каланчевский)



комплекс микрофитолитов и возраст ее определялся как среднерифейский. Это определение нашло подтверждение и позже (Журавлева, 1968; Крылов и др., 1971), однако последующее критическое рассмотрение этой же коллекции позволило З.А. Журавлевой (1974) дать новый список микрофитолитов, представленный исключительно юдомскими формами: *Ambigolamellatus horridus* Z. Zhur., *Volvatella zonalis* Nar., *V. vadosa* Z. Zhur., *Vesicularites bothrydioformis* (Krasnop.), *V. concretus* Z. Zhur. и ряд новых форм, и на этом основании дать заключение о юдомском возрасте нэлзгерской свиты. Проведенные нами исследования и изучение новых коллекций микрофитолитов из разреза Хараулаха не подтвердили последних выводов З.А. Журавлевой (Якшин, 1979).

В 1978 году микрофитолиды из разреза верхнего докембрия Хараулаха были рассмотрены на Иркутском коллоквиуме, где для нэлзгерской свиты был принят список: *Osagia columnata* var. *baicalica* Yaksch., *O. columnata* var. *ovsianica* Yaksch., *O. ex gr. tenuilamellata* Reittl., *Vesicularites flexuosus* Reittl., *V. consuetus* Yaksch., *V. vapolensis* Zabr. — рифейские формы, и юдомские — *Vermiculites tortuosus* Reittl., *V. irregularis* (Reittl.), *Medullarites* Nar. (Решения . . . , 1979). Список микрофитолидов смешанный, но с явным преобладанием рифейских форм, из которых лишь две известны на юдом-



Рифей верхний	Юдомий	Кембрий	
		<i>V. bothrydiiformis</i> (Krasnop.)	<i>Vesicularites Reitlinger</i>
		<i>V. lobatus</i> Reittl.	
		<i>V. concretus</i> Z. Zhur.	
		<i>V. reticulatus</i> Nar.	
		<i>V. subinensis</i> Zabr.	
		<i>V. flaszusosus</i> Reittl.	
		<i>V. compositus</i> Z. Zhur.	
		<i>V. tortuosus</i> Reittl.	<i>Vermiculites</i> <i>Reitlinger</i>
		<i>V. irregularis</i> (Reittl.)	
		<i>V. angularis</i> Reittl.	<i>Nubecularites</i> <i>Maslov</i>
		<i>N. abustus</i> Z. Zhur.	
		<i>N. catagraphus</i> Reittl.	
		<i>N. parvus</i> Z. Zhur.	
		<i>C. corticosa</i> Nar.	<i>Osagia Twenhofel</i>
		<i>C. globulosa</i> Korol.	
		<i>C. minuta</i> Z. Zhur.	
		<i>C. monolamellosa</i> Z. Zhur.	
		<i>C. tenuilamellata</i> Reittl.	
		<i>C. grandis</i> Z. Zhur.	
		<i>C. caudata</i> Korol.	
		<i>Astero-sphaeroides radiatus</i> Korol.	
		<i>Ambigolamellatus horridus</i> Z. Zhur.	
		<i>V. zonalis</i> Nar.	<i>Volvatella</i> <i>Narozhnych</i>
		<i>V. obsoleta</i> Nar.	
		<i>V. radosa</i> Z. Zhur.	
		<i>Medullarites lineolatus</i> Nar.	
		<i>Medullarites ovatus</i> Nar.	
		<i>Glabosites genilis</i> Z. Zhur.	
		<i>Radiosus ovalis</i> Nar.	
		<i>Radiosus aculeatus</i> Z. Zhur.	

Р и с. 37. Частота находений микрофитолигов, известных из отложений венда и его аналогов в разрезах Сибирской платформы на юдомском /вендском/уровне, в подстилающих и перекрывающих отложениях /находка форм в одном опорном разрезе отражена отдельной линией/



ском уровне — *Osagia tenuilamellata* и *Vesicularites flexuosus* (на рис. 36 показано соотношение микрофитолигов рифейского и юдомского комплексов). Выше по разрезу в сизтачанской свите также преобладают рифейские формы, а в самых верхах характеской свиты описана довольно представительная ассоциация микрофитолигов юдомского комплекса. Здесь мы наблюдаем, как на Енисейском кряже и в Присаянье, два уровня с микрофитолитами юдомского комплекса, однако наличие в этом разрезе характерных только для рифейских отложений микрофитолигов (неизвестных в более молодых отложениях) и позволяет сделать вывод, что и здесь юдомские формы появляются в рифее.

Аналогичная картина наблюдается в складчатом обрамлении Сибирской платформы. В Манском прогибе типичная юдомская ассоциация микрофитолигов широко развита в карбонатных толщах анастасьинской свиты (Гудымович, 1970; Якшин, 1976), а в подстилающих ее рифейских отложениях — овсянковской (ангульской) свиты наряду с каланчевской ассоциацией микрофитолигов верхнего рифея установлены юдомские — *Ambigolamellatus horridus* Z. Zhur., *Volvatella zonalis* Nar., *V. vadosa* Z. Zhur., *Osagia minuta* Z. Zhur. (Решения . . . , 1975).

Если теперь обратимся к рис. 37 где суммированы все данные о находках микрофитолигов юдомской ассоциации (включая формы, проходящие из рифея) во всех рассмотренных разрезах Сибири на различных уровнях, то увидим, что большинство юдомских форм появляется с верхнего рифея, и количество находок некоторых форм (*Vesicularites bothrydioformis* (Krasnop.), *Nubecularites abustus* Z. Zhur., *Ambigolamellatus horridus* Z. Zhur., *Volvatella zonalis* Nar., *V. vadosa* Z. Zhur.) в рифейских отложениях близко их количеству на юдомском уровне.

Анализ соотношения рифейских и юдомских форм в ассоциациях микрофитолигов конкретных разрезов в большинстве случаев позволяет установить соотношение возрастных комплексов микрофитолигов и достаточно уверенно разграничить отложения рифея и венда (рис. 36). Однако это возможно не всегда. Когда единичные юдомские формы отмечаются в обильной рифейской ассоциации, как это отмечалось в лахандинской серии Учуро-Майского района, каланчевской свите Патомского нагорья, или же юдомские микрофитолиги занимают резко подчиненное положение в составе рифейской ассоциации, что мы видели на примере карагасской серии Присаянья и нэлэгерской свиты Хараулаха (рис. 35) — это не влияет на наши представления об истинном положении границ комплексов. Если же появление ряда юдомских форм на рифейском уровне не сопровождается достаточно представительной ассоциацией рифейских микрофитолигов (дашкинская свита Енисейского кряжа), это может привести к значительному увеличению объема подразделения, охарактеризованного микрофитолитами.

При сравнительном изучении распространения микрофитолигов в отдельных районах выявляется их далеко не однозначное распределение по разрезу даже в объеме юдомской свиты и ее аналогов. В разрезах, примыкающих к Алданскому щиту, все микрофитолиги приурочены к самым низам юдомского разреза (Учуро-Майский район, рр. Алдан, Олекма). В старореченской свите Анабарского массива микрофитолиги распределены в разрезе равномерно, в разрезах Патомского нагорья, в южном и западном обрамлении Сибирской платформы и на Хараулахе микрофитолиги приурочены к самым его верхам, а иногда, о чем шла речь выше, проходят и в кембрий (рис. 35, 37).

Перечисленные примеры говорят о том, что вертикальный диапазон распространения практически всех форм микрофитолигов юдомского комплекса превышает объем юдомской серии (рис. 37), а основная ассоциация микрофитолигов наиболее полно проявляется в различных частях разреза, что, видимо, обусловлено наиболее благоприятной обстановкой для их формирования. Все это свидетельствует не в пользу выделения подкомплексов юдомского комплекса, применимых в общей стратиграфической шкале.

Схема детального расчленения юдомского комплекса была предложена З.А. Журавлевой и др. (1969), подразделившей микрофитолиги дашкинской свиты Енисейского кряжа на подкомплексы. Сам факт, что именно дашкинская свита стала стратоти-



пом подкомплексов юдомского комплекса микрофитолигов, делает эту попытку неудачной, так как в настоящее время рифейский возраст дашкинской свиты доказан однозначно и это положение можно считать общепринятым. В то же время проведенный анализ распространения микрофитолигов по различным разрезам (рис. 35) говорит скорее о приуроченности наиболее насыщенной микрофитолиговой характеристики к каким-то литологическим типам пород, а отнюдь не к стратиграфическим уровням (Якшин, 1975).

По приуроченности максимума микрофитолигов к той или иной части разреза мы можем группировать разрезы в определенные типы (провинции по Якшину, 1979), причем в ряде провинций появление определенной ассоциации юдомских микрофитолигов на рифейском уровне можно считать характерным. И, по-видимому, внутри провинций детализация стратиграфических схем на основе подкомплексов микрофитолигов имеет определенный смысл.

Дифференцированный подход к оценке комплексов микрофитолигов далеко удаленных регионов позволяет избежать многих ошибок в стратиграфических построениях. Примером региональной специфики микрофитолиговой характеристики могут служить разрезы верхнего докембрия Русской платформы и ее обрамления, где, по-видимому, мы можем рассматривать несколько микрофитолиговых провинций.

В европейских разрезах вендские отложения представлены терригенными породами, не содержащими микрофитолигов. Лишь на Шпицбергене, где в качестве аналогов венда рассматриваются породы серии Поларисбреен (Хоментовский, 1976) в прослоях и пачках карбонатных пород В.Е. Забродиным (Раабен, Забродин, 1972) описаны юдомские микрофитолиги: *Vesicularites bothrydioformis* (Krasnop.), *V. lobatus* Reitl., *V. concretus* Z. Zhur., *Vermiculites irregularis* (Reitl.), *Nubecularites abustus* Z. Zhur. Однако в рифее, почти с низов серии Академикербреен, здесь им же определены те же (кроме *Vermiculites irregularis*) формы микрофитолигов (см. рис. 35).

На Южном Урале первые юдомские формы появляются в верхах миньярской свиты: *Vesicularites concretus* Z. Zhur., *V. bothrydioformis* (Krasnop.) (Раабен, Забродин, 1972), *V. lobatus* Reitl., *Osagia nimia* Z. Zhur. (материалы Свердловского совещания по унифицированным стратиграфическим схемам Урала), *Vermiculites tortuosus* Reitl., *Nubecularites abustus* Z. Zhur., *Ambigolamellatus horridus* Z. Zhur. (Козлов, 1972), *Volvatella zonalis* Nar., *V. vadosa* Z. Zhur., *Vesicularites immensis* Z. Zhur. (Журавлева, 1980). Миньярская свита в целом охарактеризована богатым комплексом рифейских микрофитолигов.

Выше по разрезу в уксской свите комплекс микрофитолигов сложный, в его составе несколько преобладают юдомские формы, но заметное место занимают и рифейские: *Vesicularites compositus* Z. Zhur., *V. flexuosus* Reitl., *V. tunicatus* Nar. (Журавлева, 1968). Типично укская *Osagia monolamellosa* Z. Zhur. в равной мере известна как в рифейских отложениях (дашкинская свита Енисейского кряжа), так и в юдомских (порохтахская свита р. Токко).

Следует отметить, что в европейских разрезах отмечается наиболее раннее появление некоторых форм микрофитолигов, считающихся характерными для юдомского комплекса Сибири. В Приуралье в калтасинской свите нижнего рифея определены *Vesicularites concretus* Z. Zhur., *Volvatella zonalis* Nar., *Medullarites ovatus* Nar., *M. lineollatus* Nar.; а в самых низах верхнего рифея — в гожанской и штандинской свитах — *Vesicularites bothrydioformis* (Krasnop.), *V. concretus* Z. Zhur., *Vermiculites tortuosus* Reitl., *Volvatella zonalis* Nar., *V. vadosa* Z. Zhur., *Nubecularites abustus* Z. Zhur., *Ambigolamellatus horridus* Z. Zhur. И если в калтасинской свите юдомские микрофитолиги входят в состав сложной ассоциации, представленной также микрофитолигами нижнего и верхнего рифея, то в гожанской и штандинской свитах рифейские формы вообще не установлены.

Также в довендских отложениях описаны совершенно идентичные ассоциации юдомских микрофитолигов — в верхах оршанской серии Оршанского прогиба (Журавлева, Чумаков, 1968) и в верхах полесской серии Волынского прогиба (Бессонова, Чумаков,



1968; Бессонова, Нарожных, 1970; и др.): *Vesicularites lobatus* Reitl., *V. concretus* Z. Zhur., *V. reticulatus* Nar., *Nubecularites abustus* Z. Zhur., *Volvatella zonalis* Nar. (см. рис. 35).

Таким образом, на Русской платформе и ее обрамлении юдомские микрофитоциты достаточно широко распространены в подвендских отложениях, сопоставляемых с укской свитой Южного Урала. На Уфимском совещании в 1976 году укская свита была принята в качестве стратотипа четвертого подразделения рифея, получившего название "кудаш" (Семихатов и др., 1979). Выделение этого подразделения — первоначально в качестве нижнего члена "терминального рифея", предложенного Б.М. Келлером (1973) — обосновывается, главным образом, спецификой характеризующих его микрофитоцитов, среди которых преобладают юдомские формы. Большое сходство ассоциаций микрофитоцитов укской свиты Южного Урала и юдомской серии Учуро-Майского района является основным аргументом для прямой корреляции юдомия Сибири и терминального рифея в составе кудашского и вендского горизонтов (Келлер, 1974; Беккер и др., 1979).

Такую корреляцию можно считать обоснованной, если принять за аксиому положение, что юдомский комплекс микрофитоцитов появляется синхронно во всех известных разрезах верхнего докембрия. Так ли это на самом деле? Уже в самом стратотипе укской свиты мы вступаем в противоречие — верхи миньярской свиты, на которой укская залегает с размывом и конгломератами в основании (Семихатов и др., 1979; Беккер и др., 1979), охарактеризованы преимущественно юдомскими микрофитоцитами, и З.А. Журавлева (1980) эту часть миньярской свиты также относит к кудашу. На основании микрофитоцитарной характеристики с укской свитой можно сопоставить гожанскую и шандинскую свиты (Постников, Ревенко, 1969 и др.), характеристика которых рассматривалась выше. Юдомские микрофитоциты позволяют некоторым исследователям (Морозов, Ревенко, 1969) коррелировать с укской свитой калта-синскую свиту (нижний рифей, см. рис. 35) Приуралья.

При попытке найти аналоги кудаша в разрезах Сибири возникает масса противоречий, а при обосновании этих возможных аналогов микрофитоциты нередко уходят на второй план или вообще оставляются без внимания (хотя и явились одной из первопричин выделения кудаша). На Енисейском крыже в качестве кудаша рассматривается тасеевская серия (Семихатов и др., 1979), но в ее терригенных породах нет микрофитоцитов, а достаточно представительный и чистый юдомский комплекс установлен в подстилающей тасеевскую серию дашкинскую свите (Решения..., 1979). В Присаянье, как уже говорилось выше, ряд юдомских форм описан в тагульской и ипситской свитах карагасской серии, так же низко в разрезе установлены юдомские формы на Хараулахе (см. рис. 35, 36). И в Сибири вертикальный диапазон распространения юдомских микрофитоцитов превосходит объем подразделений, которые могут рассматриваться в качестве аналогов укской свиты. Ана прошедшем в конце 1979 года Новосибирском совещании при обсуждении проектов унифицированных схем в качестве аналогов кудаша (т.е. укской свиты) в Учуро-Майском районе рассматривались терригенные отложения уйской серии, подстилающей юдомскую серию. В целом же по Сибири кудаш, как подразделение общей шкалы в тех вариантах, которые рассматривались Новосибирским совещанием, не имеет конкретной и определенной палеонтологической характеристики.

Рассматривая же юдомский комплекс микрофитоцитов в целом, следует отметить, что в Сибири он не "умещается" в объеме юдомия, и, по-видимому, формы юдомского комплекса и здесь появляются на самых различных уровнях практически с низов верхнего рифея. Однако в пределах всего обрамления Сибирской платформы мы имеем два достаточно четких уровня с юдомскими микрофитоцитами — нижний, который можно назвать уровнем появления в разрезе докембрия первых юдомских форм, известных в ассоциации с рифейскими формами, и верхний, где они представлены богатой ассоциацией и резко преобладают над проходящими рифейскими формами. Но не следует при этом исключать возможных аномалий, когда по каким-то причинам на



нижнем стратиграфической уровне — в рифее — юдомские формы могут оказаться преобладающими, что мы видели на рассмотренных выше примерах дашкинской, гожанской и калтасинской свит. По-видимому, весьма значительное влияние на состав ассоциаций микрофитолигов оказывают условия их формирования (фации), этим же очевидно объясняется отсутствие микрофитолигов в европейском венде. В целом же на Русской платформе и ее обрамлении мы, по-видимому, имеем дело с нижним уровнем развития юдомских микрофитолигов, тем более, что в разрезе укской свиты, где они наиболее полно представлены, они находятся в ассоциации с рифейскими формами.

Оценивая соотношения комплексов микрофитолигов верхнего рифея и юдомия в целом, можно сказать, что в большинстве разрезов верхнего докембрия Сибири качественный и количественный анализ конкретных ассоциаций позволяет нам установить последовательность комплексов в большинстве областей развития отложений верхнего докембрия (рис. 36), выявленную раньше З.А. Журавлевой (1964). Вряд ли при этом, разумеется, можно рассчитывать на достаточную четкость и синхронность границ подразделений, характеризующихся микрофитолитами, так как они, по-видимому, в какой-то мере контролируются фациями.

В целом же объем венда (юдомия), видимо "недостаточен", чтобы на основе микрофитолиговой характеристики можно было зафиксировать в шкале верхнего докембрия его границы (Якшин, 1975; Хоментовский, 1974, 1976, 1978; Соколов, 1979); комплекс микрофитолигов очевидно может лишь нам показать, где его следует установить в разрезе.

## Глава XI ВЕНДСКИЕ ПОЛИХЕТЫ

Уже давно признано, что *Polychaeta* — один из древнейших классов аннелид (тип *Annelida*) или кольчатых червей. Однако для полихет необходимы исключительно благоприятные условия fossilизации, чтобы могли сохраниться остатки их телесных структур или хотя бы достаточно четкие отпечатки. По этой причине палеонтологическая летопись располагает весьма ограниченным числом вполне достоверных находок полихет, хотя и эти данные с несомненностью указывают на то, что уже в кембрийском периоде полихеты, как и артикуляты вообще, достигли очень высокого уровня морфологического разнообразия и таксономической радиации. Хорошо известные семейства аннелид (не менее шести), давно открытых в знаменитых сланцах Бэд-жесс среднего кембрия Британской Колумбии, убедительно показывают, что дифференциация полихет началась еще в докембрии. Косвенным свидетельством этого являются разнообразные следы жизнедеятельности "червей", столь богато представленные в палеоихнологии венда, а также в продуктах гигантской пищевой переработки донного ила и связанного с ним пищевого бентоса. В ряде случаев известковистые и обогащенные пелловым материалом аргиллиты венда (Оленекское поднятие, Подолия) представляют собою литифицированный осадок полностью пропущенный через пищеварительную систему организмов. Характерные текстурные особенности не оставляют в этом отношении никаких сомнений. Роль полихет-иллоедов в этом процессе вероятнее всего была доминирующей.

В качестве прямого указания на существование полихет в эдиакарской биоте вендских *Metazoa* многократно указываемые род *Spriggina* (Glaessner, 1958, 1962, 1976 и др.). Многие зоологи видят в его представителях (семейство *Sprigginiidae* вообще, как и кембрийское семейство *Canadiidae*) предков позднейших и рецентных филодоцеоморфных многощетинковых червей (Ушаков, 1972). Даже если согласиться с точкой зрения других исследователей, усматривающих в признаке отчетливой цефализации *Spriggina* черты трилобитоморфных артикулят или даже просто предковую или од-



ну из предковых форм трилобитов (Федонкин, 1983 и др.), то и при этом сприггина отнюдь не утрачивает своего родства с пелагическими кольцецами класса *Polychaeta*.

До сих пор остается не решенным окончательно вопрос о систематическом положении важнейшей для венда, особенно позднего, седентарной группы *Sabelliditida* — тубулярных организмов с эластичной хитиной трубой черного, бурого или желтого цвета, а в некоторых случаях видимо пергаментовидной или прозрачной, сохраняющейся в ископаемом состоянии благодаря тонкой пленочной пиритизации ее органической субстанции. Сабеллидитиды включают два семейства: *Sabelliditidae* и *Saarginidae* (Соколов, 1965, 1967, 1968, 1972). В первое входят, характерные для верхнего венда, роды *Sabellidites* (переходят в низы кембрия), *Parasabellidites*, *Paleolipa*, *Sokoloviina*; второе включает два рода — *Saarina* (редкинский — ровенский горизонты) и *Calyptrina* (редкинский горизонт). Гипотеза Б.С. Соколова о высоком таксономическом ранге сабеллидитид и их родстве с типом *Pogonophora* была поддержана рядом зоологов (Л.А. Зенкевич, А.В. Иванов, Д.М. Федотов), но не получила ни решающего подтверждения, ни опровержения при сравнительном субмикроскопическом изучении ископаемых трубок *Sabellidites* и современных трубок *Zenkevitchiana* (Урбанек, 1979). М.Э. Янишевский (1926) — первый исследователь рода *Sabellidites* относил его представителей к седентарным полихетам. Некоторые исследователи не отрицают возможного родства с кольцецами и самих погонофор. Так или иначе, но сабеллидитиды должны быть отмечены как крупная и очень важная для палеонтологии и стратиграфии венда группы древнейших тубулярных ископаемых с чехлом органического происхождения.

Как теперь широко известно, палеонтологические сведения о подвижных или бродячих полихетах (подкласс *Errantia*) основываются главным образом на хорошо сохранившихся в ископаемом состоянии элементах челюстного аппарата — сколекодонтах, тогда как сами эррантные полихеты сохраняются лишь в условиях уникальной фоссилизации. Сколекодонты хорошо известны начиная с ордовика и превосходно изучены, в том числе и в сравнении с челюстными аппаратами тех современных бродячих полихет, которые вооружены этим аппаратом. Интересно, что исследователи наиболее древних ордовикских сколекодонтов (Козловский, 1956; Киелан—Яворовска, 1966) отметили два важных обстоятельства: очень высокий уровень морфологического разнообразия челюстных аппаратов полихет уже в ордовике и их вероятную предкембрий—кембрийскую эволюцию, и одновременно — близость к челюстным аппаратам глоточных трубок современных эррантий.

Челюстной аппарат служит как для захвата пищи, так и для ее перетирания. Он располагается непосредственно позади ротовой полости в пределах обычно мощной глотки, которая способна выворачиваться наружу. Глотка покрыта мелкими папиллами и вооружена особыми хитиновыми пластинками челюстного аппарата. Строение последнего имеет большое значение в систематике эррантий. Различают нижнюю челюсть, расположенную в глотке с брюшной стороны и верхнюю челюсть, расположенную со спинной стороны. Последняя состоит из пары мандибул (М I) с подпорками или жвал, следующей пары максилл (М II) и нескольких пар более мелких пластинок (М III, М IV и т.д.). Все пластинки несут с одной стороны зубцы. Нижняя пара максилл (М II) обычно образована наиболее широкими пластинками также с характерными зубцами с внутреннего края. Разнообразие хитиновых пластинок в глотке (прагнат) может быть значительным. Поскольку эррантивные полихеты колеблются в своих размерах от нескольких миллиметров до десятков сантиметров, элементы их челюстных аппаратов также весьма различны по величине и могут измеряться долями миллиметров.

Извлекаемые при мацерации пород на микрофитофоссилии очень мелкие зазубренные или шиповатые хитиновые пластинки вероятнее всего следует интерпретировать как пластинки челюстного аппарата эррантных полихет. Для венда это совершенно



новая группа ископаемых, но нет сомнения, что вендские сколекодонты могут оказаться весьма разнообразными. К наиболее крупным фрагментам вероятнее всего именно челюстного аппарата полихет следует отнести род *Redkinia* (Соколов, 1977) из редкинской серии венда Московской синеклизы. Эта загадочная находка, сделанная много лет тому назад З.П. Ивановой, побывала в руках у многих специалистов и относилась то к конодонтам, то к покровам предполагаемых древнейших онихофор (за внешнее сходство очертаний с *Aysheaia*), то просто к проблематикам. Ниже дается описание этой очень интересной и важной формы.

SCOLECODONTA  
ГРУППА REDKINIIDA GR. N.

СЕМЕЙСТВО REDKINIIDAE FAM. N.

**Д и а г н о з.** Древнейшие эррантные полихеты, от которых сохранились только различные по размерам темноокрашенные хитиновые пластинки, несущие по одному краю длинные зазубренные или гладкие зубцы; промежутки между ними могут быть гладкими или нести мелкие зубчики-щетинки.

Типовой род *Redkinia* Sokolov, 1977. Венд, редкинская серия.

Р о д *Redkinia* Sokolov, 1977

Типовой вид *Redkinia spinosa* Sokolov, 1977, стр. 441, фиг. А.  
Д и а г н о з. Как у вида.

*Redkinia spinosa* Sokolov, 1977

Табл. LXXXVIII, фиг. 1–5

*Redkinia spinosa* Sokolov, gen. sp. n.: Соколов, 1977, стр. 441, фиг. а; Соколов, 1984, стр. 7, фиг. 6.

**Г о л о т и п** — ПИН АН СССР, № 3993С/3. Венд, редкинская серия, нелидовские слои, Московская синеклиза, Непейдино, буровая скважина № 1, гл. 1417–1428. На изображении Соколов, 1977, стр. 441, фиг. а, левый экземпляр.

**Д и а г н о з.** Дается по пластинкам, образующим скопление недостаточно полных форм. Хитиновые пластинки буровато-черного цвета сравнительно крупных размеров — длиной до 2–3,5 мм у нижних максилл (М II). Длинные зубцы по одному овальному краю с мелкими зубчиками, разделены четкими промежутками.

**О п и с а н и е.** Наиболее полно сохранившимися являются по-видимому нижние максиллы (М II). Это плотные плоские пластинки буровато-черного цвета, по краям с более светлым бурым оттенком. По овальному краю (внутреннему) резко выражены, направленные книзу и слегка загнутые длинные зубцы рогообразной формы; апикальные края пластинок свободны от зубцов. Зубцы по своим краям имеют едва заметные зубчики. Края пластинок между зубцами (промежутки) несут мелкие зубчики-щетинки в количестве до 6, обычно низких, но разновеликих. Количество крупных зубцов на наиболее крупных пластинках может достигать 12–15, но обычно хорошо сохраняются 9–10. Всего имеется 18 неполных пластинок. Размеры: длина пластинок от 2 до 3,5 мм, длина зубцов 0,3–0,45 мм, ширина их у основания 0,10–0,15 мм, расстояние между зубцами 0,15–0,20 мм.

**З а м е ч а н и я.** Несомненно к этому же роду, но возможно к другому виду относятся одновозрастные формы (два фрагмента), определены Е.А. Алексеевой (1983 а, табл. XI, фиг. 9,10; 1983б, табл. XVIII, фиг. 8,9) как сколекодонты *Hindeodella* sp., зиньковские слои венда Украины. По размерам они в 5 раз мельче и имеют более обильные зубчики-щетинки между крупными зубцами.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Венд, редкинская и могилев — подольская серии Русской платформ.



## ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ

Увеличение изображений на всех таблицах (кроме XLII, XLIV, XLVIII, LI, LVII, LVIII, LIX, LX) 0,9 против указанного в объяснениях.

### Т а б л и ц а I

1. *Ediacaria* sp. ПИН № 3994/668, слева виден фрагмент довольно толстого столона, дистальная более узкая часть которого не сохранилась, X 0,4; Подольское Приднестровье, венд, могилевская свита, лозомозовские слои.

2,5. *Ediacaria flindersi* Sprigg. 2 – ПИН № 3993/338, центральный диск весьма резко выступает над внешним кольцом, прикрепительный орган несколько деформирован и смещен влево, X 1; 5 – ПИН № 4482/153, более крупный экземпляр, ранее ошибочно отнесенный к *Tirasiana disciformis* Palič (Федонкин, 1981, табл. II, фиг. 4), морщинки вокруг центрального диска и по периферии зонтика связаны с постмортальной деформацией, X 0,7; Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита.

3,8. *Cyclomedusa* cf. *davidi* Sprigg. 3 – ПИН № 3994/350, X 1; 8 – ПИН № 3994/288, X 0,7; Подольское Приднестровье, венд, могилевская свита, лозомозовские слои.

4. *Cyclomedusa delicata* Fedonkin. ПИН № 3992/335, фрагмент аборальной стороны: центральный конус с разрушенной вершиной и часть широкой внешней зоны с регулярными концентрическими бороздками, X 1, Летний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита.

6. *Kullingia* (?) sp. ПИН № 3995/1, справа, *Nimbia occlusa* Fedonkin N 3995/2 слева сверху, X 1; Оленекское поднятие, р. Хорбусуонка, венд, хатышская свита.

7. *Cyclomedusa radiata* Sprigg. ПИН № 4482/167, частые радиальные бороздки лучше сохранились в периферической части тела, X 1; Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита.

### Т а б л и ц а II

1. *Ediacaria* sp. ПИН № 3993/417, фрагмент аборальной части, X 1; Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита.

2. *Ediacaria* sp. ПИН № 3394/334, отмечается продольное деление сразу на три части с образованием среднего треугольного сегмента и двух полукруглых частей первичного диска, X 0,7, Подольское Приднестровье, венд, могилевская свита, лозомозовские слои.

3. *Cyclomedusa* cf. *plana* Glaessner et Wade. ПИН № 3993/462, фрагмент зонтика медузоида с сохранившейся центральной частью и периферической слабо рассеченной краевой зоной, возможно, отвечает оральной стороне; радиальные морщины, вероятно, отвечают разрывам сплошности; центральный диск, видимо, соответствует ротовому отверстию, X 0,5; Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита.

4. *Ediacaria flindersi* Sprigg. ПИН № 3994/287, фрагмент аборальной части, X 0,5, Подольское Приднестровье, венд, могилевская свита, лозомозовские слои.

5. *Cyclomedusa plana* Glaessner et Wade. ПИН № 3993/602, фрагмент аборальной стороны с сохранившейся концентрически морщинистой центральной частью и гладкой зоной широкого внешнего кольца, X 0,5; Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита.

6. *Paliella* (?) sp. ПИН № 3993/1301, аборальная сторона, X 1; Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита

### Т а б л и ц а III

1, 6, 7. *Nimbia occlusa* Fedonkin. 1 – ПИН № 3994/533, особь, сохранившаяся в стадии почкования: справа внизу видна еще не отделившаяся особь, справа сверху отделившаяся особь все еще сохраняет спрямленную периферическую часть тела, по которой шло отпочкование от крупной материнской особи, X 1; 6 – ПИН № 3994/479-В, экземпляр с хорошо сохранившимся центральным буторком и резко рельефным внешним кольцом, X 1,3; 7 – ПИН № 3994/644, мелкие экземпляры, X 1, Подольское Приднестровье, венд, могилевская свита.

2,8. *Nimbia dniesteri* Fedonkin. 2 – голотип, ПИН № 3994/384-А, в стадии деления, два небольших центральных углубления округлой формы по обе стороны от линии перетяжки, возможно, отвечают двум новообразованным ротовым отверстиям, X 1; 8 – ПИН № 3994/374, X 1, местонахождение и возраст те же.

3,4. *Paliella* sp. 3 – ПИН № 3994/840, слева крупный экземпляр, справа две мелких особи, возможно, в стадии деления, X 1; 4 – ПИН № 3994/710, от центральной части деформированного при захоронении диска отходит гибкий стolon, X 1; местонахождение и возраст те же.

5. *Cyclomedusa* sp. ПИН № 3994/308, свидетельства столонииального размножения – видны тонкие длинные столоны, соединяющие особи различной величины, X 1, Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита.

9. *Paliella patelliformis* Fedonkin. ПИН № 3994/16, одна из начальных стадий деления: наметилась перетяжка, центральные бугорки уже разошлись, хотя индивиды еще не обособились, X 0,7; Подольское Приднестровье, венд, могилевская свита.

10. *Cyclomedusa* cf. *davidi* Sprigg. ПИН № 3994/370, начальная стадия продольного деления, хорошо видны два разошедшихся центральных бугорка и облегающие их почти отделившиеся внутренние концентрические кольца, внешние концентрические зоны еще составляют одно целое, X 1, местонахождение и возраст те же.

#### Т а б л и ц а I V

1,5. *Staurinidia crucicula* Fedonkin, gen. et sp. nov. Зонтик сохраняется в виде округлой депрессии (вегетативный гипорельеф), на площади которой рельефно выступают крестовидные радиальные валики (каналы), ведущие к овальным бугоркам (гонады). 1 – ПИН № 3993/392 А; 5 – ПИН № 3993/392 В; Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита.

2,3. *Beltanelloides sorichevae* Sokolov. ПИН № 3992/501, 502; отпечатки в аргиллитоподобных глинах; X 1; усть-пинезская свита, скважина Ярнема, глубина 118,4.

4. *Paliella* sp. ПИН № 3993/897, крупный экземпляр, аборальная часть; X 1, 3; Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита.

6. *Veprina undosa* Fedonkin. Голотип, ГИН № 4482/29, X 1, Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита

#### Т а б л и ц а V

1. Организм неясного систематического положения. ПИН № 3993/1301, базальная часть с прикрепительным диском, вверху видны три ветви, отходящие вверх от основного ствола, X 0,7; Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита.

2. *Beltanelliformis brunsaе* Menner. ПИН № 4464/115, аборальная сторона, X 1; Летний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита.

3. *Nemiana simplex* Palij. ПИН № 3995/104, характерные скопления, позитивный гипорельеф, X 0,3; Оленекское поднятие, р. Хорбусуонка, венд, хатыспытская свита.

4, 5, 6. *Protodipleurosoma rugulosum* Fedonkin. Аборальная сторона зонтика. 4 – ПИН № 3993/304, X 1; 6 – голотип, ГИН № 4482/21, X 0,7; крупные особи с хорошо выраженной медиальной бороздой, от которой в обе стороны отходят более тонкие иногда ветвящиеся морщинки. По периферии зонтика видны овальные образования, отделенные от зонтика бороздками (репродуктивные органы или отпочковывающиеся дочерние особи); 5 – ПИН № 3993/1302, юная особь, морщинки более глубокие, число их невелико, X 1; Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита.

7. *Cyclomedusa* of. *plana* Glaessner et Wade. ГИН № 4482/43, позитивный гипорельеф, оральная сторона зонтика, воронковидное углубление в центре зонтика, имеющее концентрическое строение, вероятно, отвечает ротовому отверстию, X 1, местонахождение и возраст те же

#### Т а б л и ц а VI

Все экземпляры, за исключением фиг. 1, происходят с Зимнего берега Белого моря; венд, усть-пинезская свита.

1–3. *Ovatoscutum concentricum* Glaessner et Wade: 1 – слепок с голотипа, X 1; кварциты Паунд, хр. Флиндерс, Южная Австралия; 2, 3 – менее крупные экземпляры, деформированные в процессе захоронения; 2 – ПИН № 3993/381; 3 – ПИН № 3993/382; X 1.

4. *Chondropion* sp. ПИН № 3993/78, фрагмент, X 1.

5. *Eooropita medusa* Wade. ПИН № 3993/1307, позитивный гипорельеф, оральная сторона; видны многочисленные щупальца (полипиды?), расположенные концентрическими зонами вокруг центрального ротового конуса, X 1.

6. *Kaisalia mensae* Fedonkin gen. et sp. nov. Голотип, ПИН № 3993/284, позитивный гипорельеф, аборальная сторона; на фоне узких регулярных концентрических колец, наблюдаемых по всей площади зонтика, выделяются три зоны – центральная, средняя и внешняя, отделенные невысокими уступами; X 0,5



## Т а б л и ц а VII

1.6. *Niemafora stellaris* Fedonkin; 1 – ПИН № 3993/1308, позитивный эпирельеф, детали строения зонтика не сохранились, значительная толщина щупалец допускает предположение, что они были полыми, × 1,6 – ПИН № 3993/309-А, негативный гипорельеф, на фоне отпечатка зонтика видны крупный центральный бугорок, который довольно часто сохраняется у этих форм, и более мелкие бугорки, расположенные довольно плотно на площади зонтика без видимого порядка (пояснение в тексте), × 1, Зимний берег Белого моря, венд, Усть-пинейская свита.

2. *Pomoria corolliformis* Fedonkin, ГИН № 4482/203, позитивный гипорельеф, оральная сторона, голотип справа, короткий хоботок у особи слева – смят, × 1,3; Летний берег Белого моря, венд, усть-пинейская свита.

3. *Armillifera parva* Fedonkin. Голотип, ГИН № 4482/109, негативный гипорельеф, × 2; местонахождение и возраст те же.

4. *Niemafora* sp. ПИН № 3995/00, обширный плоский зонтик довольно крупной медузы, × 0,7; Оленекское поднятие, р. Хорбусуонка, венд, хатыспытская свита.

5. *Ediacaria* cf. *flindersi* Sprigg. ПИН № 3994/626, негативный эпирельеф, оральная сторона, хорошо заметен краевой венчик щупалец, × 1; Подольское Приднестровье, венд, могилевская свита

## Т а б л и ц а VIII

Все экземпляры, кроме фиг. 2, происходят из Подольского Приднестровья; венд, могилевская свита.

1. *Conomedusites lobatus* Glaessner et Wade. ПИН № 3994/609, позитивный гипорельеф, аборальная сторона, краевые щупальца не сохранились, × 1.

2. *Medusinites asteroides* (Sprigg). ПИН № 3994/263, позитивный гипорельеф, аборальная сторона, × 2.

3. *Medusinites* sp. ПИН № 3994/363-Б, позитивный гипорельеф, аборальная сторона, внешнее кольцо несет признаки относительно регулярных радиальных структур, × 2.

4. *Volata septata* Fedonkin. ГИН № 4482/52-7, позитивный гипорельеф, голотип, × 2, Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинейская свита.

5,6. *Iridinitus multiradiatus* Fedonkin; 5 – голотип, ПИН № 3994/524, позитивный гипорельеф, центральная часть слегка вдавлена, хорошо сохранились многочисленные радиальные морщинки, × 2; 6 – ПИН № 3994/127, негативный гипорельеф, в котором, возможно, сохранилось внутреннее строение животного: радиальные структуры представляются более упорядоченными, × 2.

7. *Elasenia* sp. ПИН № 3994/583, позитивный гипорельеф, аборальная сторона, из десяти округлых бугорков внешнего кольца, которые, возможно, отвечают гонадам, лучше сохранились три слева, × 1.

8. *Elasenia aesevae* Fedonkin. Голотип, ПИН № 3994/338, позитивный гипорельеф, аборальная сторона, хорошо выражен центральный диск (желудок), вокруг которого располагаются довольно крупные округлые бугорки (гонады), × 2

## Т а б л и ц а IX

1.4. *Albumares brunsaе* Fedonkin; 1 – голотип, ГИН № 4464/14, × 3, 5; 2 – ПИН № 3992/510, × 5; негативный гипорельеф, на фоне вогнутых отпечатков рельефно выступают крупные удлиненные валики (гонады) и многочисленные мелкие ветвящиеся валики (каналы), Летний берег Белого моря, венд, усть-пинейская свита.

2. *Anfesta stankovskii* Fedonkin. ПИН № 3993/260-А, негативный гипорельеф, три крупных валика, отходящих от центральной депрессии, вероятно, отвечают гонадам; голотип внизу, × 1, Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинейская свита.

3, 5, 6. *Tribrachidium heraldicum* Glaessner; 3 – ПИН № 3994/580-А, негативный гипорельеф, × 3, Подольское Приднестровье, венд, могилевская свита; 5 – ПИН № 4482/150, негативный гипорельеф, значительно лучше сохранились "були", отходящие от проксимальных частей "рук", × 5, Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинейская свита; 6 – ПИН № 3993/654, позитивный эпирельеф, оральная сторона, многочисленные тонкие радиальные бороздки впадают в три дуговидных углубления, которые дистально заканчиваются округлыми депрессиями (ротовые отверстия), × 5, Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинейская свита

## Т а б л и ц а X

1. *Valdainia plumosa* Fedonkin. Голотип, ПИН № 3994/276, × 1, Подольское Приднестровье, венд, могилевская свита.

2, 3. *Pseudorhizostomites howchini* Sprigg; 2 – ГИН № 4482/27; 3 – ГИН № 4482/50; негативный гипорельеф, × 0,7, Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинейская свита.

4. *Podolimirus mirus* Fedonkin. Голотип, ПИН № 3994/417, × 0,5, Подольское Приднестровье, венд, могилевская свита.

5. *Paliella patelliformis* Fedonkin. ПИН № 3994/5, негативный эпирельеф, кустовой тип бесполого размножения, × 0,7. Местонахождение и возраст те же

Т а б л и ц а X I

- 1—4. *Pteridinium penoxa* Keller: 1 — ПИН № 3992/309, небольшой экземпляр, обнаруженный в слое алевропелита ориентированным вертикально и вкрест слоистости (возможно, прижизненное положение),  $\times 1$ ; 2 — ПИН №3992/400, латексный слепок, вблизи медиальной линии проксимальная часть каждого сегмента имеет структуры, которые можно интерпретировать как карманоподобные образования, обращенные более широкой открытой стороной к внешнему краю петалоида,  $\times 1$ ; 3 — ПИН № 3992/168, фрагмент крупного экземпляра с гладкими сегментами, дистальные концы которых (снизу на фотографии) сорваны и смещены,  $\times 0,5$ ; 4 — ПИН №3992/167, фрагмент петалоида с резко рельефными сегментами,  $\times 1$ ; Летний берег Белого моря, венд, усть-пинежская свита.
5. *Archangelia valdaica* Fedonkin. Голотип, ПИН № 3992/59,  $\times 1$ ; местонахождение и возраст те же

Т а б л и ц а X I I

1. *Vaveliksia velikanovi* Fedonkin. Голотип, ПИН № 3994/581  $\times 0,9$ ; Подольское Приднестровье, венд, могилевская свита.
2. *Charniodiscus* sp. ПИН № 3993/251, хорошо сохранился относительно крупный прикрепительный диск, выше которого менее рельефно сохранилось перистовидное тело с четко выраженным медиальным валиком и отходящими от него по обе стороны поперечными валиками (боковые выросты),  $\times 1$ ; Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинежская свита.
- 3, 5. *Inkrylovia lata* Fedonkin.: 3 — ПИН № 3992/507,  $\times 1$ ; 5 — ПИН № 3992/156,  $\times 1$ ; Летний берег Белого моря, венд, усть-пинежская свита.
4. *Charnia masoni* Ford. ПИН № 3993/1-15,  $\times 1$ ; Зимний берег Белого моря, усть-пинежская свита

Т а б л и ц а X I I I

1. *Khatyspytia grandis* Fedonkin gen. et sp. nov. Голотип, ПИН № 3995/132, колония с мощным прикрепительным органом, толстым основанием и относительно узкой перистовидной частью, плавно сужающейся кверху, тип роста моноподиальный, боковые выросты, толстые у основания, утончаются к дистальным концам и загибаются к вершине,  $\times 0,3$ ; Оленекское поднятие, р. Хорбусуонка, венд, хатыспытская свита.
- 2—4. *Charnia masoni* Ford: 2 — ПИН № 3995/126, молодая колония, с отчетливо выраженным симподиальным ветвлением боковых выростов,  $\times 1$ ; 3 — ПИН № 3995/125, фрагмент крупной формы,  $\times 1$ ; 4 — ПИН № 3995/173, ювенильная форма с сохранившимся прикрепительным диском,  $\times 1$ ; Оленекское поднятие, р. Хорбусуонка, венд, хатыспытская свита

Т а б л и ц а X I V

1. *Ramellina pennata* Fedonkin. Голотип, ГИН № 4482/47,  $\times 2$ ; Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинежская свита.
2. *Zimniella* sp. ПИН № 3993/343,  $\times 1$ ; местонахождение и возраст те же.
- 3, 4. *Vaizitsinia sophia* Sokolov et Fedonkin.: 3 — ПИН № 3993/1306, фрагмент нижней части колонии, довольно широкая осевая часть колонии внизу переходит в эллипсоидальное утолщение прикрепительный орган),  $\times 1$ ; 4 — голотип, ПИН № 3993/1305,  $\times 1$ ; скважина № 202 (Вайзица), глубина 328 м, венд, усть-пинежская свита.
5. Фрагмент крупной перистой формы неясного систематического положения, боковые выросты толстые и гладкие,  $\times 1$ ; левый берег р. Онеги в 1 км ниже устья р. Сомбы, венд, усть-пинежская свита.
6. *Vaizitsinia* sp. ПИН № 3993/65, ювенильная форма,  $\times 1$ , Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинежская свита

Т а б л и ц а X V

- 1, 2. *Lomosovis malus* Fedonkin: 1 — голотип, ПИН № 3994/418-А, снимок повернут на  $180^\circ$ , поэтому основание базальной части находится у верхнего края образца (прикрепительный орган не сохранился), отходящий вправо отросток переключен вблизи основания, его дистальный расширенный конец несет кистевидную часть, внизу слегка смятая *Dickinsonia* cf. *tenuis* Glaessner et Wade,  $\times 0,9$ ; 2 — ПИН № 3994/418-В, два длинных отростка с длинными кистевидными концами,  $\times 0,7$ ; Подольское Приднестровье, венд, могилевская свита, ломозовские слои

Т а б л и ц а X V I

- 1, 3, 6. *Palaeoplatoda segmentata* Fedonkin: 1 — ГИН № 4464/103, фрагмент, хорошо видны сегменты, отходящие от медиального валика, и сужение тела в его средней части,  $\times 1,4$ ; 3 — голотип, ГИН № 4464/101,  $\times 1$ ; 6 — ГИН № 4464/102, фрагмент с разрушенной концевой частью,  $\times 1,4$ ; Летний берег Белого моря, венд, усть-пинежская свита.



2. *Dickinsonia costata* Sprigg. ГИН № 4464/17, × 1; местонахождение и возраст те же.  
 3. *Dickinsonia cf. tenuis* Glaessner et Wade. ПИН № 3994/418, × 1,4; Подольское Приднестровье, венд, могилевская свита.  
 5, 7. *Dickinsonia lissa* Wade. 5 — ПИН № 3993/77, значительная часть правой стороны не сохранилась, сверху слева тело смято, × 3. 7 — ПИН № 3993/256, сегменты не сохранились, × 1,5; Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита

#### Т а б л и ц а XVII

Все экземпляры происходят с Зимнего берега Белого моря, венд, усть-пинезская свита.

- 1, 2, 5, 6. *Dickinsonia costata* Sprigg. 1 — ПИН № 3993/1305; 2 — ПИН № 3993/1304; взрослые особи, позитивный эпирельеф, × 1; 5<sub>2</sub> — ПИН № 3993/536: а — × 3, б — × 1; 6 — ПИН № 3993/537, негативный гипорельеф, × 1; ювенильные особи.  
 3. *Dickinsonia lissa* Wade. ПИН № 3993/451, фрагмент, негативный гипорельеф, × 1,5.  
 4. *Dickinsonia elongata* Glaessner et Wade. ПИН № 3993/119, фрагмент отпечатка средней части тела, × 1

#### Т а б л и ц а XVIII

- 1—3. *Dickinsonia costata* Sprigg. Латексный слепок с оригинала (Runnegar, 1982): 1 — общий вид, × 1; 2, 3 — фрагменты, изображенные с увеличением; отчетливо видно чередующееся положение проксимальных концов сегментов в месте их сочленения в медиальной зоне; Южная Австралия, венд, кварциты Ронсли.  
 4. *Dickinsonia elongata* Glaessner et Wade. ПИН № 3993/119-А, фрагмент, на котором справа видна часть медианного валика с отходящими от него в чередующейся позиции узких сегментов; слева сохранилось краевое ограничение отпечатка, × 1; Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита

#### Т а б л и ц а XIX

- 1, 2, 4, 8. *Onega stepanovi* Fedonkin. Латексные слепки с отпечатков, сохранившихся в негативном гипорельефе; 1 — ПИН № 3992/401, × 5; 2 — ПИН № 3992/504, × 5; 4 — ПИН № 3992/505, × 5; 8 — ГИН № 4464/57В; а — × 2; б — тот же экземпляр, сфотографированный с большим увеличением при другом освещении; Летний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита.  
 5, 6. — *Platyrholinia pholiata* Fedonkin: 5 — ПИН № 3993/191, × 1; 6 — голотип, ПИН № 3993/195, × 1; Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита.  
 7. *Vladimissa missarzhevskii* Fedonkin. Голотип, ПИН № 3993/204, × 1, местонахождение и возраст те же

#### Т а б л и ц а XX

1. *Spriggina floundersi* Glaessner. Слпок с голотипа, × 1; Южная Австралия, венд, кварциты Ронсли.  
 2. *Evmiakia aksionovi* Fedonkin. Голотип, ПИН № 3993/657, × 1; Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита.  
 3, 6, 7. *Paleolina* sp. ПИН № 3993С/1, 2, 3, фрагменты длинных, широких трубок, × 4, скважина Малиновки ПГО Архангельскгеология, глубина 360 м, венд, усть-пинезская свита.  
 4, 5. *Parvancorina minchami* Glaessner. Слпки с оригиналов, × 1, Южная Австралия, венд, кварциты Ронсли

#### Т а б л и ц а XXI

1. *Vendia sokolovi* Keller. Голотип, скважина Яренск, глуб. 1552 м, венд, усть-пинезская свита, редкинский горизонт.  
 2, 3. *Mialsemia semichatovi* Fedonkin gen. et sp. nov. ПИН № 3993/401, × 1: 2 — отпечаток, 3 — слпок (голотип), Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита.  
 4. *Pseudovendia* sp. ПИН № 3993/501, латексный слепок с отпечатка, сохранившегося в негативном гипорельефе, справа видна крупная удлиненная головная часть, за которой следует сегментированное тело, × 2; Летний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита.  
 5. *Spriggina borealis* Fedonkin. Голотип, ГИН № 4464/110, × 1, местонахождение и возраст те же.  
 6. *Bomakellia kelleri* Fedonkin. Голотип, ПИН № 3992/508, × 0,7, значительная часть левых плевроподобных придатков не сохранилось; местонахождение и возраст те же.  
 7. *Vendomia menneri* Keller. Латексный слепок с голотипа (ГИН № 4464/57А); местонахождение и возраст те же

Т а б л и ц а XXII

1. *Palaeopascichnus delicatus* Palij. ПИН № 3994/295, позитивный гипорельеф, × 1, Подольское Приднестровье, венд, могилевская свита.
2. *Bergaueria* sp. ПИН № 3994/306, позитивный гипорельеф, небольшие округлые бугорки – слепки с базальной части полипов неясного систематического положения; в верхней части видны следы латерального перемещения полипа в виде полосы дуговидных морщин, обращенных вогнутой стороной к терминальному бугорку; крупный округлый желобок – возможно, отпечаток медузы, × 0,7; местонахождение и возраст те же.
3. Скопления мелких округлых копролитов. ПИН № 3994/342, позитивный гипорельеф, × 1, местонахождение и возраст те же.
4. *Phycodes pedum* Seilacher. ПИН № 3994/26, позитивный гипорельеф, × 0,5; Подольское Приднестровье, устье р. Тернавы, балтийская серия (ровенский горизонт), хмельницкая свита.
5. *Treptichnus bifurcus* Miller (позитивный гипорельеф) с элементами *Phycodes pedum*, ПИН № 3994/26-А, × 0,7; местонахождение и возраст те же.
6. *Palaeopascichnus sinuosus* Fedonkin. Голотип, ГИН № 4310/202-6А, × 1,5; Летний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита.
7. *Treptichnus triplex* Palij. ПИН № 3994/38, × 0,7; Подольское Приднестровье, устье р. Тернавы, балтийская серия (ровенский горизонт), хмельницкая свита

Т а б л и ц а XXIII

Характерные следы из нижней части кессюсинской свиты (немакит-далдынский горизонт), р. Оленек, левый берег.

1. *Gordia* sp. ПИН № 3995А/9, × 0,5.
2. *Olenichnus irregularis* Fedonkin *ichnogen. et ichnosp. nov.* ПИН № 3995А/12А, негативный гипорельеф, × 0,5. Субгоризонтальные норы извилистых траекторий, образующие подобие сети с нерегулярной ячей. Судя по тому, что в пределах одной и той же системы нор есть узкие и более широкие ходы, можно предположить, что последние использовались неоднократно. Форма "ячей" от круглых до вытянутых, неправильных, размеры "ячей" также варьируют довольно широко.
3. *Planispiralichnus grandis* Fedonkin *ichnogen. et ichnosp. nov.* Голотип, ПИН № 3995А/101, × 0,3. Крупная горизонтальная система нор выедания, имеющая форму плоской спирали с плотно прилегающими витками, частично пересекающимися. Сечение норок – округлое.
4. *Protospiralichnus circularis* Fedonkin *ichnogen. et ichnosp. nov.* Голотип, ПИН № 3995А/103, × 0,3. Горизонтальные системы нор проедания, приуроченные к плоскости напластования между подстилающими аргиллитами и перекрывающими алевропелитами. Траектория нор имеет форму плоской спирали, которая начинается от центра, затем по достижении определенного радиуса спираль не расширяется и норы выедаются по кругу. Нередко наблюдается несколько витков с одним радиусом, при этом норы могут пересекаться, а сами круги с каждым витком могут смещаться в сторону.
5. *Phycodes* sp. ПИН № 3995А/226, × 0,5

Т а б л и ц а XXIV

1. *Planolites* sp. ПИН № 3995А/19, × 0,5. Ихноценоз, типичный для зон, переходных от венда к кембрию, и характеризующийся высокой степенью переработки осадка илоедами. Р. Оленек, кессюсинская свита, немакит-далдынский горизонт.
2. *Olenichnus irregularis* Fedonkin *ichnogen nov. et ichnosp. nov.* ПИН № 3995А/12Б, × 0,5. Местонахождение и возраст те же.
- 3, 4. *Didymaulichnus meanderiformis* Fedonkin *ichnosp. nov.*: 3 – голотип, ПИН № 3995А/232, × 0,5, позитивный гипорельеф; 4 – ПИН № 3995А/230, форма с менее размашистыми меандрами, × 0,5; крупные норы с характерным продольным желобком и гладкой поверхностью, траектория которых имеет форму меандров, более или менее широких, иногда петлевидных, р. Оленек, нижний кембрий, томмотский ярус, верхняя часть кессюсинской свиты

Т а б л и ц а XXV

1. *Planolites* sp. и норки с менискоидной структурой заполнения; ПИН № 3995А/256, × 1; р. Оленек, нижний кембрий, томмотский ярус, кессюсинская свита.
2. *Didymaulichnus cf. tirasensis* Palij. ПИН № 3995А/233, × 1; р. Оленек, кессюсинская свита, немакит-далдынский горизонт

Т а б л и ц а XXVI

- 1, 8. *Aulichnites* sp. Позитивный эфирельеф: 1 – ГИН № 4482/185, × 1; 8 – ГИН № 4482/82, × 1, сверху справа видна овальная депрессия, напоминающая кофейное зерно – возможно, след покоя небольшого билатерально-симметричного животного; Зимний берег Белого моря, венд, усть-пинезская свита.



2. *Neonereites renarius* Fedonkin. ГИН № 4482/118, позитивный гипорельеф, × 1, местонахождение и возраст те же.

3, 4. *Vimenites bacillaris* Fedonkin: 3 — ГИН № 4482/75, × 1; 4 — ГИН № 4482/61, × 0,5, в середине справа видны округлые фекальные пеллеты; позитивный гипорельеф, местонахождение и возраст те же.

5. *Skolithos declinatus* Fedonkin, *ichnosp. nov.* Голотип, ПИН № 3993/640, × 1. Тонкие цилиндрические прямые норки с гладкими стенками, угол наклона к плоскости напластования около 45°, длина норок до 50 мм, диаметр 2–3 мм. Число норок может достигать 2–3 на см<sup>2</sup>, местонахождение и возраст те же.

6. *Bilinichnus simplex* Fedonkin et Palij. ГИН № 4482/66, позитивный гипорельеф, × 1, местонахождение и возраст те же.

7. *Intrites punctatus* Fedonkin. Голотип, ГИН № 4482/81, позитивный гипорельеф, × 1,5, местонахождение и возраст те же

#### Т а б л и ц а XXVII

Все экземпляры происходят с Зимнего берега Белого моря; венд, усть-пинежская свита.

1. *Medvezhichnus pudicum* Fedonkin, *ichnogen. et ichnosp. nov.* Голотип, ПИН № 3993/1310, × 1. Нора округлого сечения, сохранившаяся в полурельефе на подошве песчанистого алевролита; характерным признаком является узкий медианный валик, идущий вдоль базальной части следа и ограниченный с обеих сторон регулярно-волнистыми (зигзаговидными) бороздками в верхней части снимка слева крупный караваеобразный слепок животного неясного систематического положения.

2. *Yelovichnus gracilis* Fedonkin *ichnogen. et ichnosp. nov.* Голотип, ПИН № 3993/1309, × 1. Узкий след (позитивный гипорельеф), образующий широкие дуговидные меандры, тесно прилегающие друг к другу, в результате чего выедается широкая полоса осадка; каждый из поперечных дуговидных ходов внутри этой полосы имеет нерегулярно волнистую траекторию, тем не менее вследствие плотного прилегания поперечных ходов внутри полосы выедания не остается необработанного пространства.

3. *Helminthoida* sp. ПИН № 3993/874, цилиндрические норки, сохранившиеся в позитивном гипорельефе, местами сплошь покрывающие плоскость напластования (справа вверх) в результате их тесного расположения, × 1.

4. *Neonereites renarius* Fedonkin (голотип) и *Palaeopascichnus delicatus* Palij. Позитивный гипорельеф, ГИН № 4482/163, × 1.

5. Следы проедания, близкие по способу образования к *Phycodes palmatum*. ГИН № 4482/49, позитивный гипорельеф, × 0,7

#### Т а б л и ц а XXVIII

Все экземпляры происходят с Летнего берега Белого моря; венд, усть-пинежская свита.

1. Двойной след ползания, оставлен животным в процессе перемещения посредством вентральной перистальтики (педальная волна), ГИН № 4464/184, × 1.

2. *Nenoxites curvus* Fedonkin. Голотип, ГИН № 4310/202–4, × 1.

3, 6. *Planolites* cf. *serpens* (Webby). Позитивный гипорельеф: 3 — ГИН № 4464/173, 6 — ГИН № 4464/174, × 1.

4, 5. *Neonereites biserialis* Seilacher. Позитивный гипорельеф: 4 — ГИН № 4464/179, 5 — ГИН № 4464/180, × 2

#### Т а б л и ц а XXIX

1. *Tirasiana disciformis* Palij. ЦГМ, обр. № 1/74, × 1, ширококовское водохранилище, р-н пос. Няр, бассейн р. Чусовой, сълвицкая серия, чернокаменная свита.

2. *Tirasiana* cf. *soniformis* Palij. ЦГМ, обр. № 2/74, × 1, местонахождение и возраст те же.

3. *Tirasiana concentralis* Becker. ЦГМ, обр. № 232/72, × 1, местонахождение и возраст те же.

4. *Tirasiana cocarda* Becker, sp. nov. Голотип, ЦГМ, обр. № 2/72, × 1, местонахождение и возраст те же.

5. *Arumberia banksi* Glaessner and Walter. ЦГМ, обр. № 2646/1969, × 0,5, бассейн р. Чусовой, р-н устья р. Койвы, сълвицкая серия, устьсълвицкая свита.

6. *Nemiana simplex* Palij. ЦГМ, обр. № 7/76, × 1, ширококовское водохранилище, р-на пос. Няр, бассейн р. Чусовой, сълвицкая серия, чернокаменная свита

#### Т а б л и ц а XXX

1–5. *Vendotaenia antiqua forma tertia* Gnilovskaya. Слоевница на породе, керн скважин: 1 — обр. L-80-1, × 3, Вост. Польша, скв. Лопенник, гл. 5448, 4–5449, 3 м, верхний венд, любельская серия; 2 — обр. Б-754-4, × 1, Молдавия, пр. берег р. Днестр, с. Болотино, скв. 1, гл. 754, 1–755, 2 м, вальдайская серия, каушанская свита, калюские слои; 3 — обр. L-80-2, × 3, фрагмент поверхности



керна, изображенного на фиг. 4. Вост. Польша, скв. Лопенник, гл. 5448,4–5449,3 м, верхний венд, любельская серия; 4 – обр. L-80-2, поверхность керна, X 1, местонахождение и возраст те же; 5 – обр. L-80-1, поверхность керна, фрагмент которого изображен на фиг. 1, X 1, Вост. Польша, скв. Лопенник, гл. 5448,4–5449,3 м, верхний венд, любекская серия

#### Т а б л и ц а XXXI

1–6. *Vendotaenia antiqua* Gnilovskaya. Экземпляры на породе, керн скважины: 1 – *Vendotaenia antiqua forma quarta* Gnilovskaya, обр. Б-768-1, X 3, Молдавия, пр. бер. р. Днестр, с. Болотино, скв. 1, гл. 766,2–768,5 м, могилев-подольская серия, каушанская свита, калюские слои; 2 – *Vendotaenia antiqua forma prima* Gnilovskaya, обр. L-80-3, X 1, Вост. Польша, скв. Лопенник, гл. 5448,4–5449,3 м, верхний венд, любельская серия; 3 – *Vendotaenia antiqua forma tertia* Gn., обр. Др-537, X 1, Белоруссия, скв. Дрисса (Верхнедвинск), гл. 537–541,9 м, валдайская серия, котлинский горизонт; 4 – *Vendotaenia antiqua forma secunda* Gn., обр. Б-768-2, X 3, Молдавия, пр. берег р. Днестр, с. Болотино, скв. 1, гл. 766,2–768,5 м, могилев-подольская серия, каушанская свита, калюские слои; 5 – *Vendotaenia antiqua forma secunda* Gn., обр. Б-676, X 3, местонахождение и возраст те же, гл. 676–679,5 м, авдарминская серия, соколецкая свита; 6 – *Vendotaenia antiqua forma prima* Gnilovskaya, обр. Б-679, X 3, местонахождение и возраст те же, гл. 679,0–681,8 м, авдарминская серия, соколецкая свита

#### Т а б л и ц а XXXII

1–4. *Vendotaenia antiqua* Gnilovskaya. Отматерированные фрагменты слоевищ с органами размножения: 1 – преп. Ров. 29-4, фрагмент слоевища с тремя спорангиями, X 200; скв. Ровно-2г, гл. 29–32 м, венд, валдайская серия, котлинский горизонт; 2 – преп. Ров. 29-1, фрагмент слоевища с шестью спорангиями, расположенными в ряд, X 100, местонахождение и возраст те же; 3 – преп. Ров. 29-5, спорангии на поверхности органической пленки, X 200, местонахождение и возраст те же

#### Т а б л и ц а XXXIII

1–3, 5, 6. *Vendotaenia antiqua* Gn. Отматерированные фрагменты слоевища: 1 – преп. К-16-9, X 300, Восточная Польша, скв. Каплоносы, гл. 1371 м, венд, люблинская серия; 2 – преп. К-16-8, X 180, местонахождение и возраст те же; 3 – преп. Бол.-145-9, слоевище в месте разветвления, X 50, Молдавия, скв. Болотино-1, гл. 524,7–527,3 м, венд, авдарминская серия, ферапонтьевская свита; 5 – преп. Тор.-842-8, фрагмент слоевища с россыпью точечных органических сгущений, X 50, скв. Торопец, гл. 842,3–846,3 м, венд, котлинская свита; 6 – преп. ол.-145-1, фрагмент слоевища со структурой из перекрещивающихся тяжей, X 50, Молдавия, скв. Болотино-1, гл. 524,7–527,3 м, венд, авдарминская серия, ферапонтьевская свита. 4 – Лентовидный фрагмент из переплетенных нитей. Преп. Бол.-130-3, X 110, Молдавия, скв. Болотино-1, гл. 462,3–462,6 м, авдарминская серия, ферапонтьевская свита (верхи).

7 – *Orbisiana Sokolov*. Преп. Дор. 873-2, отматерированный фрагмент колонии на органической пленке X 50, скв. Дорогобуж, гл. 873–881 м, редкинская серия, нелидовская свита

#### Т а б л и ц а XXXIV

1–4. *Turasotaenia Gnilovskaya*: 1 – *T. podolica* Gn., Обр. 6931-1, слоевища на породе, образец из обнажения, X 3, Подольское Приднестровье, с. Китайгород, лев. берег р. Тернава, венд, каниловская свита; 2 – *T. tungusica* Gn., преп. ПВ-16-4а-2, отматерированный фрагмент слоевища, X 50, Сибирская платформа, Туруханское поднятие, р. Сухая Тунгуска, платоновская свита, немакит-далдынский горизонт; 3 – *T. podolica* Gn., преп. Бол.-132-2, отматерированный фрагмент слоевища, смятый в многочисленные продольные складки, X 120, Молдавия, скв. Болотино-1, гл. 479,6–482,7 м, авдарминская серия, ферапонтьевская свита (верхи); 4 – *T. podolica* Gn., преп. Бол.-135-4, отматерированный фрагмент слоевища, смятый в тонкие поперечные складки, X 125, местонахождение и возраст те же

#### Т а б л и ц а XXXV

1. *Aataenia reticularis* Gn. Преп. А-138-7, многорядное многоклеточное слоевище на сапропелевой пленке, X 300, Эстония, скв. Аа, гл. 138–140 м, поваровская серия, петровская свита.

2–4, 6. *Eoholynia mosquensis* Gn. Отматерированные фрагменты слоевищ: 2 – преп. Сол. 1983-2, монопоидальное ветвление одной из главных осей слоевища, X 15, скв. Солигалич, гл. 1983–1990 м, редкинская серия, бородинская свита; 3 – преп. Рос. 1604-2, узел ветвления слоевища с несколькими главными ветвями, X 15, скв. Рослятино, гл. 1605–1608 м, возраст тот же; 4 – преп. Сол. 1983-1, участок главной ветви слоевища со спорангиями на сапропелевой пленке, X 150, скв. Солигалич, гл. 1983–1990 м, возраст тот же; 6 – преп. Гал. 3641-13, участок главной ветви с боковой ветвью, X 250, скв. Галич, гл. 3641–3642 м, редкинская серия, бородинская свита.

5. *Dvinia fibrosa* Gn. Преп. Др. 454-1, фрагмент отматерированного слоевища, X 140, Белоруссия, скв. Верхнедвинская (Дрисса), нижний кембрий, балтийская серия, лонтоваский горизонт



Т а б л и ц а XXXVI

1а, б, 3, 5. *Caudina cauda* Gn. Отмacerированные слоевища: 1 — голотип, преп. Дор. 813-1: а — общий вид организма, × 20; б — верхний конец организма, × 50; скв. Дорогобуж, гл. 813,3—816 м, редкинская серия, бординская свита; 3 — преп. Дор. 813-2, общий вид организма, верхняя часть пригнута вниз и перекручена под прямым углом, × 30, местонахождение и возраст те же; 5 — преп. 813-3, × 240; нижний конец организма, местонахождение и возраст те же.

2. *Vendotaenia* sp. Преп. Тор. 842-1, фрагмент слоевища со спорами, расположенными продольными рядами, × 50, скв. Торопец, гл. 842,3—846,3 м, поваровская серия, селигерская свита.

4. *Sarmenta serpitula* Gnilovskaya. Преп. Вор. 1029-1, трубковидные эпибионты на субстрате, × 240, скв. Воробьево, гл. 1029,5—1033,5 м, поваровская серия, макарьевская свита

Т а б л и ц а XXXVII

1—6. *Primoflagella speciosa* Gnilovskaya. Отмacerированные организмы на слоевищах *Vendotaenia* и органических пленках: 1 — преп. Ров. 27-5, спорангии, иногда видны спорангиеносцы, × 1000, амплитудный микроскоп; скв. Ровно-2, гл. 27,2—28 м, валдайская серия, котлинский горизонт; 2 — преп. Купа-330-2-участок 1, мицелий, спорангиеносные гифы, спорангии, видно ветвление мицелия, × 1000, положительный фазовый контраст, Белоруссия, скв. Купа, гл. 330—338 м, валдайская серия, котлинский горизонт; 3 — преп. Купа — 330-5, интенсивно ветвящийся мицелий, × 1000, положительный фазовый контраст, местонахождение и возраст те же; 4 — преп. Купа-330-2, участок 2, мицелий, спорангиеносные гифы, спорангии, × 1000, положительный фазовый контраст, местонахождение и возраст те же; 5 — преп. Ров.-2-27-5, мицелий, спорангиеносные гифы и спорангии, хорошо видно ветвление гифов, лежащих на краю слоевища *Vendotaenia*, × 1000, положительный фазовый контраст; скв. Ровно, гл. 27,2—28 м, возраст тот же; 6 — преп. Др. 537—3, спорангии, неясно видны спорангиеносные гифы, × 1000, амплитудный микроскоп, скв. Верхнедвинская (Дрисса), гл. 537,0—541,9 м, возраст тот же

Т а б л и ц а XXXVIII

1, 3—6. *Primoflagella speciosa* Gnilovskaya. Спорангии *Primoflagella speciosa* Gn.: 1 — преп. Купа 330-3, зрелый спорангий с многочисленными спорами (?), расположенными цепочками, в средней части спорангия границы между спорами внутри цепочки неотчетливы, × 60 000, интерференционный фазовый контраст, негативное изображение; Белоруссия, скв. Купа, гл. 330—338 м, валдайская серия, котлинский горизонт; 3 — преп. Купа 330—13, спорангий и спорангиеносная гифа, споры (?) внутри спорангия расположены в один ряд, одна над другой, спорангиеносная гифа трубчатая, × 70 000, электронный микроскоп, проводка глутаральдегид, местонахождение и возраст те же; 4 — преп. Купа 330-14, споры (?) в спорангии, расположенные одна над другой в одну цепочку, × 45 000, электронный микроскоп, проводка глутаральдегид, местонахождение и возраст те же; 5 — преп. Купа 330-15, гифа мицелия, × 170 000, электронный микроскоп, проводка глутаральдегид, местонахождение и возраст те же; 6 — преп. Тор. 842—26, спорангии на сапропелевой пленке, оплетенной гифами мицелия, × 3000, сканирующий микроскоп, скв. Торопец, гл. 842,3—846,3 м, поваровская серия, селигерская свита.

2. Россыпь спор (?), высыпавшихся от созревших спорангиев. Преп. Купа 330—5, мелкие удлиненные образования, расположенные скоплениями, попарно, одиночно, × 1000, интерференционный фазовый контраст, скв. Купа, гл. 330—338 м, валдайская серия, котлинский горизонт.

Микрофоссилии, изображенные на таблицах XXXIV—LVI, происходят из верхнего венда северо-западной и центральной частей Восточно-Европейской платформы

Т а б л и ц а XXXIX

Акритархи редкинского горизонта. Увеличение всех фигур 1000.

Все экземпляры происходят из скв. Редкино, Калининская обл.

1—4, 8—9. *Leiosphaeridia minor* (Schep.). 1, 3 — преп. 174/1, интервал 1636,0—1671,0 м; 2 — преп. 179/1, интервал 1636,0—1671,0 м; 4 — преп. 178/1, интервал 1636,0—1671,0 м; 8, 9 — группа форм, преп. 196/1, интервал 1678,0—1687,0 м.

5—7. *Leiosphaeridia pelucida* (Schep.). Преп. 196/1, интервал 1678,0—1687,0 м

Т а б л и ц а XL

Акритархи редкинского горизонта. Увеличение всех фигур 1000.

Все экземпляры происходят из скв. Редкино, Калининская обл.

1—3, 5. *Leiosphaeridia aperta* (Schep.). 1 — преп. 182/1, интервал 1636,0—1671,0 м; 2 — преп. 180/1, интервал 1636,0—1671,0 м; 3 — группа форм, преп. 196/1, интервал 1678,0—1687,0 м; 5 — преп. 192/1, интервал 1636,0—1671,0 м.

4, 6, 7—9. *Orygmatosphaeridium rubiginosum* Andr. 4 — преп. 169/1, интервал 1636,0—1671,0 м; 6, 8 — преп. 182/1, интервал 1636,0—1671,0 м; 7 — преп. 173/1, интервал 1636,0—1671,0 м; 9 — преп. 175/1, интервал 1636,0—1671,0 м.

10. *Leiosphaeridia* sp. Преп. 178/1, интервал 1636,0—1671,0 м

#### Т а б л и ц а XLI

Нитчатые формы и акритархи редкинского горизонта. Увеличение фиг. 7–330, остальные – 1000. Все экземпляры происходят из скв. Редкино, Калининская обл.

1, 2. Обрывки гладких нитчатых форм (на фиг. 2 видны округлые полости, образовавшиеся после растворения фрамбоидальных форм пирита): 1 – преп. 180/1, интервал 1636,0–1671,0 м; 2 – преп. 173/1, интервал 1636,0–1671,0 м.

3. *Oscillatorites* sp. Преп. 174/1, интервал 1636,0–1671,0 м.

4–6. Микрофоссилии группы *Rudnjana Golub*. 4 – преп. 188/1, интервал 1636,0–1671,0 м; 5–6 – преп. 204/1, интервал 1716,0–1720,0 м.

7. Обрывок нитчатой формы (в центре видно клеточное строение). Преп. 170/1, интервал 1636,0–1671,0 м.

8, 9. *Bavlinella faveolata* Schep. 8 – преп. 169/1, интервал 1636,0–1671,0 м; 9 (группа форм) – преп. 204/1, интервал 1716,0–1720,0 м.

10. Обрывок нитчатой формы (хорошо видно клеточное строение). Преп. 173/1, интервал 1636,0–1671,0 м

#### Т а б л и ц а XLII

Акритархи котлинского горизонта. Увеличение всех фигур 1000.

1. *Leiosphaeridia minor* (Schep.). Преп. 448/1, Эстония, скв. Каагвере, гл. 442,6 м, котлинская свита.

2, 5–7, 9, 10. *Leiosphaeridia aperta* (Schep.). 2, 7 – преп. 163/1, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1328,0–1338,0 м; 5 – преп. 1227/2, окрестности Ленинграда; 6 – преп. 448/1, Эстония, скв. Каагвере, гл. 442,6 м; 9 – преп. 157/1, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1229,5–1236,0 м; 10 – преп. 165/1, скв. Редкино, интервал 1338,0–1356,5 м; котлинская свита (ламинаритовые слои).

3, 4. *Leiosphaeridia pelucida* (Schep.). 3 – преп. 1228/1, окрестности Ленинграда; 4 – преп. 163/1, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1328,0–1338,0 м; котлинская свита (ламинаритовые слои).

8, 13–15. *Leiosphaeridia effusa* (Schep.). 8 – преп. 491/1, Эстония, скв. Ранна–Пунгерья, гл. 267,0 м; 13 – преп. 1227/1; 14 – преп. 1230/2, окрестности Ленинграда; 15 – преп. 163/2, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1328,0–1338,0 м; котлинская свита (ламинаритовые слои).

11, 12. *Leiosphaeridia bicrura* Jankauskas. 11 – преп. 1227/2, окрестности Ленинграда; 12 – преп. 2735/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 921,5 м, котлинская свита (ламинаритовые слои)

#### Т а б л и ц а XLIII

Акритархи котлинского горизонта. Увеличение фиг. 6–330, остальные – 1000.

1–5. *Leiosphaeridia effusa* (Schep.). 1 – преп. 166/3, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1338,0–1356,5 м; 2 – преп. 492/1, Эстония, скв. Ранна–Пунгерья, гл. 274,8 м; 3 – преп. 2728/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 883,5 м; 4 – преп. 491/1, Эстония, скв. Ранна–Пунгерья, гл. 267,0 м; 5 – преп. 448/1, Эстония, скв. Каагвере, гл. 442,6 м; котлинская свита (ламинаритовые слои).

6. *Leiosphaeridia gigantea* (Schep.). Преп. 1230/2, окрестности Ленинграда, котлинская свита (ламинаритовые слои)

#### Т а б л и ц а XLIV

Акритархи и споры котлинского горизонта. Увеличение фиг. 1–9–2000, фиг. 10–330, фиг. 11–13–1000.

1–9. *Ambiguaspora parvula* Volk. 1–3 группа спор, преп. 2731/2, Латвия, скв. Балтанава, гл. 899,6 м, котлинская свита; 4 – преп. 1244/1; 5 (голотип) – преп. 1244/2; 6, 7 – преп. 1244/4; 8 – преп. 1244/5; 9 (группа спор) – преп. 1244/4, окрестности Ленинграда; котлинская свита (ламинаритовые слои).

10, 13. *Leiosphaeridia pelucida* (Schep.). 10 (группа форм) – преп. 165/1, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1338,0–1356,5 м; 13 – преп. 2729/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 889,0 м; котлинская свита (ламинаритовые слои).

11. *Orygmatosphaeridium rubiginosum* Andr. Преп. 279/1, Эстония, скв. Нарва, гл. 149,3 м, котлинская свита.

12. *Leiosphaeridia aperta* (Schep.). Группа форм. Преп. 157/1, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1229,5–1236,0 м, котлинская свита (ламинаритовые слои)

#### Т а б л и ц а XLV

Нитчатые формы котлинского горизонта. Увеличение всех фигур 1000.

1–8. Обрывки гладких нитчатых асептатных форм. 1, 4, 8 – преп. 166/3, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1338,0–1356,5 м; 2 (сдвоенные нити) – преп. 157/1; Калининская обл.,



скв. Редкино, интервал 1229,5–1236,0 м; 3 – преп. 1244/4, окрестности Ленинграда; 5 – преп. 2728/1; Латвия, скв. Балтанава, гл. 883,5 м; 6 (нить развернутая по спирали) – преп. 1227/2, окрестности Ленинграда, 7 – преп. 278/1, Эстония; скв. Нарва, гл. 144,15 м; котлинская свита (ламинаритовые слои)

#### Т а б л и ц а XLVI

Нитчатые формы котлинского горизонта. Увеличение всех фигур 1000.

1–5, 8. *Oscillatorites* div. sp. 1 – преп. 1227/2, окрестности Ленинграда; 2 – преп. 279/1, Эстония, скв. Нарва, гл. 149,3 м; 3 – преп. 157/1, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1229,5–1236,0 м; 4 – преп. 2729/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 889,0 м; 5 – преп. 2728/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 883,5 м; 8 – преп. 166/3, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1338,0–1356,5 м; котлинская свита (ламинаритовые слои).

6, 7, 9. Обрывки нитчатых форм с кольчатыми утолщениями. 6 – преп. 1235/1; 7 – преп. 1227/1, окрестности Ленинграда; 9 – преп. 166/3, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1338,5–1356,5 м; котлинская свита (ламинаритовые слои)

#### Т а б л и ц а XLVII

Нитчатые формы котлинского горизонта. Увеличение фиг. 1–330; остальные – 1000.

1–5. Обрывки нитчатых форм с продольными утолщениями, создающими при пересечении ромбический рисунок: 1, 2 (верхняя часть нити изображенной на фиг. 1) – преп. 1227/2 окрестности Ленинграда; 3 – преп. 278/1, Эстония, скв. Нарва, гл. 144,5 м; 4 – преп. 157/1, Калининская обл. скв. Редкино, интервал 1229,5–1236,0 м; 5 – преп. 2729/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 889,0 м; котлинская свита (ламинаритовые слои).

6–9. Обрывки гладких нитчатых асепатных форм. 6, 9 – преп. 166/3, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1338,0–1356,5 м; 7 – преп. 279/1, Эстония, скв. Нарва, гл. 149,3 м; 8 – преп. 1244/4, окрестности Ленинграда, котлинская свита (ламинаритовые слои)

#### Т а б л и ц а XLVIII

Нитчатые формы котлинского горизонта. Увеличение всех фигур 1000.

1, 2, 3. Обрывки нитчатых асепатных форм с сильно суженными и вытянутыми окончаниями. 1 – преп. 1228/1, окрестности Ленинграда; 2 – преп. 2729/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 889,0 м; 3 – преп. 1232/1, окрестности Ленинграда; котлинская свита (ламинаритовые слои).

4, 10. *Tortunema* sp. 4 – преп. 1232/1; 10 – преп. 1228/1; окрестности Ленинграда; котлинская свита (ламинаритовые слои).

5, 6. *Micrhystridium* sp. 1 – Преп. 1227/1, окрестности Ленинграда, котлинская свита (ламинаритовые слои).

7, 8. *Micrhystridium tornatum* Volk. Преп. 163/1, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1328,0–1338,0; котлинская свита (ламинаритовые слои).

9, 11. *Bavlinella faveolata* Schep. 9 – преп. 448/1, Эстония, скв. Каагвере, гл. 442,6 м; 11 (группа форм) – преп. 165/1, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1338,0–1356,5 м; котлинская свита (ламинаритовые слои).

12. Пучок нитей (слева отделившаяся нить). Преп. 1235/1, окрестности Ленинграда, котлинская свита (ламинаритовые слои)

#### Т а б л и ц а XLIX

Рудняны котлинского горизонта. Увеличение всех фигур 1000.

1–11. Микрофосилии группы *Rudnjana Golub.* 1, 8 – преп. 1227/2, окрестности Ленинграда; 2, 6 – преп. 166/3, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1338,0–1356,5 м; 3, 5, 7, 10 – преп. 1227/1, окрестности Ленинграда; 4, 11 – преп. 2729/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 889,0 м; 9 – преп. 2728/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 883,5 м; котлинская свита (ламинаритовые слои)

#### Т а б л и ц а L

Акритархи ровенского горизонта. Увеличение всех фигур 1000.

1, 2, 5, 6. *Leiosphaeridia aperta* (Schep.). 1 – преп. 2723/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 850,0 м; 2 – преп. 2724/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 855,0 м; 5 – преп. 1223/1, окрестности Ленинграда; ровенский горизонт; 6 – преп. 159/1, Калининская обл., скв. Редкино, 1190,0–1192,0 м, синие глины.

3, 4, 7, 8. *Leiosphaeridia effusa* (Schep.). 3, 7 – преп. 162/1, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1179,0–1190,0 м; 4 – преп. 159/1, Калининская обл. скв. Редкино, интервал 1190,0–1192,0 м; синие глины; 8 – преп. 2721/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 844,9 м, ровенский горизонт.

9, 11. *Leiosphaeridia pelucida* (Schep.). 9 – преп. 2721/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 844,9 м, ровен-

ский горизонт; 11 — преп. 161/2, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1179,0—1190,0 м, синие глины.

10. *Oryctoglyphus rubiginosus* Andr. Преп. 161/2, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1179,0—1190,0 м, синие глины

#### Т а б л и ц а I

Акритархи ровенского горизонта. Увеличение всех фигур 1000.

1—4, 7. *Michrystidium tornatum* Volk. 1, 2 — преп. 1223/1, окрестности Ленинграда, ровенский горизонт; 3, 4 — преп. 2721/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 844,9 м, ровенский горизонт; 7 — преп. 160/1, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1190,0—1192,0 м, синие глины.

5, 6, 8—10, 15. *Leiosphaeridia bicrura* Jankauskas. 5, 8 — преп. 161/2, интервал 1179,0—1190,0 м; 6 — преп. 160/1, интервал 1190,0—1192,0 м; Калининская обл., скв. Редкино, синие глины; 9—15 — преп. 1226/2, окрестности Ленинграда, ровенский горизонт; 10 — преп. 2723/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 850,0 м, ровенский горизонт.

11, 12. *Leiosphaeridia* sp. с округлым пиломом. 11 — преп. 1223/1, окрестности Ленинграда, ровенский горизонт; 12 — преп. 161/2, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1179,0—1190 м, синие глины.

13, 14, 16—19. *Leiosphaeridia dehisca* Paševičiene. 13, 16, 18 — преп. 161/2, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1179,0—1190,0 м, синие глины; 14 — преп. 2724/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 855,0 м, ровенский горизонт; 17 — преп. 1223/1; 19 — преп. 1226/2; окрестности Ленинграда; ровенский горизонт.

20, 21. *Leiosphaeridia minor* (Scher.). Группа форм. 20 — преп. 2721/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 844,9 м; 21 — преп. 1225/1, окрестности Ленинграда; ровенский горизонт

#### Т а б л и ц а II

Акритархи и нитчатые формы ровенского горизонта. Увеличение фиг. 6, 7 — 330, остальные — 1000.

1. *Leiotrichoides typicus* Hermann. Преп. 1225/1, окрестности Ленинграда, ровенский горизонт.

2, 8, 9. Обрывки гладких асепатных нитчатых форм. 2 — преп. 1226/2, окрестности Ленинграда; 8 — преп. 2721/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 844,9 м; ровенский горизонт; 9 — преп. 160/1, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1190,0—1192,0 м, синие глины.

3, 4. Обрывки нитчатых форм с кольчатыми утолщениями. 3 — преп. 1225/1; 4 — преп. 1223/1; окрестности Ленинграда, ровенский горизонт.

5. *Seratophyton duplicum* Paševičiene. Преп. 1226/2, окрестности Ленинграда, ровенский горизонт.

6. *Seratophyton vernicosum* Kirjanov. Преп. 1226/2, окрестности Ленинграда, ровенский горизонт.

7. *Seratophyton* sp. Преп. 1226/2, окрестности Ленинграда, ровенский горизонт.

10. Трубка с кольчатыми утолщениями. Преп. 1225/1, окрестности Ленинграда, ровенский горизонт.

11. *Oscillatorites* sp. Преп. 161/2, Калининская обл., скв. Редкино, интервал 1179,0—1190,0 м, синие глины

#### Т а б л и ц а III

Акритархи лонтоваского горизонта. Увеличение всех фигур 1000.

1, 2. *Granomarginata squamesea* Volk. 1 — голотип, преп. 270/1, Эстония, скв. Нарва, гл. 89, 35 м; 2 — преп. 473/1, Эстония, скв. Ранна-Пунгерья, гл. 179,0 м; лонтоваская свита.

3. *Granomarginata* sp. Преп. 2720/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 843,5 м, лонтоваский горизонт.

4, 5. *Granomarginata prima* Naum. 4 — преп. 411/1, Эстония, скв. Улясте, гл. 112,9 м; 5 — преп. 473/1; скв. Ранна-Пунгерья, гл. 179,0 м; лонтоваская свита.

6. *Pterospertmorsimorpha* sp. Преп. 442/1, Эстония, скв. Каагвере, гл. 399,8 м, лонтоваская свита.

7. Тип. В. Преп. 473/1, Эстония, скв. Ранна-Пунгерья, гл. 179,0 м, лонтоваская свита.

8. *Leiomarginata simplex* Naum. Преп. 411/1, Эстония, скв. Улясте, гл. 112,9 м, лонтоваская свита.

9, 10. *Leiosphaeridia* sp. I. 9 — преп. 272/1, Эстония, скв. Нарва, гл. 100,35 м, лонтоваская свита;

10 — преп. 2720/1, Латвия, скв. Балтанава, гл. 843,5 м; лонтоваский горизонт.

11. *Pulvinosphaeridium antiquum* Paševičiene. Преп. 473/1, Эстония, скв. Ранна-Пунгерья, гл. 179,0 м, лонтоваская свита

#### Т а б л и ц а LIV

Акритархи и нитчатые формы лонтоваского горизонта.

Увеличение фиг. 4, 9 — 330, остальные — 1000.

1, 4, 5. *Leiosphaeridia effusa* (Scher.). 1 — преп. 312/1, Эстония, скв. Паламусе, гл. 350,00 м; 4 (группа форм) — преп. 444/1, Эстония, скв. Каагвере, гл. 408,8 м; 5 — преп. 310/1, Эстония, скв. Паламусе, гл. 337,65 м; лонтоваская свита.



2. Тип А. Преп. 254/2, Эстония, скв. Нарва, гл. 25,8 м, лонтоваская свита.  
 3. *Leiosphaeridia aperta* (Schep.). Преп. 411/1, Эстония, скв. Ульясте, гл. 112,9 м, лонтоваская свита.  
 6, 7. Обрывки гладких нитчатых асепатных форм (на фиг. 7 коническое окончание нити). Преп. 270/1, Эстония, скв. Нарва, гл. 89,35 м, лонтоваская свита.  
 8, 9. *Tasmanites tenellus* Volk. 8 – левая верхняя часть экземпляра, изображенного на фиг. 9. Преп. 413/1, Эстония, скв. Ульясте, гл. 125,9 м, лонтоваская свита

#### Т а б л и ц а LV

Акритархи древлянского, редкинского и котлинского горизонтов Вольно-Подолии (материал Е.А. Асеевой).

1. *Leiosphaeridia effusa* (Schep.). Преп. 242,  $\times 500$ , Подолия, скв. 11673 – Гусятин, 574 м, могилев-подольская серия, ярышевская свита, зиньковские слои. Гладкая, уплощенно-сферическая оболочка с утолщенной стенкой, имеющая четкие ланцетовидные накладные складки смятия, размер 40–70 мкм.

2. *Leiosphaeridia aperta* (Schep.). Преп. 52/1,  $\times 700$ , Подолия, скв. 14671 – Куражин, инт. 171,2–175,0 м, могилев-подольская серия, ярышевская свита, зиньковские слои. Гладкая, уплощенно-сферическая оболочка с утолщенной стенкой, имеющая четкие узкие накладные складки смятия, размер 20–40 мкм.

3, 4. *Leiosphaeridia parva* Ass. Преп. 265,  $\times 700$ , Подолия, скв. 11673 – Гусятин, гл. 646 м, волинская серия, грушкинская свита. Уплощенно-сферические оболочки с утолщенной стенкой, смятой в мелкие морщинки, образующие мелкобугорчато-червячную поверхность. Складки смятия узкие, извилистые, гребневидные. Открываются растрескиванием. Размер 18–20 мкм.

5. *Leiosphaeridia pruniformis* Ass. Преп. 242,  $\times 700$ , Подолия, скв. 11673 – Гусятин, гл. 574 м, могилев-подольская серия, ярышевская свита, зиньковские слои. Сплюснутая сфероморфная оболочка округло-овальных очертаний с утолщенной стенкой, имеющей зернистую поверхность. Складки узкие, рельефные, местами гребневидные, расположены по периметру. Размер 30–50 мкм.

6а,б. *Stictosphaeridium sinapticuliferum* Tim. Преп. 1066/1,  $\times 700$ , Львовская область, скв. Перемышляны, инт. 4080,8–4084,4 м, могилев-подольская серия, могилевская свита. Тонкие оболочки с шагреновой поверхностью, имеющие орнаментацию в виде тонких извилистых беспорядочно расположенных гребней; размер 30–80 мкм.

7. *Leiosphaeridia laccata* (Tim.). Преп. 102/2,  $\times 700$ , Волянь, скв. 310 – Колки, инт. 325–328 м, чарторьйская свита. Оболочки сплюснутые округлых, слегка угловатых очертаний, гладкие утолщенные, смятые в распливчатые складки. Размер 35–70 мкм.

8, 9. *Orygmato-sphaeridium induratum* Ass. 8 – преп. 200,  $\times 700$ , Белоруссия, скв. Богушевск – 2, гл. 744,3 м, лиозненская (смоленская) свита; 9 – преп. 129,  $\times 700$ , Волянь, скв. 310, инт. 279–301 м, чарторьйская свита. Оболочки с утолщенной стенкой диаметром 40–59 мкм, сплюснутые, округлые или овальные в очертаниях с мелкоямчатой поверхностью. Ямки округлые диаметром 2–3 мкм. Без складок или с широкими лентовидными складками.

10. *Orygmato-sphaeridium rubiginosum* Andr. Преп. 205,  $\times 700$ , Белоруссия, скв. Богушевск-2, гл. 727 м, гдовская свита. Многослойные сплюснутые образования с ноздревато-ямчатой поверхностью. Очертания округлые, край неровный. Размер 40–110 мкм. Возможно перенесение вида в род *Stratimorphis* Ass.

11а,б. *Polycavita concentrica* Ass. Преп. 1/3,  $\times 350$ , Подольское Приднестровье, обн. в с. Ломозов, могилев-подольская серия, могилевская свита, ломозовские слои. Колониальный организм, состоящий из срощенных общей оболочкой мелких слабо дифференцированных округлых клеток диаметром 2–10 мкм, нарастающих концентрическими слоями. По мере созревания клетки лопаются, образуя кольцевые рубцы. При метаболизме образуются бинарные формы. Размер колоний 50–150 мкм.

12, 13. *Polycavita bullata* (Andr.) Ass. Фиг. 12 – преп. 610,  $\times 700$ , Подолия, скв. 4269, гл. 32,5 м, могилевская свита, ломозовские слои; фиг. 13 – преп. 249/1,  $\times 350$ , Волянь, скв. 350 – Грабов, инт. 273,9–278,3 м, чарторьйская свита. Колониальный организм, состоящий из срощенных общей оболочкой полуокруглых клеток диаметром 10–30 мкм. Созревшие клетки лопаются, образуя кольцевые рубцы. Размер колоний 60–100 мкм и более.

14–16. *Stratimorphis plana* Ass. Фиг. 14 – преп. 257/1,  $\times 700$ , Подолия, скв. 11673 (Гусятин), гл. 630 м, могилевская свита, ломозовские слои; фиг. 15 – преп. 200,  $\times 700$ , Белоруссия, скв. Богушевск-2, гл. 744,3, лиозненская (смоленская) свита; фиг. 16 – преп. 1066/1,  $\times 700$ , Львовская обл., скв. Перемышляны, инт. 4080,8–4084,4 м, могилевская свита. Многослойные дисковидные образования, непрозрачные, гладкие или слабоволнистые с четким краем. Размер 35–100 мкм.

#### Т а б л и ц а LVI

Нитчатые формы редкинского горизонта Вольно-Подолии (материал Е.А. Асеевой).

1. *Arctacellularia* sp. Преп. 232,  $\times 700$ , Волянь, скв. 350 (Грабов), инт. 186,0–191,4 м, розничская свита. Многоклеточные одиночные трихомы, состоящие из тесно соединенных клеток с тонкой оболочкой. Размер клеток 7–10 мкм.



2. *Taenitrichoides jaryschevicus* Ass. Преп. 1796/1, X350, Одесская обл., скв. 9 (Перекрестово), гл. 385,5 м, ярышевская свита. Тонкостенные гладкие или шагреневые асепатные прозрачные трубки, состоящие из органического вещества. Диаметр 35–100 мкм. К концу трубка слегка суживается. Стенка трубки смята в произвольные складки.

3. *Rugosopsis* sp. Преп. 756/1, X700, Северная Подолия, скв. 4291, гл. 31,5 м, ярышевская свита, зиньковские слои. Лентовидные асепатные трихомы, смятые в поперечные морщинистые складки.

4, 5. *Volyniella valdaica* (Scher.) Ass. Фиг. 4 – преп. 242, X350, Подолия, скв. 11663 (Гусятин), гл. 574 м, ярышевская свита, зиньковские слои; фиг. 5 – преп. 15/2, X700, Подольское Приднестровье, скв. 14274, гл. 124 м, могилевская свита, ямпольские слои. Цилиндрическая спираль, образованная нитью шириной 10–15 мкм. Диаметр витка спирали 50–100 мкм. Сминается как по направлению оси спирали (фиг. 5), так и перпендикулярно ему (фиг. 4).

6. *Trachytichoides ovalis* Herman. Преп. 597/1, X350, Северная Подолия, скв. 4275, гл. 36,5 м, могилевская свита, лозовские слои. Многоклеточные трихомы, состоящие из эллипсоидальных клеток, соединенных между собой. По мере роста трихомы распадаются на отдельные клетки. Ширина клеток 12–17 мкм, длина до 50 мкм.

7. *Paleolyngbia catenata* Herman. Преп. 55/1, X700, Подолия, скв. 14671 (Куражин), гл. 174 м, ярышевская свита, зиньковские слои. Трубчатая оболочка с утолщенной гладкой стенкой, внутри которой находится трихом, состоящий из тесно сросшихся непрозрачных клеток округлых очертаний. Очевидно прикреплается к субстрату выростами на конце трубки, диаметр которой 15–20 мкм.

8. *Striatella coriacea* Ass. Преп. 1656/1, X700, Подолия, скв. 2 – Крушановка, гл. 320,0 м, ярышевская свита, зиньковские слои. Прямые или слегка изогнутые трубки шириной 50–90 мкм, состоящие из органического вещества, имеющие мелкоямчатую поверхность; на отдельных участках поперечные утолщения стенки в виде полосок шириной около 2 мкм, расположенных на расстоянии 5–7 мкм одна от другой. Внутри трубки находится трихом шириной 30–50 мкм, который местами сростается со стенкой трубки-оболочки.

9, 10. *Rudnjana Golub*. Преп. 241/1, X700, Волинь, скв. 350 (Грабов), инт. 247,7–252,3 м, чарторыйская свита. Органические остатки одноосевого трубчатого строения с внутренней полостью, на отдельных участках стенки веретенообразно расширены и интенсивно окрашены, концы всегда тоньше. Возможно, являются стадиями вегетативного размножения нитчатых водорослей.

11. *Tubulosa corrugata* Ass. Преп. 232, X700, Волинь, скв. 350 (Грабов), инт. 186,0–191,4 м, розничская свита. Трубочатые микрофоссилии, состоящие из органического вещества. Стенка асепатной трубки гладкая, утолщенная, гофрированная в мелкие поперечные складочки по всей длине или участками. Конец трубки слегка заужен, отверстие округлое. Встречаются экземпляры с трихомом внутри трубки-оболочки.

12. *Polytrichoides* sp. Преп. 232, X700, Волинь, скв. 350 (Грабов), инт. 186,0–191,4 м, розничская свита. Пучки параллельно расположенных, плотно прилегающих нитей шириной 10–15 мкм. На отдельных экземплярах видны округлые отверстия на конце трубчатых нитей.

13. *Circumiella mogilevica* Ass. Преп. 263/1, X350, Северная Подолия, скв. 16941, гл. 164 м, могилевская свита. Тороидные образования. Оболочка тороида тонкая, имеет внутренний тороид со стенкой, смятой в складки.

#### Т а б л и ц ы LVII–LVIII

Редкинский горизонт, комплексы I–II. Увеличение всех фигур 500.

1. *Leiosphaeridia minor* (Scher.). Скв. 41, гл. 100–101 м, архангельские слои.
  2. *Leiosphaeridia effusa* (Scher.). Усть-пинежская скв., гл. 602–607 м, сюзьминские слои.
  3. *Leiosphaeridia aperta* (Scher.). Усть-пинежская скв., гл. 602–607 м, сюзьминские слои.
  4. *Leiosphaeridia laccata* (Scher.) Av. Скв. 45, гл. 133 м, архангельские слои.
  5. *Trachysphaeridium laminarum* Tim. Скв. 45, гл. 73 м, архангельские слои.
  6. *Trachysphaeridium laminarum* Tim. Скв. 45, гл. 215,5–217 м, тамичские слои.
  7. *Trachysphaeridium bavlense* (Scher.). Скв. 219, гл. 287 м, вайзичские слои.
  8. *Protosphaeridium densum* Tim. Скв. 41, гл. 155 м, лямичские слои.
  9. *Protosphaeridium densum* Tim. Скв. 41, гл. 94–95 м, архангельские слои.
  10. *Stictosphaeridium pectinale* Tim. Скв. 41, гл. 109–110 м, архангельские слои.
  11. *Stictosphaeridium sinapticuliferum* Tim. Скв. 41, гл. 110–111 м, архангельские слои.
  12. *Orygmato-sphaeridium rubiginosum* Andr. Усть-пинежская скв., гл. 635–640 м, сюзьминские слои.
  13. *Orygmato-sphaeridium rubiginosum* Andr. Усть-пинежская скв., гл. 664,8–669,5 м, верховские слои.
  14. *Orygmato-sphaeridium rubiginosum* Andr., скв. 202, гл. 241,6 м, сюзьминские слои.
- Редкинский горизонт, комплексы I–II. Увеличение всех фигур 500.
15. *Favosphaeridium favosum* Tim. Скв. 41, гл. 107–108 м, архангельские слои.
  16. *Favosphaeridium favosum* Tim. Скв. 41, гл. 107–108 м, архангельские слои.
  17. *Pterospermopsisomorpha* sp. Скв. 41, гл. 150 м, архангельские слои.
  18. *Pterospermopsisomorpha binata* Tim. Скв. 41, гл. 100–101 м, архангельские слои.
  19. *Synsphaeridium bullatum* (Andr.). Усть-пинежская скв., гл. 656–664,64 м.
  20. *Synsphaeridium bullatum* (Andr.). Скв. 41, гл. 106–107 м, архангельские слои.



21. *Synsphaeridium sorediforme* Tim. Скв. 41, гл. 136–137 м, архангельские слои.
- 22–23. *Volyniella valdaica* As. Скв. 5, гл. 213–214 м, верховские слои.
24. *Rudnjana Golub*. Скв. 45, гл. 73 м, архангельские слои.
25. *Leiotrichoides* sp. Усть-пинежская скв., гл. 592–597 м, сюзьминские слои.
26. *Gloeosarcomorpha* sp. Усть-пинежская скв., гл. 635–640 м, верховские слои

#### Т а б л и ц а LIX

Редкинский горизонт, комплекс III.

- 1, 4, 5. *Oscillatoropsis constricta* Tynni et Bonner. Зимний берег Белого моря, зимнегорские слои,  $\times 420$ .
- 2, 2а, 3. *Oscillatoropsis funiformis* sp. nov. Зимний берег Белого моря,  $\times 420$ .
6. *Trachysphaeridium bavlense* (Scher.).  $\times 500$ .
7. *Volyniella valdaica* (Scher.) As. Зимний берег Белого моря,  $\times 500$ .
8. *Favosphaeridium* sp. Усть-пинежская скважина, гл. 468 м,  $\times 500$ .
9. *Leiosphaeridia aperta* (Scher.). Скв. 219, гл. 281 м, зимнегорские слои,  $\times 500$ .
10. *Bavlinella faveolata* Scher. Зимний берег Белого моря,  $\times 500$ .
11. *Leiosphaeridia gigantha* (Scher.). Скв. 202, гл. 409 м, зимнегорские слои,  $\times 500$ .
12. *Stictosphaeridium sinapticuliferum* Tim. Зимний берег Белого моря, в-63 м,  $\times 500$ .
13. *Kildinella hyperboreica* Tim. Скв. 235, гл. 155 м, зимнегорские слои,  $\times 500$ .
14. *Leiosphaeridia minor* (Scher.). Скв. 235, гл. 229 м, зимнегорские слои,  $\times 500$ .
15. *Oscillatorites wernadskii* Scher. Зимний берег Белого моря,  $\times 420$

#### Т а б л и ц а LX

Котлинский горизонт, комплекс IV

1. *Leiosphaeridia pelucida* (Scher.). Скв. 235, гл. 94 м,  $\times 500$ .
2. *Stictosphaeridium sinapticuliferum* Tim. Скв. 235, гл. 94 м,  $\times 500$ .
3. *Nucellosphaeridium* sp. Скв. 235,  $\times 500$ , гл. 94 м,  $\times 500$ .
- 4, 6, 7. *Oscillatoropsis rhomboidea* sp. nov. Скв. 247, гл. 57 м: 4, 6 –  $\times 1350$ ; 7 –  $\times 500$ .
5. *Leiosphaeridia minor* (Scher.). Скв. 235, гл. 94 м,  $\times 500$ .
8. *Oscillatoropsis* sp. Скв. 235, гл. 162 м,  $\times 500$ .
9. *Leiotrichoides* sp. Скв. 235, гл. 162 м,  $\times 500$ .
10. *Oscillatoropsis magna* Tynni et Bonner. Скв. 235, гл. 115 м,  $\times 1350$ .

Все микрофоссилии, изображенные на табл. LXI–LXII хранятся в ЛитНИГРИ, колл. № 16.

#### Т а б л и ц а LXI

Все экземпляры происходят из Башкирского Приуралья, скв. Сергеевская-800, интервал 2942,5–2946,4 м, байкибашевская свита, венд, древлянский (?) горизонт.

Увеличение всех фигур, кроме 7 и 8, 1000, 7 –  $\times 270$ , 8 –  $\times 320$ .

1, 2. *Arctacellularia ellipsoidea* Herm. Преп. 16-800-2942/7, экз. 1 и 2.

3. *Polytrichoides lineatus* Herm. Преп. 16-800-2942/2, экз. 2.

4. Кольцевидная водоросль *Toromorpha*. Преп. 16-800-2942/101, экз. 1.

5. *Arctacellularia* aff. *doliiformis* Herm. Преп. 16-800-2942/3, экз. 1.

6. *PterospERMOSIMORPHA* sp. Преп. 16-800-2942/2, экз. 3.

7, 8, 10, 11. *Leiosphaeridia incrassatula* Jank. Преп. 16-800-2942/8, 8 – голотип, экз. 1; 7, 10, 11 – другие экземпляры.

9. *Baltisphaeridium petrarum* Jank. Голотип, преп. 16-800-2942/1 экз. 1

#### Т а б л и ц а LXII

1, 2а, б. *Glenobotrydion* (?) sp. 1 – преп. 16-800-2942/10, экз. 1,  $\times 450$ ; 2 – преп. 16-800-2942/10, экз. 2: а –  $\times 450$ , б – фрагмент,  $\times 1000$ ; Башкирское Приуралье, скв. Сергеевская-800, интервал 2942,4–2946,4 м, байкибашевская свита, венд, древлянский (?) горизонт.

3. *Cholorogloaeopsis* (?) sp. Преп. 16-800-2942/2, экз. 4,  $\times 1000$ , там же.

4, 5, 7 и 8. Тубулярные водорослевые остатки из группы *Rudnjana*, близкие *Omalorhyma gracilis* Golub. Преп. 16-100/2, экз. 1–4,  $\times 1000$ , Южный Урал, р. Зиган, ашинская серия, зиганская свита.

6. *Navifusa* (?), sp. Преп. 16-800-2942/3, экз. 2,  $\times 1000$ , Башкирское Приуралье, скв. Сергеевская-800, интервал 2942,4–2946,4 м, венд, байкибашевская свита.

9, 10. *Satka granulosa* Jank. Преп. 16-800-2942/2; 9 – голотип, экз. 1; 10 – другой экз.;  $\times 450$ ; местонахождение и возраст те же

## Т а б л и ц а L X I I I

1-4. *Baltisphaeridium primarium* Jankauskas. 1 - преп. 821/6, X250; 2 - преп. 821/15, X250; 3 - препарат 821/22, X320; 4 - преп. 821/64, X320; Сибирская платформа, Южная Якутия, Бюкская скв. № 715, гл. 1968,8 м, юдомий, верхняя часть курсовской свиты.

5-6. *Leiovalia tenera* Kirjanov. 5 - преп. 813, X400, Сибирская платформа, Южная Якутия, Бюкская скв. № 715, гл. 1987,0 м; 6 - преп. 821, X400, Бюкская скв. № 715, гл. 1968,8 м; юдомий, верхняя часть курсовской свиты.

7-9. *Baltisphaeridium*(?) *strigosum* Jankauskas. 7 - X300, Сибирская платформа, Южная Якутия, Пеледуйская скв. № 750, инт. 1835-1837 м; 8, 9 - преп. 819/23,7, X320; Бюкская скв. № 715, гл. 1964,8 м; юдомий, верхняя часть курсовской свиты

## Т а б л и ц а L X I V

1-3. *Baltisphaeridium* (?) *strigosum* Jankauskas. 1 - преп. 818/27, X400; Сибирская платформа, Южная Якутия, Бюкская скв. № 715, гл. 1963,7 м; 2 - преп. 819/10, X400; 3 - преп. 819/21, X320; Бюкская скв. № 715, гл. 1964,8 м; юдомий, верхняя часть курсовской свиты.

5, 10. *Botuobia vermiculata* Pjatiletov. Преп. 805/11, X400, Сибирская платформа, Южная Якутия, Пеледуйская скв. № 750, гл. 1794,5 м, юдомий, курсовская свита.

4, 9. *Polyedryxium neftelenicum* Rudavskaja. X600, Восточная Сибирь, среднее течение р. Лены, юдомий, нижняя часть непсковой свиты, безымянный горизонт.

6, 7. *Polyedryxium prutulae* Rudavskaja. X 600, Восточная Сибирь, среднее течение р. Лены, юдомий, нижняя часть непсковой свиты.

8. *Baltisphaeridium* sp. X600, Восточная Сибирь, среднее течение р. Лены, нижний кембрий, мотская свита

## Т а б л и ц а L X V

1. *Leiothrichoides typicus* Hermann. Преп. 805/3, X400, Сибирская платформа, Южная Якутия, Пеледуйская скв. № 750, гл. 1794,5 м, юдомий, курсовская свита.

2, 3. *Baltisphaeridium ciliosum* Volkova. X600, Восточная Сибирь, среднее течение р. Лены, Непская скв. № 1, инт. 2386-2421 м, нижний кембрий, мотская свита.

4. *Baltisphaeridium cerinum* (?) Volkova. X600, Восточная Сибирь, среднее течение р. Лены, Казаркинская скв. № 4, инт. 2997-3000 м, нижний кембрий, мотская свита.

5. *Peleduca doliiformica* Pjatiletov. Преп. 805/2, X250, Сибирская платформа, Южная Якутия, Пеледуйская скв. № 750, гл. 1794,5 м, юдомий, курсовская свита.

6. *Palaeolungbya catenata* Hermann. Преп. 805/10, X300, Сибирская платформа, Южная Якутия, Пеледуйская скв. № 750, гл. 1794,5 м, юдомий, курсовская свита.

7, 8. *Leiothrichoides gracilis* Pjatiletov. 7 - преп. 803, X400, Сибирская платформа, Южная Якутия, Пеледуйская скв. № 750, гл. 1786,4 м; 8 - преп. 804, X400, Пеледуйская скв. № 750, гл. 1794,1 м; юдомий, курсовская свита.

9-12. *Leiomarginata simplex* Naumova. 9, 10, 12 - X1000, Сибирская платформа, Юдомо-Майский прогиб, юдомская серия; 11 - преп. 622/16, X1200, западная часть Восточного Саяна, Манский прогиб; юдомий, анастасьинская свита.

13, 14. *Micrhystridium* sp. 13 - X1000, Сибирская платформа, среднее течение р. Лены, скв. Казарка, инт. 2997-3000 м, юдомий, мотская свита; 14 - препарат 522/403, X1200, западная часть Восточного Саяна, Манский прогиб, юдомий, верхняя часть жистыкской свиты.

15. *Paracrassosphaera dedalea* Rudavskaja in Trestshetenkova, X1000, Восточная Сибирь, среднее течение р. Лены, юдомий, мотская свита.

16-18. *Granomarginata prima* Naumova. 16, 17 - X1000; Сибирская платформа, Юдомо-Майский прогиб, юдомская серия; 18 - преп. 622/79, X1200, западная часть Восточного Саяна, Манский прогиб, юдомий, анастасьинская свита.

19-20. *Bavlinella faveolata* Schereleva. 19 - X1000, Сибирская платформа, среднее течение р. Лены, Чагинская скв. № 1, инт. 2318-2337 м; юдомий, мотская свита; 20 - X1000, Юдомо-Майский прогиб, юдомская серия

## Т а б л и ц а L X V I

1-3. *Leiosphaeridia* div. sp. 1-3 - X300, Сибирская платформа, Южная Якутия, Бюкская скв. № 715, инт. 1923-1929 м, юдомий, курсовская свита.

4, 8, 11. *Polyedryxium neftelenicum* Rudavskaja. X600, Восточная Сибирь, среднее течение р. Лены, юдомий, нижняя часть непсковой свиты, безымянный горизонт.

5-7, 9, 10. *Octoedryxium truncatum* Rudavskaja. X1000, Восточная Сибирь, среднее течение р. Лены, нижний кембрий, мотская свита (фиг. 9 - голотип, преп. 93/1, Сосино, скв. № 1, инт. 2079-2083 м)



Т а б л и ц а L X V I I

1—11. *Leiosphaeridia* div. sp. 1 — преп. 821/37, 2 — преп. 821/47, 3 — преп. 821/54; 7 — преп. 821/18, 8 — преп. 821/1, 10 — преп. 821/41;  $\times 400$ ; 4 — преп. 821/14,  $\times 320$ ; 5 — преп. 821/27, 6 — преп. 821/46;  $\times 500$ ; Южная Якутия, Бюкская скв. № 715, гл. 1968,8 м; 11 —  $\times 300$ , Бюкская скв. № 715, инт. 1923—1929 м; юдомий, курсовская свита; 9 — преп. 602/8,  $\times 300$ , Верхневилучанская скв. № 602, гл. 2256 м, юдомий, бочугунорская свита

Т а б л и ц а L X V I I I

1—5. *Renalcis polymorphus* Masl. 1,4 — шл. 8—0,5/76; 2 — шл. 8—1,5/76; 3,5 — шл. 8—0,6/76; сечения колоний, подчеркивающие контрастную черную оболочку и светлую внутреннюю часть,  $\times 30$ ; Анабарский массив, р. Котуй, обнажение 8 против устья р. Котуйкан, немакит-далдынский горизонт, 15 м ниже корилской пачки.

6. *Korilophyton inopinatum* Vor. Шл. 9—1,0/76,  $\times 30$ , р. Котуй, немакит-далдынский горизонт

Т а б л и ц а L X I X

1, 4. *Renalcis polymorphus* Masl. Шл. 345, 367, сечения колоний с многослойной оболочкой (в центре фото),  $\times 26$ , р. Сухариха, верхи сухаринской свиты.

2. *R. polymorphus* Masl. Шл. 422/3,  $\times 20$ , обн. 422, в 12—15 м ниже корилской пачки, из биогермов.

3. *R. gelatinosus* Korde. Обр. 19/9,  $\times 30$ , р. Рассоха, манькайская свита, корилская пачка.

5. *Gemma inclusa* Luch. Шл. 89—52/74. Плотные черные оболочки с лопастевидными выростами,  $\times 30$ , Анабарский массив, р. Б. Куонамка манькайская свита, корилская пачка

Т а б л и ц а L X X

1—3. *Gemma inclusa* Luch. 1 — шл. 63—15/74; 2, 3 — шл. 89—57/74;  $\times 30$ ; Анабарский массив, р. Бол. Куонамка, манькайская свита, корилская пачка. 1, 3 — мелкие круглые образования внутри оболочки, придающие ей ячеистый вид; 2 — слегка разорванный край оболочки, внизу слева — *Korilophyton inopinatum* (Vor.).

4. *Protoortonella Habelata* (Vor.). Шл. 3 — 54,0/72;  $\times 30$ , р. Котуй, немакит — далдынский горизонт, корилская пачка.

5. *Botomaella zelenovi* i Korde. Шл. 41/72;  $\times 30$ , Анабарский массив, р. Рассоха, манькайская свита, корилская пачка.

6—9. *Korilophyton inopinatum* Vor. 6 — шл. 9—1,0/76, короткие нити или чаще их поперечные сечения округлой формы, р. Котуй, немакит-далдынский горизонт корилская пачка; 7, 9 — шл. 63—15/74, р. Бол. Куонамка, манькайская свита, корилская пачка; 8 — шл. 53/72, 35/72, сечение слоевища, близкого к кустикообразному, видно дихотомическое ветвление коротких нитей, р. Рассоха, манькайская свита, корилская пачка

Т а б л и ц а L X X I

1—3. *Obruchevela parva* Reitlinger. Шлиф. № ЯМ-1/4,  $\times 600$ , р. Лена, выше пос. Нохтуйск, тинновская свита.

4. *Catenuata solida* Yakshin. Голотип, шлиф. № ЯМ-1/6,  $\times 600$ , р. Лена, выше пос. Нохтуйск, тинновская свита

Т а б л и ц а L X X I I

1, 4. Скопление трихом без следов клеточного строения. 1 — шлиф № ЯМ-1/5,  $\times 230$ ; 2 — шлиф № ЯМ-1/10,  $\times 230$ ; р. Лена, выше пос. Нохтуйск, тинновская свита.

2. *Catenuata solida* Yakshin. Шлиф № ЯМ-1/5,  $\times 230$ , р. Лена, выше пос. Нохтуйск, тинновская свита.

3а, б. *Oscillatoropsis noctuica* Yakshin. Голотип, шлиф. № ЯМ-1/10,  $\times 600$ , р. Лена, выше пос. Нохтуйск, тинновская свита; 3а — изображение с фокусировкой на поверхность нити — видны перегородки клеток; 3б — те же нити с фокусировкой на профиль трихомы — пилообразный рисунок вследствие перешнуровки.

5. *Catenuata implicata* Yakshin. Голотип, шлиф № ЯМ-1/4,  $\times 600$ , р. Лена, выше пос. Нохтуйск, тинновская свита

Т а б л и ц а L X X I I I

1—4. *Fistularia volubila* Yakshin. 1 — голотип, шлиф № ЯМ-1/13; 2—4 — шлиф № ЯМ-1/3;  $\times 110$ ; р. Лена, выше пос. Нохтуйск, венд, тинновская свита

## Т а б л и ц а LXXIV

- 1-2. *Contextuopsis zonata* sp. nov. 1 — экз. № 1083/3, ×250, 2 — голотип № 1082/1, ×200; Подольское Приднестровье, зиньковские слои.  
 3, 6, 7. *Volyniella valdaica* Scher. Преп. № 1046/3: 3,6—×700; 7 — ×450; Подольское Приднестровье, лядовские слои.  
 4. *Volyniella* sp. Экз. № 669 а, ×700, Подольское Приднестровье, лядовские слои.  
 5. *Volyniella jampolica* As. Экз. № 1046/3, ×700, Подольское Приднестровье, лядовские слои.  
 8. *Leiotrichoides typicus* Herm. Экз. № 1046/3, ×700, Подольское Приднестровье, лядовские слои.  
 9. *Siphonophycus* sp. Экз. № 753, ×400, Подольское Приднестровье, комаровские слои.  
 10. (?) *Eoholynia* sp. Экз. № 643/1, ×200, Подольское Приднестровье, зиньковские слои.  
 11. Нитчатый таллом с плохо сохранившимся клеточным строением. Экз. № 1066/2, ×400, Подольское Приднестровье, бернашевские слои.  
 12. *Oscillatorites wernadskii* Scher. Экз. № 1053, ×400, Подольское Приднестровье, лядовские слои

## Т а б л и ц а LXXV

- 1, 9, 10. *Zinkovioides perforata* sp. nov. 1 — голотип, № 1082/1, ×650; 9 — экз. № 1083/3, ×900; 10 — экз. № 1083/3, ×500; Подольское Приднестровье, зиньковские слои.  
 2-4. *Zinkovioides inclusis* sp. nov. 2 — экз. № 1083/3, ×650; 3 — голотип, экз. № 1083/3, ×650; 4 — № 1083/3, ×800, Подольское Приднестровье, зиньковские слои.  
 5, 11. *Ljadovia exasperata* sp. nov. 5 — голотип, № 718/1, ×400; 11 — экз. № 718/1, ×400, Подольское Приднестровье, лядовские слои.  
 6. *Leiotrichoides gracilis* Pjat. Экз. № 696/1, ×600, Подольское Приднестровье, калюские слои.  
 7. *Siphonophycus kestron* Schopf. Экз. № 1046/1, ×600, Подольское Приднестровье, лядовские слои.  
 8, 12. Фрагменты нитчатых водорослей с клеточным строением  
 8 — экз. № 1083/3, ×600; 12 — экз. № 741, ×400, Подольское Приднестровье, зиньковские слои.  
 13. Спиралевидно свернутый трихом. Экз. № 1083/4, ×400, Подольское Приднестровье, зиньковские слои.  
 14. Фрагмент пустого трубчатого таллома, сильно смятого. Экз. № 1079/3, ×400, Подольское Приднестровье, зиньковские слои.  
 15, 16. *Oscillatorites wernadskii* Scher. Преп. № 736/1: № 15 — ×600, 16 — ×200; Подольское Приднестровье, соколецкие слои

## Т а б л и ц а LXXVI

- 1-3. *Collumnaefacta usatica* Schenf. Тип формы, № 310/13, Северо-Байкальское нагорье (р. Чая), юдомий, усатовская свита. 1 — продольное сечение столбиков, ×1, шлиф; 2 — микроструктура, ×8, шлиф; 3 — продольное сечение, ×1, пришлифовка.  
 4-6. *Jurusania aldanica* Schenf. Тип формы № 310/9, Алданский щит (р. Алдан), юдомий, юдомская свита.  
 4 — боковое ограничение столбика ×1,5, шлиф; 5 — микроструктура, ×40, шлиф; 6 — микроструктура, ×8, шлиф.

## Т а б л и ц а LXXVII

- 1-2. *Jurusania tuructachica* Schenf. Тип формы, № 310/10, Алданский щит (р. Олекма), юдомий, порохтахская свита. 1 — микроструктура, ×8, шлиф; 2 — характер бокового ограничения столбиков, ×2, шлиф.  
 3-4. *Jurusania sibirica* (Jak.). Топотип, ГИН, № 3590/3, Алданский щит (р. Алдан), юдомий, юдомская свита. 3 — характер бокового ограничения столбиков, ×1,5, шлиф; 4 — микроструктура, ×8, шлиф

## Т а б л и ц а LXXVIII

- 1, 2. *Dgerbia grumulosa* Dol. ИГУ, обр. 85/51, продольное сечение столбиков, жербинская свита Патомского нагорья, р. Жуя. 1 — характер бокового ограничения, наслоения, микроструктуры, ×10, шлиф; 2 — характер микроструктуры, ×20, шлиф

## Т а б л и ц а LXXIX

1. *Collumnaefacta minuta* Dol. Тип формы, ИГУ, обр. 48, продольное сечение, характер бокового ограничения, наслоения, микроструктуры, шлиф, ×10, усольская свита Прибайкалья, руч. Сохатиный (пригрок р. Лены).  
 2. *Voхonia zharcovi* (Korol.). Топотип, ИГУ, обр. 339/31, продольное сечение столбиков. Форма столбиков, характер бокового ограничения и наслоения, микроструктура, ×4, шлиф, Патомское нагорье, р. Чуя ниже руч. Березового, нижняя подсвита нохтуйской свиты



Т а б л и ц а LXXX

1. *Voxonia knjasevi* Dol. Тип формы, ИГУ, обр. 583/159, продольное сечение столбиков, характер бокового ограничения и наслоения, микроструктура,  $\times 10$ , шлиф, Патомское нагорье, р. Лена у пос. Нохтуйска, нохтуйская свита, нижняя подсвита.

2. *Voxonia zharcovi* (Korol.). Топотип, ИГУ, обр. 339/31, продольное сечение столбиков, характер наслоения и микроструктура,  $\times 10$ , шлиф, местонахождение и возраст те же

Т а б л и ц а LXXXI

1. *Dgerbia grumulosa* Dol. Форма столбиков, Патомское нагорье, р. Жуя, жербинская свита.

2. *Collumnaefacta minuta* Dol. форма столбиков, усольская свита Прибайкалья, руч. Сохатиный (приток р. Лены).

3. *Voxonia knjasevi* Dol. Форма столбиков, Северо-Байкальское нагорье, р. Чая, усатовская свита, нижняя подсвита.

4. *Voxonia zharcovi* Dol. Форма столбиков, Патомское нагорье, р. Чуя, ниже руч. Березового, нохтуйская свита, нижняя подсвита.

Т а б л и ц а LXXXII

1-5. *Conophyton gaubitzia* Kryl. Чичканский горизонт хр. М. Каратау в бассейне р. Чабакты (1,5) и хр. Ичке-Тау, Тянь-Шань (2-4). Увеличение на фиг. 1-4- $\times 1$ , фиг. 5 - уменьшено. 1 - обр. 3570/11, продольное сечение столбиков (темное - кремь, светлое - карбонат); 2-4 - обр. 4285/24: 2 - продольное сечение столбиков, 3 - поперечное; столбик нацело сложен кремь; 4 - узорчатый рельеф на нижней поверхности столбика; 5 - крупные конофитоны в обнажении

Т а б л и ц а LXXXIII

1. *Linella avis* Kryl. Обр. 73/62, продольное сечение столбиков,  $\times 1$ , Тянь-Шань, хр. М. Каратау, чичканский горизонт.

2-5. *Patomia ossica* Kryl. Обр. 3599/16, Тянь-Шань, хр. Ичке-Тау, чичканский горизонт. 2, 5 - продольное сечение столбиков,  $\times 1$ ; 3 - то же,  $\times 4$ ; 4 - поперечное сечение столбиков,  $\times 1$

Т а б л и ц а LXXXIV

1, 2. *Aldania sibirica* (Jak.) Kryl. Топотип, ГИН, № 3599/7, К-265; р. Алдан в районе пос. Угутун; юдомская свита. 1 - форма и микроструктура слоев,  $\times 4$ ; 2 - боковое ограничение столбиков,  $\times 6$ .

3, 4. *Potomia aldanica* Kryl. Голотип, ГИН, № 3599/5, К-266. Местонахождение и возраст те же. 3 - форма и микроструктура слоев,  $\times 4$ ; 4 - боковое ограничение,  $\times 6$

Т а б л и ц а LXXXV

1-3. *Jurusania tumuldurica* Kryl. Голотип, ГИН № 3599/1, К-268, продольное сечение столбиков, р. Алдан у о-ва Тумулдуур, юдомская свита. 1 - общий вид столбиков,  $\times 1$ ; 2 - боковое ограничение столбиков,  $\times 6$ ; 3 - структура слоев,  $\times 4$

Т а б л и ц а LXXXVI

1-3. *Collumnaefacta vulgaris* Sid. 1 - голотип, обр. 7564, шлиф,  $\times 3,7$ , р. Лена, д. Рысья, пестроцветная свита; 2 - типичный экземпляр, обр. 317, шлиф,  $\times 3,7$ , р. Лена, с. Нохтуйск, пестроцветная свита. 3 - типичный экземпляр, обр. 317, шлиф.  $\times 17$ , р. Лена, с. Нохтуйск, пестроцветная свита

Т а б л и ц а LXXXVII

1-4. *Collumnaefacta elongata* Korol. Голотип, подбокситовая пачка боксонской свиты, В. Саяны. 1, 2 - продольное сечение столбиков,  $\times 1,3$ ; 3 - поперечное сечение,  $\times 1,3$ ; 4 - продольное сечение,  $\times 5$ , шлиф

Т а б л и ц а LXXXVIII

1-5. *Redkinia spinosa* Sokolov. ПИН № 3993С/1, 2, 3, 4, 5.  $\times 10$ . Скв. Непейцино, гл. 1417-1426 м. Усть-пинейская свита валдайской серии, венд.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ . . . . .	3
ВВЕДЕНИЕ (Б.С. Соколов) . . . . .	4
<b>Глава I</b>	
<b>БЕССКЕЛЕТНАЯ ФАУНА ВЕНДА: ПРОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ (М.А. Федонкин)</b>	10
Вводная часть . . . . .	10
Проморфология вендских Radialia . . . . .	13
Формы с осью симметрии бесконечно большого порядка . . . . .	15
Формы с осью симметрии неопределенного порядка . . . . .	26
Вендские кишечнополостные с определенным порядком радиальной симметрии . . . . .	31
Выводы . . . . .	42
Проморфология вендских Bilateria . . . . .	43
Несегментированные формы . . . . .	44
Сегментированные формы . . . . .	46
Колониальные формы и петалонамы . . . . .	61
<b>Глава II</b>	
<b>СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ВЕНДСКИХ МЕТАЗОА (М.А. Федонкин)</b>	70
Тип Coelenterata . . . . .	70
Класс Cyclozoa . . . . .	70
Класс Inorodozoa . . . . .	80
Класс Trilobozoa . . . . .	85
Класс Conulata . . . . .	88
Класс Scyphozoa (?) . . . . .	89
Тип Plathelminthes (?) . . . . .	90
Тип Proarticulata . . . . .	92
Класс Dipleurozoa . . . . .	92
Класс Vendiamorpha . . . . .	93
Тип Arthropoda . . . . .	95
Класс Paratrilobita . . . . .	95
Тип Petalonamae . . . . .	99
<b>Глава III</b>	
<b>МЕТАЗОА ИЗ ВЕНДА УРАЛА (Ю.Р. Беккер)</b>	107
<b>Глава IV</b>	
<b>ПАЛЕОИХНОЛОГИЯ ВЕНДСКИХ МЕТАЗОА (М.А. Федонкин)</b>	112
<b>Глава V</b>	
<b>ВЕНДОТЕНИДЫ – ВЕНДСКИЕ МЕТАРНУТА (М.Б. Гниловская)</b>	117
<b>Глава VI</b>	
<b>ВЕНДСКИЕ АКТИНОМИЦЕТЫ И ОРГАНИЗМЫ НЕЯСНОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ (М.Б. Гниловская)</b>	125



Глава VII

<b>МИКРОФОССИЛИИ ВЕНДА</b> . . . . .	130
Вводная часть ( <i>Н.А. Волкова</i> ) . . . . .	130
Акритархи и другие растительные микрофоссилии Восточно-Европейской платформы ( <i>Н.А. Волкова</i> ) . . . . .	130
Микрофоссилии валдайской серии северо-запада Архангельской области ( <i>А.Л. Рагозина, И.А. Сиверцева</i> ) . . . . .	139
Растительные микрофоссилии Урала ( <i>Т.В. Янкаускас</i> ) . . . . .	145
Нитчатые водоросли венда ( <i>Т.Н. Герман</i> ) . . . . .	146
Акритархи юдомского комплекса ( <i>В.Г. Пятилетов, В.А. Рудавская</i> ) . . . . .	153
Вендские кремнистые водоросли юга Сибирской платформы ( <i>М.С. Якшин</i> ) . . . . .	159

Глава VIII

<b>ИЗВЕСТКОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ НЕМАКИТ-ДАЛДЫНСКОГО ГОРИЗОНТА</b> ( <i>Л.Г. Воронова, В.А. Лучинина</i> ) . . . . .	162
--	-----

Глава IX

<b>СТРОМАТОЛИТЫ</b> . . . . .	170
Вводная часть ( <i>В.Ю. Шенфиль</i> ) . . . . .	170
Описание I ( <i>В.Ю. Шенфиль</i> ) . . . . .	174
Описание II ( <i>Т.А. Дольник</i> ) . . . . .	177
Описание III ( <i>И.Н. Крылов</i> ) . . . . .	179
Описание IV ( <i>И.А. Королюк, А.Д. Сидоров</i> ) . . . . .	185

Глава X

<b>МИКРОФИТОЛИТЫ</b> ( <i>М.С. Якшин</i> ) . . . . .	188
--	-----

Глава XI

<b>ВЕНДСКИЕ ПОЛИХЕТЫ</b> ( <i>Б.С. Соколов</i> ) . . . . .	198
--	-----

Объяснения к фототаблицам . . . . .	201
-------------------------------------	-----

**ВЕНДСКАЯ СИСТЕМА**  
**Историко-геологическое**  
**и палеонтологическое обоснование**

**Т. I. Палеонтология**

*Утверждено к печати*  
*Отделением геологии, геофизики и геохимии*  
*Академии наук СССР*

Редактор *М.Б. Бурзин*  
Редактор издательства *В.С. Ванин*  
Художник *Л.А. Григорян*  
Художественный редактор *Г.П. Валлас*  
Технический редактор *Г.И. Астахова*  
Корректор *Н.И. Харламова*

Набор выполнен в издательстве  
на наборно-печатающих автоматах

ИБ № 28955

Подписано к печати 30.09.85. Т – 14943  
Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная № 1  
Гарнитура Пресс-Роман. Печать офсетная  
Усл. печ. л. 18,2 + 7,8 вкл.  
Усл. кр.-отт. 26,0. Уч.-изд. л. 29,1  
Тираж 700 экз. Тип. зак. 794  
Цена 4р. 70к.

Ордена Трудового Красного Знамени  
издательство "Наука"  
117864 ГСП-7, Москва В-485,  
Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени  
1-я типография издательства "Наука"  
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12



## ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"

готовит к выпуску книги:

**Абрамов Б.С., Григорьева А.Д.** Биостратиграфия и брахиоподы нижнего карбона Верхоянья. 20л. 3 р.

В работе представлены различные взгляды авторов на биостратиграфическое расчленение нижнего карбона Верхоянья, описаны главные опорные разрезы и разобраны особенности распространения в них основных групп ископаемых остатков фауны. Впервые для Верхоянья выделено 7 биостратиграфических горизонтов, сопоставляемых с ярусной шкалой карбона СССР. Проведена ревизия и монографическое описание брахиопод, среди которых установлено 150 видов и 77 родов, из них 37 видов и 4 рода описаны впервые.

Для палеонтологов, стратиграфов и геологов-съемщиков.

**Горбачик Т.Н.** Юрские раннемеловые планктонные фораминиферы юга СССР. 20л. 3р.

В книге рассматриваются: степень изученности юрских и раннемеловых планктонных фораминифер (глобигеринид), морфология раковины, особенности индивидуального и исторического развития, систематика надвидовых таксонов и их описание. Выяснено значение глобигеринид для детальной стратиграфии, приводится схема расчленения нижнего мела юга СССР по планктонным фораминиферам.

Для палеонтологов и геологов-стратиграфов.

**Новицкая Л.И.** Древнейшие бесчелюстные СССР. Гетеростраки: циатаспиды, амфиаспиды, птераспиды. 15л. 2р. 30к.

Впервые в мировой литературе дается сводка по гетеростракам — древнейшим бесчелюстным, распространенным в силурийских и нижнедевонских отложениях СССР. Приводится морфологическое и систематическое описание крупнейших отрядов этой группы организмов. Составлен краткий определитель, в который включены все исследованные таксоны. На основании биостратиграфического анализа проведена корреляция силурийских и нижнедевонских отложений Сибири и Подолии с одновозрастными слоями Англии и Шпицбергена.

Для палеонтологов, биологов, геологов-стратиграфов.

Ш е в ы р е в А.А. Триасовые аммоноидеи. 20л. 3р.

Рассматривается шкала триаса, основанная на зональном распределении цератитов в разрезах Гималаев, Соляного кряжа и Восточных Альп. Приведена система триасовых аммоноидей — от высших таксонов до родов. Представлены новые филогенетические схемы, выявлены характерные особенности эволюции. Проанализировано географическое распределение цератитов по векам триасового периода.

Для палеонтологов, биологов-эволюционистов и геологов-стратиграфов.

Ч у д и н о в а И.И. Состав, система и филогения ископаемых кораллов. Отряд Сирингопориды. 20л. 3р.

В монографии рассматриваются вопросы морфологии (морфогенез, астогенез, бластогенез) одной из групп палеозойских кораллов — сирингопорид, приведены данные об их внутрикониальной и внутривидовой изменчивости. Дана новая система сирингопорид; впервые разработана филогения для отряда и четырех семейств.

Для палеонтологов, геологов-стратиграфов.

ЗАКАЗЫ ПРОСИМ НАПРАВЛЯТЬ ПО ОДНОМУ ИЗ ПЕРЕЧИСЛЕННЫХ  
АДРЕСОВ МАГАЗИНОВ "КНИГА — ПОЧТОЙ" "АКАДЕМКНИГА"

480091 Алма-Ата, ул. Фурманова, 91/97; 370005 Баку, ул. Джапаридзе, 13; 734001 Душанбе, проспект Ленина, 95; 252030 Киев, ул. Ленина, 42; 443002 Куйбышев, проспект Ленина, 2; 197110 Ленинград, П-110, Петрозаводская ул., 7; 117192 Москва, Мичуринский проспект, 12; 630090 Новосибирск, Академгородок, Морской проспект, 22; 620151 Свердловск, ул. Мамина-Сибиряка, 137; 700029 Ташкент, ул. Ленина, 73; 450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10; 720001 Фрунзе, бульвар Дзержинского, 42; 310003 Харьков, ул. Чернышевского, 37



### ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

<i>Страница</i>	<i>Строка</i>	<i>Напечатано</i>	<i>Должно быть</i>
169	15 сл.	labellata	flabellata
169	12 сл.	plabellata	flabellata
198	6 сл.	указываемые	рассматривался
200	6 сл.	Алексеевой	Асеевой
221	6 сл.	И. А.	И. К.

Вендская система, том I. Палеонтология

4541



Средний Нижний	Верхний	Юромий	Кембрий нижний	Учуро - майский район	р. Олекма	рр. Токко, Тяня	Патомское нагорье	Северо-Байкальское нагорье	Прибайкалье	Присаянье	Енисейский край	Турухан- ский район	Анабарский район	Хараулаз	Манский прогиб
	Уйская серия	Юромская Аймская Усть-Юдомская	Кембрий нижний	Учуро - майский район	р. Олекма	рр. Токко, Тяня	Патомское нагорье	Северо-Байкальское нагорье	Прибайкалье	Присаянье	Енисейский край	Турухан- ский район	Анабарский район	Хараулаз	Манский прогиб
	ig nl ml km	Юромская Аймская Усть-Юдомская 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19	
	Калининская Уринская Баракунская	Калачинская Уринская Баракунская	Учуровская Аймская Усть-Юдомская	Учуро - майский район	р. Олекма	рр. Токко, Тяня	Патомское нагорье	Северо-Байкальское нагорье	Прибайкалье	Присаянье	Енисейский край	Турухан- ский район	Анабарский район	Хараулаз	Манский прогиб
	ig nl ml km	Юромская Аймская Усть-Юдомская 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19	

Р и с. 35. Ассоциации микрофитолитов юдомского комплекса в опорных разрезах Европейской платформы и диапазон вертикального распространения форм этого комплекса в Сибирской платформе. 1 - интервалы, установленные по материалам, рассмотренным на коллекциях по литам; 2 - данные, взятые из опубликованных материалов; 3 - микрофитолиты, установленные в нижнем кембрии; 4 - микрофитолиты, установленные в отложениях кембрия; 5 - микрофитолиты, установленные в отложениях венда и рифея; 6 - юдомские фитоциты, установленные в отложениях рифея; 7 - индексы свит: ig - игнаканская, nl - нильсонская, km - кумахинская, nk - никольская, np - пенчская, gl - голоустенская, ul - улунтуйская, sn - шангулевская, tg - тагульская, ip - ипситская, mg - маринская, ud - удинская, ais - айсинская, ds - дашкинская, ts - тасеевская (серия), dr - деревнинская, br - буровая, sr - шорихинская, mrd - микроеджинская, trh - туруханская, rs - речинская, dgm - дурномская, kt - калтаинская, nd - надеждинская, gj - гожанская, st - штандинская, sd - седяинская, ks - кушкульская, dv - дуванская, sv - свеанор, drk - дракен, bk - баклундотпен



Строматолиты	Voxonia Koroljuk					Jurusania Krylov					Collentella Koroljuk					Gongylina Kom.		Gongophyton		Columnaefacta Koroljuk			Patomia Krylov	Linella Krylov						
	V. grimalosa Kom.	V. allahuntica Kom. et Semikh.	V. gracilis Korol.	V. kofjassevi Dol.	V. lingulica Kom. et Semikh.	Dierbia grimalosa Dol.	J. (?) judanica Kom. et Semikh.	J. sibirica (Jak.)	J. tumuldarica Kryl.	J. turctachica Schenff.	J. altaica Schenff.	Aldania sibirica Kryl.	Panis collentella emergens Kom.	C. singularis Kom.	C. hemisphaerica Korol.	G. nodulosa Kom. et Semikh.	G. urbanica Kom. et Semikh.	Stratibitera irregularia Kom.	C. circulum	C. gaidiitza Kryl.	C. elongata Korol.	C. minuta Dol.	C. vulgaris Did.	P. usatica Schenff.	P. rossica Kryl.	P. altaica Kryl.	L. ukka Kryl.	L. simica Kryl.	L. avis Kryl.	L. (?) pluvica Schenff.
Возраст																														
Рифей (Юдомоцый)																														
Рифей																														
Р е с п у б л и к а																														
1. Учуро-Майский район	⊕	⊕			×	⊕						⊕	⊕		×															
2. Хараулах	⊕					⊕						⊕																		
3. Олевнское поднятие	⊕											⊕																		
4. Анабарский массив	⊕											⊕																		
5. Присаянье												⊕																		
6. Прибайкалье						⊕					⊕																			
7. Северо-Байкальское нагорье						⊕					⊕																			
8. Патомское нагорье						⊕						⊕									⊕	×	×		⊕					
9. Алданский щит (запад)						⊕						⊕									⊕	×	×		⊕					
10. Алданский щит (центр)						⊕						⊕									⊕	×	×		⊕					
11. Нелский свод												⊕									⊕				⊕					
12. Прикалымское поднятие												⊕									⊕				⊕					
13. Восточный Саян												⊕									⊕				⊕					
14. Урал												⊕									⊕				⊕					
15. Штицберген						⊕						⊕									⊕				⊕					
16. Восточно-Европейская платформа						⊕						⊕									⊕				⊕					
17. Тянь-Шань												⊕									⊕				⊕					
18. Каратау												⊕									⊕				⊕					
19. Северная Америка												⊕									⊕				⊕					
20. Австралия												⊕									⊕				⊕					

Р и с. 22. Схема распространения строматолитов в отложениях венда  
 1 - типовая форма строматолитов; 2 - типовая форма, у которой коллоквиум не подтвердил групповую принадлежность; 3 - определения, подтвержденные коллоквиумами; 4 - строматолиты, у которых групповая принадлежность либо не подтверждена, либо не апробировалась на коллоквиумах, а принадлежность к данной форме признана; 5 - строматолиты, взятые по опубликованным данным (не апробированные коллоквиумами); 6 - номер региона, соответствующий номеру в той части схемы; 7-9 - межрегиональные формы строматолитов, у которых на коллоквиумах не были признаны; 10 - типовые формы и формы, принятые коллоквиумами; 11 - известные в литературе формы, не рассмотренные коллоквиумами; 12 - эндемичные формы; 13 - прочие формы