

УДК 562:551.72(470.11)

СКЕЛЕТНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ ПРОБЛЕМАТИЧНЫХ НИЗШИХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ВЕНДСКОГО (ЭДИАКАРСКОГО) ПЕРИОДА

© 2014 **Е.А. Сerezникова**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
serezchnikova@paleo.ru*

Рассмотрены опорные образования проблематичных низших многоклеточных позднего докембрия – вполне обычные для скелетов губок и кишечнополостных: агрегаты из агглютинированных минеральных частиц; спикулоподобные элементы; минерализованные спикулы; длинные волокнистые тяжи; плотные оболочки – теки (?); монолитные и модульные органические и минерализованные структуры. В терригенных отложениях минерализованные остатки могли не сохраняться из-за аноксичных условий, характерных для шельфовых обстановок позднего протерозоя. Поскольку твердый скелет входит в архетип многих фанерозойских таксонов, появляется дополнительная возможность обсуждать планы строения и филогению ряда представителей эдиакарской «фауны» как низших Metazoa.

Ключевые слова: докембрий, венд, эдиакарская «фауна», низшие многоклеточные, скелетогенез.

ВВЕДЕНИЕ

Вопросы о времени становления современных таксонов высокого ранга остаются дискуссионными по ряду причин, включая предполагаемое отсутствие скелетов у большинства вендских макроорганизмов (эдиакарской «фауны»). Вендский (эдиакарский) период занимал особое место в эволюции и был, по определению академика Б.С. Соколова (2012), «подлинной кузницей макротаксономического становления многоклеточных тканевых организмов»; последующий кембрийский «взрыв», согласно схеме Б.С. Соколова о развитии органического мира, лишь отразил широкую экспансию

Metazoa с минерализованным скелетом. Однако животных кембрийского уровня организации и форм с минерализованным скелетом среди вендских ископаемых описано немного, данные о них противоречивы, и это оставляет значительную неопределенность в вопросе о преемственности докембрийской и фанерозойской биот.

Несмотря на длительную историю изучения, мнения о природе эдиакарской «фауны» далеки от единодушия: одни и те же формы рассматривают и среди настоящих многоклеточных животных (напр., Sprigg, 1947, 1949; Glaessner, 1962; 1984; Termier and Termier, 1966; Соколов, 1972; Федонкин, 1981; Jenkins, 1984; Gehling, 1991; Narbonne, 2005; Fedonkin et al., 2007), и среди растений (Ford, 1958; Выкова, 2011), полурастений-полуживотных (Pflug, 1974), «мета-целлюлярных» организмов (McMenamin, 1998), лишайников (Retallack, 1994), морских грибов (Peterson et al., 2003), простейших (Zhuravlev, 1993; Seilacher et al., 2003), микробных колоний (Steiner, Reitner, 2001; Grazhdankin, Gerdes, 2007) и т. д. Неоднозначность систематического положения организмов порождает и разногласия в определении их места в эволюции. Несмотря на разные, подчас антагонистические реконструкции, по-прежнему сильна традиция относить некоторые эдиакарские таксоны к базальным группам Metazoa (Glaessner, 1984; Федонкин, 1985; Seilacher et al., 2003; Fedonkin et al., 2007; Xiao, Laflamme, 2008 и др.). Эти взгляды не противоречат новейшим сводным данным палеонтологии и молекулярной генетики, в соответствии с которыми обособление большинства фанерозойских типов животных произошло в позднем докембрии (хотя свидетельств этому в ископаемой летописи сохранилось немного); считается, что в кембрии животные стали более многочисленными, а многие представители билатерий приобрели скелет (Erwin et al., 2011).

В конце XX – начале XXI в. накопились данные по морфологии, тафономии и экологии докембрийских ископаемых, которые поставили под сомнение представления об их «мягкотелости» (Pflug, 1974; Seilacher, 1989; Retallack, 1994; Fedonkin, Waggoner, 1997; Dzik, 1999; Ivantsov, Fedonkin, 2002; Fedonkin, 2003; Clapham et al., 2004; Иванцов и др., 2004; Serezhnikova, Ivantsov, 2007; Droser, Gehling, 2008; Clites et al., 2012; Ivantsov, 2012; Warren et al., 2012 и др.). Хотя эдиакарская «фауна» традиционно описывалась как бесскелетная, Б.С. Соколов и М.А. Федонкин (1988) отмечали проявление биохимических механизмов склеротизации тканей у некоторых форм; по мнению Lowenstam, Margulis, 1980; Marin et al., 1996; Knoll, 2003; Герман, Подковыров, 2014 и др. образованию скелетов в кембрии должна была предшествовать длительная история совершенствования внутренней способности организмов к минерализации. Более того, Г. Пфлюг писал о вероятности вторичной редукции скелетов у вендских Metazoa (“The soft-bodied condition of certain Vendian Metazoa, such as Pteridinium is more likely the result of a secondary skeletal reduction”, Pflug, 1974, с. 371).

В нижеприведенном обзоре обобщены данные о скелетогенезе у некоторых докембрийских макроорганизмов, вероятных низших Metazoa – по материалам изучения оригинальных коллекций из венда Юго-Востоchnого Беломорья и последним сведениям по другим регионам мира. Следует оговориться, что систематическое положение рассмотренных ископаемых нельзя назвать общепризнанным.

СКЕЛЕТНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ ВЕНДСКОГО СЕДЕНТАРНОГО БЕНТОСА

Уровень организации Parazoa (?) (предполагается, что вендские формы, достигшие этого уровня организации – морские прикрепленные многоклеточные животные, возможно, с фильтрационным питанием; симметрия отсутствует или развита нечетливая радиальная; обладают минеральным или органическим скелетом; ограничения для отнесения докембрийских форм к типу Porifera – скудость данных о развитии у них фильтрационного аппарата, трехлучевая симметрия некоторых форм).

Жесткий монолитный скелет в форме кубка был развит, по-видимому, у *Thectardis avalonensis* Clapham et al., 2004: авалонская биота (Mistaken Point); эдиакарий Северной Америки (о-в Ньюфаундленд); Conception Group: абс. возраст 575 млн. лет (Bowring et al., 2003) – 565±3 млн. лет (Benus, 1988).

Thectardis – прикрепленные бентосные организмы в форме кубков, до 9 см в длину и 3 см в диаметре; по-видимому, обладали наиболее простой морфологией среди представителей эдиакарской «фауны». Организмы сохраняются на кровлях тонких терригенных пород в виде слегка выпуклых отпечатков треугольной формы, с выступающими внешними границами и почти бесструктурной центральной частью. На большинстве отпечатков не видно следов пластических деформаций, за исключением «вершин» треугольников (на единичных образцах), мест предполагаемого прикрепления организмов к субстрату. На прижизненное вертикальное положение указывает посмертная ориентация фоссилий в направлении палеотечения.

Судя по характеру посмертных деформаций, у *Thectardis* был развит относительно жесткий каркас неясного генезиса, по-видимому, минерализованный *in vivo* (на Авалонском п-ове, как и в большинстве эдиакарских местонахождений, макроорганизмы сохраняются в виде «теней», без фоссилизованных тканей или клеток).

Обсуждение. При первоописании Clapham et al., 2004 затруднились с определением систематического положения *Thectardis*, но впоследствии эти ископаемые были реконструированы как губки – на основании сравнения общего плана строения и анализа гидродинамических характеристик (Sperling et al., 2011). В пользу новой реконструкции были приведены данные об обитании ниже фотической зоны (вмещающие отложения описаны как глубоководные), отсутствии гастральной полости, следов пере-

движения и признаков фрактальности. По мнению авторов процитированной работы, отсутствие следов перфорации на отпечатках не может быть контраргументом, поскольку известны современные формы с отверстиями микроскопических размеров (ок. 5–50 мкм). E. Sperling et al., 2011 провели аналогию между Thectardis и бокаловидными губками *Callyspongia* (минеральный скелет отсутствует или представлен редкими кремневыми спикулами и агглютинированными частицами), класс *Demospongia*; возможно, общий план строения Thectardis ближе к археоциатам, несмотря на отсутствие макроскопической перфорации и относительно крупные размеры.

Упругий скелет с агглютинированными частицами (?) (органо-минеральный) можно реконструировать у *Vaveliksia vana* Serezhnikova, 2004 (Иванцов и др., 2004): беломорская биота; эдиакарий (венд) севера Русской платформы (Зимний берег Белого моря); мезенская свита, ергинские слои: абс. возраст $\sim 550.2 \pm 4.6$ млн. лет (Popov et al., 2005, разрез на р. Золотица). Род *Vaveliksia* впервые описан из могилевской свиты Подолии (Fedonkin, 1983): абс. возраст > 553 млн. лет (Гражданкин и др., 2011); известен из кварцитов Rawnsley Южной Австралии (Gehling et al., 2005): абс. возраст $< 556 \pm 24$ млн. лет (Preiss, 2000).

Vaveliksia vana – бентосные организмы, до 10 см в длину и 2 см в ширину; состоят из двух неравных частей: выпуклого массивного прикрепительного диска и непрочно соединенного с ним капсуловидного тела; сохраняются как односторонние позитивные отпечатки на подошвах слоев, на поверхности отпечатков развиты тонкие продольные и концентрические бороздки, редкие звездчатые структуры (рис. 1). На основании анализа представительных выборок *Vaveliksia* реконструированы как губкоподобные формы с дисковидными каблучками прирастания (Иванцов и др., 2004). Стенки организма были относительно упругими, деформируемыми, возможно, перфорированными (изредка на отпечатках видны звездчатые и округлые структуры); по-видимому, состояли из органического матрикса, и, возможно, волокон (продольные и концентрические линии на отпечатках); в матрикс могли быть включены частицы осадка. На прижизненную агглютинацию песчинками указывают следующие наблюдения: (1) фоссилии представляют собой уплощенные песчаные тела, которые могут быть отделены от вмещающей породы (т. е. организмы могли содержать песок); (2) отпечатки имеют выдержанный рельеф (при случайном, посмертном заполнении должны были бы наблюдаться незакономерные перепады высот); (3) на поверхности отпечатков развиты складки (т. е. на поверхности организма не было жесткого каркаса); (4) образцы с грубыми складками деформации имеют гораздо более высокий рельеф (т.е. агглютинированные песчинки могли уплотняться при захоронении).

Обсуждение. Возможно, сходной с *Vaveliksia* морфологией могли обладать проблематичные формы из неопротерозоя Большого Каньона США

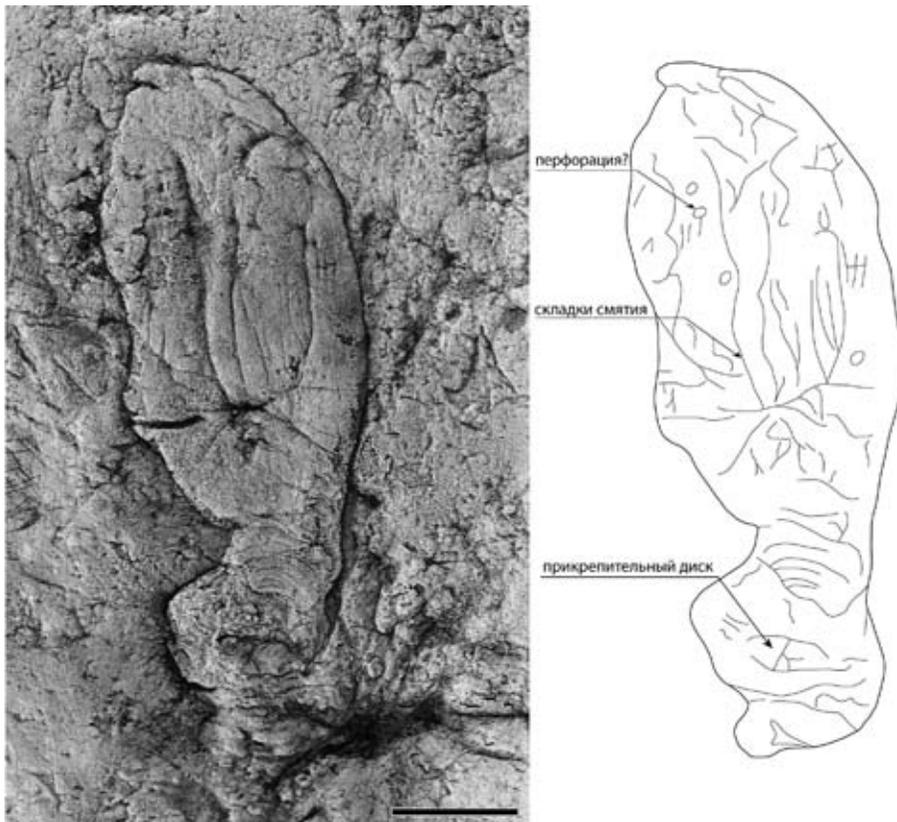


Рис. 1. *Vaveliksia vana* Serezhnikova, 2004, высокорельефный отпечаток на подошве слоя: экз. ПИН, № 3993/5222; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря, р-н Зимнегорского маяка; верхний венд, мезенская свита, нижняя часть ёргинских слоев. Масштабный отрезок 1 см.

(Nankowear Group, >770–742 млн. л., абс. возраст по Dehler et al., 2012), *Brooksella canyonensis* Bassler, 1941, которые были интерпретированы, в т. ч. и как ископаемые медузы (Bassler, 1941), неорганические структуры (Cloud, 1960) и т. д., но материал скуден и дискусионен.

Морфологически сходна с *Vaveliksia* китайская форма *Cucullus fraudulentus* Steiner, 1994 из верхней части формации Доушаньто (Doushantuo Formation), пачка Миаохе (Miaohе Member, 551.1 ± 0.7 , согласно Condon et al., 2005); эта форма интерпретировалась при первоописании как губка (Steiner, 1994), не исключается подобная интерпретация и для *Sinospongia* (Xiao et al., 2002). Известны также реконструкции этих форм как микробных колоний (Steiner, Reitner, 2001) и трубчатых организмов из группы Protoarenicolidae, возможно, близких к сифоновым дазикладовым водорослям (Xiao, Dong, 2006). Следует отметить, что фоссилии биоты Миаохе представлены углефицированными отпечатками в черных сланцах,

т. е. имеют иную форму сохранности, чем большинство организмов эдиакарского типа. Кроме того, ориктоценоз Миаохе представлен, в основном, палеоальгологическими остатками, которые в эдиакарских местонахождениях редко встречаются на плоскостях с отпечатками фауны: по данным М.Б. Бурзина (1993), эдиакарские животные и бентосные водоросли входили в состав разных экосистем. Т. о. интерпретация *Cucullus* и *Sinospongia* как губок и сравнения их с *Vaveliksia* маловероятны.

Сходный с *Vaveliksia* уровень организации можно было бы предположить для *Lomosovis malus* Fedonkin, 1983, относительно крупных древовидных колониальных организмов с прикрепительными дисками и довольно мягкими «отростками» и «стволом», реконструированных, весьма приблизительно, как губки или кишечнополостные (см. Федонкин, 1985). Однако эти формы описаны по единичным фрагментарным фоссилиям, которые могут быть интерпретированы как смятые микробные пленки, например (pers. com. А.Ю. Иванцова). Уровень организации губок и развитие органического скелета, агглютинированного песчаным материалом, предполагалось для *Nemiana simplex* (Palij, 1976) (Reitner, Worheide, 2002; Leonov, 2007), хотя более широко известны интерпретации этих ископаемых как примитивных кишечнополостных (Палий, 1976; Федонкин, 1985), в т. ч. и псаммокораллов (Seilacher, 1992), а также колониальных бактерий (Steiner, Reitner, 2001; Ivantsov et al., in press). Несмотря на то, что Ivantsov et al. (in press) уловили тафономические вариации среди *Beltanelliformis brunsaе* – *Nemiana simplex* – *Medusinites palijji*, очень вероятно, что это группа разнородных организмов, трудно различимых по отпечаткам; сходная ситуация наблюдается среди “Cyclozoa”.

Установлено, что межклеточный транспорт и агглютинация терригенного материала – уникальное, присущее губкам явление (Teragawa, 1986, в работе детально описан этот процесс). Большинство современных агглютинирующих Porifera относят к сборной группе “*Psammascidae*” класса *Demospongia*; у представителей отрядов *Dictyoceratida* и *Verongida* спикулы не развиты (Hooper, Van Soest, 2002); песчаный материал может составлять более 50 % объема организма. Известны ископаемые формы (напр., Герасимов, 1960; Cunningham, Rigby, 2007). В классической зоологии роговые и бескелетные формы считаются вторичными (Догель, 1975), у некоторых представителей *Naplosclerida* реконструирована вторичная замена спикул на агглютинированные частицы (Desqueyroux-Faúndez, Valentine, 2002), получены молекулярные данные о более позднем происхождении этих форм (Sperling et al., 2010). Т. о., данные об агглютинирующих формах в венде могут подтвердить гипотезу о докембрийской диверсификации *Parazoa*.

Скелет из спикулоподобных элементов (слабоминерализованных или органических, гибких) можно реконструировать у *Fedomia mikhaili* Serezhnikova et Ivantsov, 2007: беломорская биота, эдиакарий (венд) се-

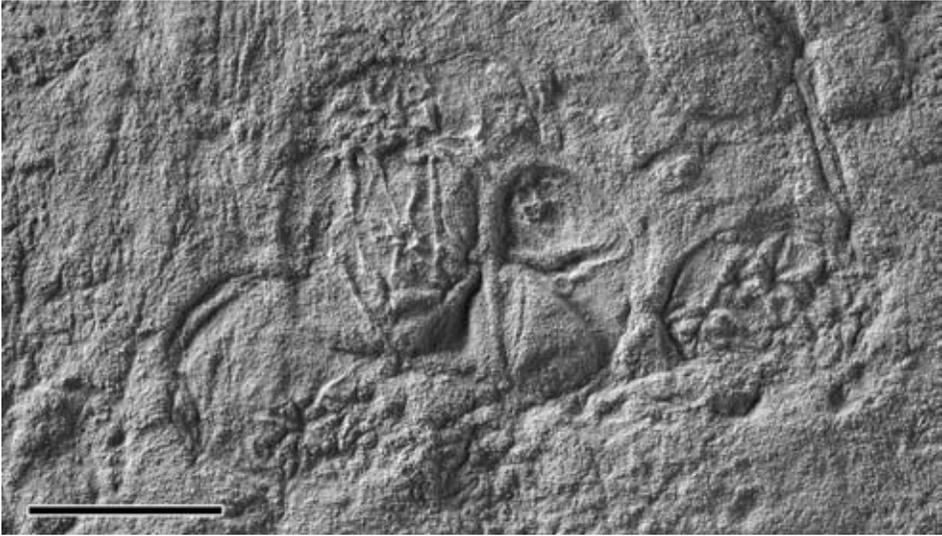


Рис. 2. *Fedomia mikhaili* Serezhnikova et Ivantsov, 2007, низкорельефный отпечаток с выпуклыми спикулоподобными элементами, подошва слоя: экз. ПИН, № 4853/478; Архангельская обл., Онежский п-ов, р. Солза, верхний венд, усть-пинезжская свита, верховские слои. Масштабный отрезок 1 см.

вера Русской платформы (Онежский п-ов, р. Солза); усть-пинезжская свита: абс. возраст 558 ± 1 млн. лет, (Grazhdankin, 2004) – 555.3 ± 0.3 млн. лет (Martin et al., 2004).

Fedomia – некрупные бентосные мешковидные организмы яйцевидной, сферической или пальцеобразной формы, длиной до 6 см и шириной до 1.5 см; скелет состоит из простых 6–8 лучевых спикулоподобных элементов одного размерного порядка, образующих нерегулярную решетку, лучи изогнутые, неветвящиеся; скелет окружен плотной оболочкой; возможно, была развита перфорация. Остатки *Fedomia* сохраняются на подошвах слоев в виде негативных отпечатков овальных тел, складчатых в той или иной степени, с характерными звездчатыми структурами (рис. 2); наблюдается значительная тафономическая изменчивость. Наличие стенок, их грубая складчатость отличают *Fedomia* от остатков внешне похожих звездчатых отпечатков в породах группы Itajaí (неопротерозой Бразилии), которые были определены как *Chancelloria* (Paim et al., 1997), а позже – как микробные текстуры (Zucatti da Rosa, 2006).

Скелетные элементы *Fedomia* довольно массивные, об их внутреннем строении и составе судить сложно (первоначальное вещество не сохранилось), но, поскольку в рельефе этих структур наблюдается инверсия, можно думать о возможном растворении и замещении осадком в процессе фоссилизации, т. е. скелетные элементы *Fedomia* могли изначально содержать минеральные компоненты.

Обсуждение. Fedomia – редкие эдиакарские макроорганизмы, внешне похожие на фанерозойских животных. При описании проведено сравнение с кембрийскими губками *Eiffelia globosa* Walcott, 1920 (кл. Calcarea, отр. Heteractinida), но у *Eiffelia* были развиты настоящие твердые спикулы, причем двух порядков (Botting, Butterfield, 2005). Скелетные элементы Fedomia внешне напоминают склериты кембрийских Chancelloriida Walcott, 1920, элементы интегумента проблематичных организмов из группы Coeloscleritophora Bengtson et Missarzhevsky, 1981 – возможно, губок или асцидий (Bengtson, Hou, 2001). Но склериты находятся на поверхности отпечатков, они массивнее, полые внутри, с закономерными лучами.

Наиболее близкий к Fedomia план строения, возможно, у представителей кембрийских радиоциатид, скелет которых состоит из карбоната и представляет решетку из звездчатых образований (незастеров) невыдержанного размера, с разным количеством лучей, изогнутых в той или иной степени. Систематическое положение этой группы неопределенно, их относят к археоциатам (s. str.), губкам (s. l.), рецептакулитам, причем последние сближают с растениями (см. обзор Журавлева, Мягкова, 1987; Rowland, 2001).

Ограничением при сравнении Fedomia с кембрийскими губками могут быть следующие наблюдения: спикулоподобные структуры Fedomia не выдержаны по размеру, плавно изогнуты, непостоянна длина их лучей, углов между лучами; скелетные элементы не встречаются отдельно от отпечатков тел. Тем не менее, внешняя морфология и наличие скелетной решетки не противоречат трактовке Fedomia как животных уровня организации Porifera (s. l.) с органическим или органо-минеральным скелетом.

Скелет в виде диктиональной решетки (слабоминерализованной или органической, гибкой) описан у Palaeophragmodictya reticulata Gehling et Rigby, 1996: эдиакарская биота, эдиакарий Южной Австралии (хр. Флиндерс), кварциты Rawnsley: абс. возраст $<556 \pm 24$ млн. л. (Preiss, 2000).

Palaeophragmodictya reticulata – некрупные, 1.5–10 см в диаметре дисковидные и полусферические формы с ретикулярной скелетной решеткой (Gehling, Rigby, 1996). Сохраняются в виде округлых негативных отпечатков на подошвах слоев, ретикулярная структура описана у единственного экземпляра коллекции. При первоописании реконструированы как губки полусферической формы с эксцентрично расположенным (из-за помертвых деформаций) оскулюмом и мягким скелетом; проведено сравнение с базальными дисками каменноугольных губок рода Phragmodictya Hall, 1898. Несмотря на отсутствие на отпечатках каких-либо минерализованных остатков, высказано предположение, что скелетная решетка Palaeophragmodictya, по аналогии с кембрийскими ставрактинами, могла состоять из кремнезема, который растворялся при раннем диагенезе (Gehling, Rigby, 1996 со ссылкой на процесс, описанный Steiner et al., 1993).

Обсуждение. Согласно наблюдениям D. Mehl (1998) решетка Palaeophragmodictya, скорее, могла состоять из коллагеноподобных волокон, а не из спикул, что позволило рассматривать эту форму среди гипотетических примитивных губок без спикул (Reitner, Mehl, 1996). Не исключено, что Palaeophragmodictya reticulata – базальные диски проблематичных организмов (многие эдиакарские ископаемые, имеющие сходную форму сохранности и первоначально описанные как целые организмы, реконструированы аналогичным образом (напр., Gehling et al., 2000)); реконструкция Palaeophragmodictya как базальных дисков сняло бы противоречие о маловероятной для губок гидродинамике (будь это целый организм, по реконструкции Gehling, Rigby, 1996), что было отмечено А.Ю. Журавлевым (pers. com). Кроме того, недавно в кембрии Китая были открыты похожие формы, Phragmodictya jinshaensis, но их отличают микроскопические размеры (Yang et al., 2014); авторы приводят реконструкцию как у Gehling, Rigby, 1996, но без оскулюма и указывают что Дж. Боттинг (J. Botting) «перевернул» ее на 180° – и в этом случае организм стал выглядеть правдоподобнее с точки зрения гидродинамики.

Твердый скелет из минерализованных спикул описан по макрофоссилиям у Coronacollina acula Clites, Droser et Gehling, 2012: эдиакарская биота, эдиакарий Южной Австралии (хр. Флиндерс), кварциты Rawnsley (данные об абс. возрасте приведены выше).

Coronacollina – макроскопические организмы с центральной частью в виде усеченного конуса, от которого радиально, в разные стороны отходят длинные тонкие жесткие лучи. Сохраняются на подошвах слоев в виде негативных отпечатков глубокой округлой депрессии с трехлучевой каймой и нескольких прямых радиальных бороздок от 2–3 до 37 см длиной; бороздки могут сохраняться отдельно, на них часто наблюдаются следы «переломов», нет признаков упругих деформаций. Coronacollina реконструированы как животные уровня организации губок, с центральной частью в форме усеченного конуса с трехлучевой симметрией и 4 отходящими от нее спикулами (Clites et al., 2012).

Обсуждение. Лучи Coronacollina часто залегают отдельно, многие из них фрагментарны, с изломами, что предполагает развитие у организма жесткого скелета, карбонатного или кремневого (Clites et al., 2012). Минеральное вещество не сохранилось, что может быть объяснено, например, быстрым растворением биогенного кремнезема при захоронении организмов (Rützler, Macintyre, 1978). Coronacollina сравнивают с кембрийскими губками Choia Walcott, 1920, описанными из сланцев Беджесс Канады (известны также из кембрия США, Китая и Сибири, ордовика Марокко, см. обзор Botting et al., 2013). Choia относят к монаксонидам (протомонаксонидам), сборной группе ранних представителей Demospongia с кремневым скелетом (Rigby, 1986). Находки Coronacollina подтвердили докембрийское происхождение губок и их способность к биоминерализации в позднем протерозое.

Скелетные остатки, которые с той или иной степенью достоверности относят к губкам, описаны из докембрия разных регионов мира (см. обзор Kouchinsky et al., 2012). Предполагается, что самые древние находки спикул *Demospongiae* известны из неопротерозоя Невады (абс. возраст 750 млн. л., Reitner, Wörheide, 2002); как губки, возможно, близкие к Hexactinellida, с редкими проблематичными спикулоподобными остатками, реконструированы формы из неопротерозоя Австралии, абс. возраст 659.7 ± 5.3 млн. л. (Malooof et al., 2010); как спикулы описаны многочисленные проблематичные микрофоссилии из верхнепротерозойских отложений Китая, формации Doushantuo и Dengying (Tang et al., 1978; Ding et al., 1988; Steiner et al., 1993; Li et al., 1998); макс. абс. возраст 580 млн. л. (Condon et al., 2005). Одно- и многоосные спикулы Hexactinellida известны из фосфоритов верхней части цаганоломской свиты пограничных вендо-кембрийских отложений Монголии (Brasier et al., 1997); карбонаты нижней части свиты датированы 632 ± 14 млн. лет (Овчинникова и др., 2012). В верхах разреза цаганоломской свиты, несколько выше кремнисто-фосфоритовых прослоев, определены остатки SSF зоны *Anabarites trisulcatus* немакит-далдынского горизонта (Ёндонжамц, Лхасурен, 1988; Khomentovsky, Gibsher, 1996); коррелируемые отложения Северо-Востока Сибирской платформы имеют возраст древнее 543 ± 1 млн. лет (Bowring et al., 1993)). Находки представляют собой тонкие остроконечные микроостатки, соединенные в 4-5-6-многоосные агрегаты, реконструированы как связанные пучки спикул кремневого состава. Позже Дж. Антклиф, Р. Каллоу и М. Бразье (Antcliffe et al., 2011) провели ревизию докембрийских спикул и пришли к выводу об их недостоверности: так, формы из Монголии были реинтерпретированы как абиогенные структуры, кристаллы арсенопирита. Согласно Antcliffe et al., 2011, губки с минеральным скелетом появились лишь в начале кембрия, но это не подтверждается новыми данными палеонтологической летописи и молекулярной генетики.

Скелет в виде трубок с членистым строением (упругих и плотных) был развит у *Funisia dorothea* Droser, Gehling, 2008: эдиакарская биота, эдиакарий Южной Австралии (Юж. Эдиакара), кварциты Rawnsley (абс. возраст см. выше).

Funisia – крупные бентосные модульные организмы; их остатки представляют собой прямые или изогнутые округлые трубки, длиной до 30 и шириной до 1.2 см; трубки могут дихотомически ветвиться; состоят из серий вертикальных элементов, субпрямоугольных в плане; их размеры уменьшаются по направлению к вершинам; в основании располагаются кольцевые структуры (места прикрепления к грунту). *Funisia* образовывали крупные моновидовые поселения на песчаном грунте; их характерная особенность – членистое строение, и, соответственно, эпизодический рост. Droser, Gehling, 2008 исключили принадлежность этих форм к водорослям – из-за очень высокой плотности поселений, не благоприятной для фо-

тосинтеза, и предложили относить *Funisia* к базальным группам губок или кишечнополостных. Отсутствие на ископаемых признаков минерализации, их упругие деформации предполагают развитие органического скелета.

Уровень организации *Coelenterata*(?) (вендские формы, вероятно, достигшие этого уровня организации – морские организмы, характеризуются радиальной симметрией, в теле различается главная продольная ось и несколько плоскостей; известны унитарные и модулярные (возможно, колониальные формы); ограничения для отнесения докембрийских форм к типу *Coelenterata* – скудость данных о развитии кишечных полостей, септальных образований, ротовых отверстий и способах питания, трехлучевая симметрия некоторых форм).

***Упругий плотный скелет, тека* (?)**, *тонкостенный конус с грубыми поперечными утолщениями*, был развит у *Vendoconularia triradiata* Ivantsov et Fedonkin, 2002: беломорская биота; эдиакарий (венд) севера Русской платформы (Онежский п-ов, ср. течение р. Онеги); нижняя часть усть-пинежской свиты (схема А.Ф. Станковского и др., 1981) (550.2 ± 4.6 млн. лет, по данным Popov et al., 2005 для сопоставимых отложений разреза на р. Золотица)).

Vendoconularia – прикрепленные бентосные организмы; остатки их экзоскелета имеют форму конического шестигранника с закругленным нижним концом; на внешней поверхности развиты 6 пар рядов поперечных зазубренных гребней; соседние гребни расположены симметрично вдоль граней, со сдвигом в плоскости скользящего отражения (Ivantsov, Fedonkin, 2002).

Обсуждение. Несмотря на внешнее сходство с вендскими формами, следует заметить, что трехлучевая симметрия и симметрия скользящего отражения в расположении поперечных элементов скелета, в целом, не очень характерны для фанерозойских конулярий. Как известно, трехлучевая симметрия развита у многих вендских организмов, в частности у представителей класса *Trilobozoa*, возможно, достигших уровня организации кишечнополостных (напр., Федонкин, 1981), а симметрия скользящего отражения присуща, например, вендским *Proarticulata* и *Petalonamae* (Федонкин, 1985). Принимая во внимание особенности тафономии остатков (хотя первоначальное вещество на образце не сохранилось) Ivantsov, Fedonkin, 2002 реконструировали у вендоконулярий плотный внешний органический покров и сравнили его с экзоскелетом конулярий – многослойным пластичным интегументом фосфатного состава (Van Iten, 1991).

Известны позднедокембрийские конулярииды *Paraconularia* sp. (Бразилия, формация Tamengo), а также более ранние проблематичные формы из Южного Китая, биоты Ланьтань (см. обзор Van Iten et al., 2014). Скелет из апатита описан у протоконуляриид зоны *Anabarites trisulcatus*–*Protohertzina anabarica* Китая и др. местонахождений (см. обзор Kouchinsky et al., 2011). Примечательно, что, на сегодняшний день, именно образование фосфата кальция считается первым примером биологически контро-

лируемой минерализации у эукариот (717–812 млн. л, криогений Канады, Cohen et al., 2011).

Упругий плотный скелет в виде трубок с кольчатыми утолщениями был развит у *Corumbella wernerii* Hahn G., Hahn R., Leonardos, Pflug, Walde, 1982: эдиакарий Юго-Западной Бразилии (шт. Мату-Гросу, Корумба); группа *Corumbá*, формация Tamengo; абс. возраст базальной части формации Tamengo 543 ± 3 млн. лет (Babinski et al., 2008); обильный материал из этих отложений изучен Babcock et al., 2005. Впоследствии остатки *Corumbella* обнаружены в неопротерозое США, Калифорния – терригенных породах формации Wood Canyon (Hagadorn, Wagoner, 2000) и Парагвая – тромболитах группы Itapucumi (Warren et al., 2012); тромболитовые фации с *Corumbella* и *Cloudina* в Парагвае сопоставляют с позднепротерозойскими отложениями Намибии (моложе 548.8 ± 1 , но древнее 543.3 ± 1 , Grotzinger et al., 1995) и Омана ($>542.0 \pm 0.3$, Amthor et al., 2003).

Corumbella, согласно оригинальному описанию, напоминали перовидные организмы, с длинным полым стеблем, разделенным внутри 4-мя склеросептами, и верхней частью из бисериально расположенных вторичных полипов; предполагалось, что перидермальные трубки состояли из хитина; на основании этих признаков организмы были отнесены к кишечнополостным (класс Scyphozoa). После дополнительных сборов ископаемых и доизучения оригинального материала установлено, что *Corumbella* секретировали узкие продолговатые трубки с 4-хлучевой симметрией и размножались почкованием, что подтвердило возможность отнесения их к кишечнополостным (сцифозой, возможно, конуляриид) (Babcock et al., 2005). В результате недавних микроструктурных и геохимических исследований материала из Парагвая выяснилось, что покровы *Corumbella* состояли из полигональных органических пластинок с порами и папиллами, похожими на аналогичные структуры у конуляриид; точный состав скелета установить не удалось, и авторы сделали вывод об органическом происхождении покровов; среди превалирующих элементов были определены углерод, кальций, кремний, алюминий и кислород (Warren et al., 2012).

Твердый минерализованный скелет, состоявший из серий воронок известен у проблематичных организмов *Cloudina* Germs, 1972: намская биота, эдиакарий Намибии; рифовые фации формации Kuibis (подгруппа Schwarzrand); абс. возраст моложе 548.8 ± 1 , но древнее 543.3 ± 1 (Grotzinger et al., 1995). К настоящему времени география находок *Cloudina* значительно расширилась: описаны формы из верхнепротерозойских отложений США и Канады (Калифорния, Невада, Британская Колумбия), Мексики, России (Северо-Восток Сибирской платформы, Западный Саян, Горная Шория, Кузнецкий Алатау и др.), Испании, Омана, Китая, Бразилии, Уругвая и, предположительно, Антарктиды (см. обзор Grant, 1990; Zhuravlev et al., 2012).

Cloudina сохраняются в виде некрупных плавно изогнутых трубочек от долей до нескольких мм в диаметре, состоящих из последовательно, но незакономерно вставленных друг в друга тонкостенных усеченных воронок; воронки расположены эксцентрично; стенки воронок плотно соприкасаются друг с другом по бокам в дистальных частях и расходятся в стороны – в проксимальных; днища воронок не соприкасаются; толщина стенок колеблется от 8 до 50 мкм (Grant, 1990). Это одна из немногих докембрийских форм с минерализованным скелетом, систематическое положение неоднозначно (Cribricyathea, аннелиды, кишечнополостные и т. д.). Морфология трубок Cloudina, периодический рост, внутренняя аккреция скелета, седентарный образ жизни, предполагаемые питание посредством фильтрации и наличие мускулатуры, способность к образованию биогермов – все это свидетельствует об уровне организации не ниже кишечнополостных (Grant, 1990). Сходство с кембрийскими крибрициатами, с которыми сравнил клаудин Г. Гермс (Germs, 1972), кажется не столь очевидным, что было отмечено ранее (Hahn et al., 1982): представители Cribricyathea Vologdin, 1956 гораздо мельче, имеют поперечно-ленточные (одиночные или двойные) стенки, причем внутренние стенки бывают пористыми; при этом периптераты (поперечные выросты) на внешней стенке крибрициат отчасти напоминают внешние края воронок у клаудин (морфология крибрициат приведена по данным А.Г. Вологодина, 1966). Несколько находок трубок со следами простого продольного деления (Germs, 1972; Hua et al., 2005), вероятно, подтверждают родство клаудин с кишечнополостными, хотя Hua et al., 2005 скорее склоняются к мнению M. Glaessner (1976) о сходстве Cloudina с аннелидами; возможное родство с серпулидами обсуждается и по результатам исследования палеоэкологии и роста Cloudina (Cai et al., 2014). С другой стороны, сравнительные исследования морфологии, роста скелетных элементов и микроструктуры клаудин и некоторых аннелид не выявили гомологий у этих организмов, а, напротив, подтвердили близость Cloudina к кишечнополостным (Vinn, Zaton, 2012).

Предполагается, что скелетная ткань клаудин была слабо минерализованной, чаще всего, довольно хрупкой, местами пластичной – на ископаемых остатках встречаются участки со смятыми стенками (Conway Morris et al., 1990); скелет был карбонатным, по-видимому, первоначально состоял из высокомагнезимального кальцита, включенного в органический матрикс (Grant, 1990); отмечено, что при этом цемент осадка имел арагонитовый состав, что подразумевает развитие физиологических процессов регуляции минерализации (Grotzinger et al., 2000).

Твердый скелет в виде модулей из минерализованных трубочек был развит у крупного инкрустирующего организма *Namapoikia rietoogensis* Wood, Grotzinger, Dickson, 2002: намская биота, эдиакарий Намибии; пачка

Омкык северной области развития группы Nama; абс. возраст 548.8 ± 1 млн. лет (Grotzinger et al., 1995).

Namapoikia – крупные, до 1 м в длину, пластовые модульные организмы, обраставшие рифогенные образования; скелет состоял из многочисленных трубочек, образующих лабиринтоподобную или полигональную структуру; вероятно, соответствовали уровню организации губок (хететид) или простых колониальных кишечнополостных; Namapoikia сравнивают с нижнекембрийскими цериоидными формами Yawogipora, Labyrinthus и Rosellatana; по характеру перекристаллизации микроструктуры предполагается, что скелетные элементы Namapoikia первоначально состояли из арагонита, хотя материал полностью изменен до кальцита (Wood et al., 2002).

Группа Petalonamae (по мнению Pflug, 1974, эти организмы сочетают признаки растений и животных).

Упругий гибкий скелет неясного генезиса, состоявший из *волоконистых элементов* был развит у перовидных Petalonamae Pflug, 1972 неясного систематического положения. Это самые многочисленные представители ископаемых сообществ позднего докембрия; распространены в авалонской, беломорской (эдиакарской), намской биотах (данные об абс. возрасте отложений приведены выше). Планы строения Petalonamae трудно сопоставлять с фанерозойскими архетипами, но, если придерживаться взглядов о животной природе этих организмов, уровень их организации, по-видимому, был не выше, чем у кишечнополостных (Федонкин, 1985). Чаще всего сохраняются прикрепительные диски Petalonamae (Gehling et al., 2000); «перья» с дисками, встречаются не часто, во множестве известны

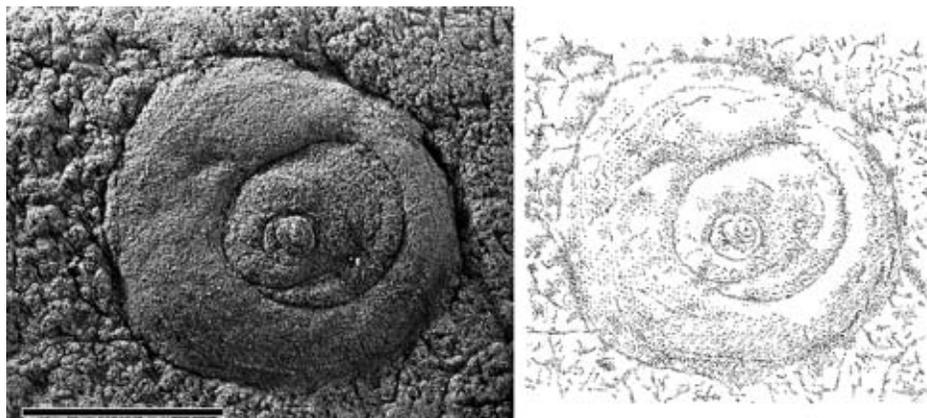


Рис. 3. Cyclomedusa sp., высокорельефный отпечаток прикрепительного диска перовидного организма с концентрическими мембрановидными структурами; подошва слоя: экз. ПИН, № 3993/6597: Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, усть-пинезская свита, зимнегорские слои. Масштабный отрезок 1 см.

лишь на острове Ньюфаундленд (напр., LaFlamme et al., 2004; Hofmann et al., 2008); подробно сохранившиеся отпечатки описаны также из эдиакария Великобритании, Чарнвуд (Ford, 1958; Wilby et al., 2011), Канады, территория Юкон, горы Вернеке (Narbonne, Hofmann, 1987) и Австралии, хр. Флиндерс (Glaessner, 1984; Jenkins, Gehling, 1978), венда России, Юго-Восточное Беломорье (Федонкин, 1985).

На остатках прикрепительных дисков сохраняются характерные концентрические и радиальные структуры, на которые Р. Спригг (Sprigg, 1947, 1949) обратил внимание еще при первоописании эдиакарских «медуз». Концентрические структуры – кольцевые мембраны, иногда зональные (рис. 3; табл. I, фиг. 5, 6), радиальные структуры – тонкие волокнистые тяжи в дисках, волокна проходят и сквозь стебли (рис. 4; табл. I, фиг. 3, 4). От положения структур и типа роста зависит форма прикрепительного органа: при развитии мембран образуется диск, а при разрастании радиальных элементов – система корневых выростов; морфотипы базальных дисков реконструированы на материале из венда Юго-Восточного Беломорья и Арктической Сибири (напр., Сережникова, 2013). У экземпляров уникальной сохранности из ергинских слоев мезенской свиты Зимнего берега Белого моря (находки А.Ю. Иванцова, ПИН РАН) можно наблюдать тонкое строение тяжей: они выглядят как многочисленные длинные ожелезненные волосовидные пучки, проходящие вдоль ископаемых (табл. I, фиг. 3–6). Судя по размерам дисков и сохранившихся фрагментов стеблей, длина волокон превышала 10 см. Микроструктура волокон представлена округлыми остатками микронной размерности, на отдельных участках развиты крупные, до 10 мкм, сфероидальные агрегаты (табл. I, фиг. 1, 2); в составе глобулей преобладают окислы железа (спектр 2), агрегаты (фрамбоиды) сложены пиритом (спектр 1) (табл. I).

Исследования проводились Л.В. Зайцевой, ПИН РАН на СЭМ Leiss EVO50 с микроанализатором Oxford INCA (Energy 350); для анализа был взят фрагмент стебля, отходящего от прикрепительного диска с корнеподобными выростами. По-видимому, на отпечатках могут сохраняться следы: (1) бактериальной деструкции исходного органического или органо-минерального вещества (первичное гетерогенное замещение фрамбоидальным пиритом (FeS_2); фрамбоиды пирита часто приурочены к остаткам организмов; описаны, в частности, в микроструктуре органического вещества из слоев, содержащих вендские ископаемые (Dzik, 2003)); (2) вторич-

Таблица 1. Элементный состав фрагмента «стебля» *Niemalora* sp.

Спектр	В стат.	C	Mg	Al	Si	S	K	Ca	Fe	O	Итог
Спектр 1	Да	11.41	0.28	0.34	1.25	12.91		0.41	16.78	56.62	100.00
Спектр 2	Да	14.69	0.66	2.42	5.41		0.44	1.02	20.96	54.39	100.00

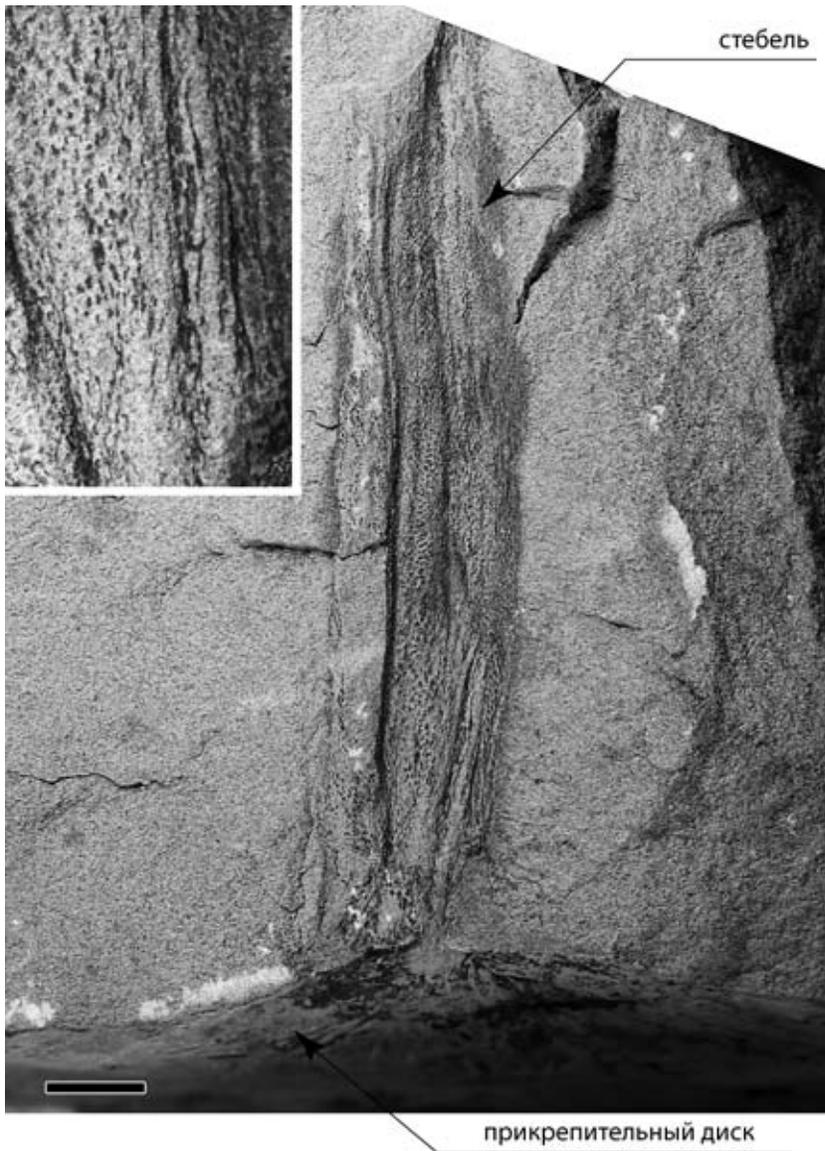


Рис. 4. *Niemaloga* sp., комплексный отпечаток прикрепительного диска со стеблем: экз. ПИН, № 3993/9627; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, мезенская свита, нижняя часть ёргинских слоев. Масштабный отрезок 1 см.

ных гипергенных изменений фоссилий (сходные агрегаты окислов железа обнаружены в микроструктуре спикул кембрийских губок из лагерштеттов Chengjiang, для которых реконструировано вторичное замещение кремнезема при позднем диагенезе скелетного вещества, устойчивого к разложению (Forchielli et al., 2012)). Т.о. можно предполагать, что волосовидные струк-

туры в прикрепительных дисках и стеблях перовидных Petalonamae могли быть довольно плотными, более устойчивыми к разложению, чем мягкие ткани, и, возможно, минерализованными *in vivo* (на прижизненную минерализацию могут указывать редкие находки корневых выростов *Niemalora* со следами «переломов», см. Сержникова, 2005). На основании наших данных пока трудно судить о природе волосовидных тяжей Petalonamae, это мог быть коллаген, спонгин, хитин и т. д. Следует учитывать, что в аноксичных условиях, которые реконструируются для обстановок позднего протерозоя (Walter et al., 2000; Schröder, Grotzinger, 2007), растворение минеральных компонентов происходит особенно быстро (Янин, 1983; ссылки в работе). У современных губок *Monorhaphis* встречаются очень длинные базальные спикулы, состоящие из силикатеина и кремнезема (Wang et al., 2007). Кроме того, недавно у пресноводных байкальских губок, в базальных дисках, был обнаружен хитин и установлено, что именно он способствует адгезии; хитин встречается и в филогенетически древних, и молодых группах, что предполагает его наличие и у предковых форм Metazoa (Ehrlich et al., 2013). Для реконструкции первоначального состава скелетных элементов перовидных Petalonamae потребуются дальнейшие исследования, но на основании предварительных данных можно говорить о развитии процессов склеротизации у этой доминирующей в позднем протерозое группы.

Кроме описанных опорных образований, для некоторых Petalonamae предполагается развитие **песчаных скелетов** и «якорей» (Seilacher, 1989; Vickers-Rich et al., 2013), а также плотных **органических оболочек** (Dzik, 1999 и др.).

Из-за неопределенности систематического положения или скудости данных, за рамками обсуждения остался целый ряд докембрийских проблематичных форм, которые в разное время относили к губкам или кишечнополостным: Trilobozoa, у которых А. Зейлахер с соавторами (Seilacher et al., 2003) реконструировали агглютинированный скелет, Ausiidae, скелетные формы – Namacalatus, тубулярные организмы, анабаритиды и др.; их изучение позволит уточнить особенности скелетогенеза в докембрии и пути развития низших Metazoa.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обзор палеонтологических данных показывает, что у проблематичных низших многоклеточных позднего докембрия проходили процессы склеротизации, причем у ряда представителей эдиакарской «фауны» были развиты опорные образования, сходные со скелетами губок и кишечнополостных (рис. 5). Какие выводы могут следовать из представленных данных?

(1) Появляется возможность обсуждать планы строения и филогению проблематичных докембрийских организмов с несколько иных позиций: твердый скелет входит в архетип многих современных таксонов, а эдиакарская «фауна» чаще рассматривается как мягкотелая, что усложняет сопоставления.

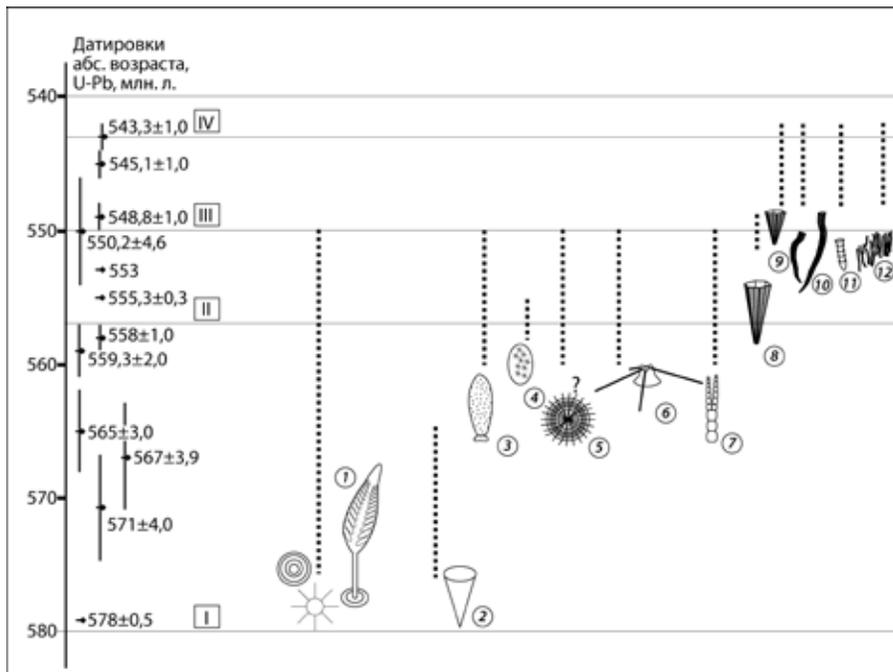


Рис. 5. Проблематичные низшие многоклеточные в последовательностях неопротероза (этапы и датировки абс. возраста по данным Д.В. Гражданкина, 2011: I – редкинский (580–557 млн. лет); II – беломорский (557–550 млн. лет); III – котлинский (550–543 млн. лет); IV – ровенский (543–540 млн. лет)). Цифры в кружках (в скобках приведены данные о скелетных элементах): 1 – перовидные *Petalonamae* (волоknистые тяжи); 2 – *Thectardis avalonensis* (жесткие монолитные кубки); 3 – *Vaveliksia vana* (агрегаты из агглютированных минеральных частиц); 4 – *Fedomia mikhaili* (гибкие спикулоподобные 6–8-лучевые элементы); 5 – *Palaeophragmodictya reticulata* (гибкая диктиональная решетка); 6 – *Coronacollina acula* (длинные одноосные твердые спикулы); 7 – *Funisia dorothea* (серии плотных упругих трубок); 8 – *Vendocollaria triradiata*, 9 – *Paraconularia* sp., 10 – *Corumbella wernerii* (плотные оболочки, теки(?)); 11 – *Cloudina* (серии вертикальных минерализованных воронок); 12 – *Namapoikia rietoogensis* (модули из минерализованных трубочек).

(2) Целый ряд проблематичных макроорганизмов позднего докембрия можно относить к низшим многоклеточным (согласуется с выводами М. Глесснера (Glaessner, 1984), М.А. Федонкина (1985), Б.С. Соколова (1972, 2012) и др. и данными молекулярной генетики (напр., Erwin et al., 2011)).

(3) Диверсификацию проблематичных низших многоклеточных позднего докембрия можно сравнить с гораздо более масштабными кембрийскими событиями, когда наряду со стволовыми таксонами, существовали короткоживущие проблематичные группы (археоциаты, радиоциатиды, анабаритиды и мн. др.), которые почти также трудно сравнивать с современными таксонами, как и эдиакарскую «фауну». Такой сценарий предполагается для периодов становления таксонов высокого ранга, когда план строения мог быть менее четким из-за проявления эффекта «архаического многообразия» (Мамкаев, 1968). Например, при обосновании *Archaeata* И.Т. Журав-

лева и Е.И. Мягкова отмечают, что этот ранг «резко отличается по своей характеристике от всех принятых в настоящее время царств органического мира» (Журавлева, Мягкова, 1981, с. 45). У многих представителей эдиакарской «фауны» также наблюдаются признаки надтипов, и даже надцарств: С.В. Рожнов (2010) обосновывает такую возможность, интерполируя на венд данные фанерозоя – об общей тенденции к уменьшению максимального ранга появляющихся таксонов с течением геологического времени. Следует отметить также, что своеобразии планов строения и образа жизни низших многоклеточных вендского периода могло быть связано с симбиотрофией: это положение подкрепляется результатами исследований современных организмов, живущих в симбиозе с хемотрофными бактериями (напр., Малахов, 1997), а также новыми свидетельствами развития аноксии в придонных слоях эдиакарских шельфов (Hall et al., 2013; Kaufman et al., 2013).

(4) Скелетогенез у низших многоклеточных происходил, по-видимому, не в ответ на изменение условий или проявление хищничества (согласуется с выводами Pflug, 1974; Knoll, 2003): по данным геномики и протеомики предполагаемые докембрийские предковые формы Metazoa уже должны были обладать соответствующим набором генов (Muller, 2007). Т. о., скелетогенез у вендских Metazoa, которых весьма условно относят к фанерозойским типам – это еще один из многих примеров параллелизмов и мозаичности в ископаемой летописи (см. Татаринов, 1972; Красилов, 1977; Пономаренко, 2004 и др.): в венде можно увидеть «предварение» (по Л.С. Бергу, 1922) последующей «истории становления скелетных фаун» (термин А.Ю. Розанова, 1996).

Искренняя признательность сотрудникам ПИН РАН акад. Б.С. Соколову, акад. М.А. Федонкину, А.Ю. Иванцову за предоставленный в распоряжение уникальный материал и консультации, А.Г. Пономаренко за обсуждение рукописи и полезные рекомендации, В.Н. Подковырову (ИГГД РАН) за комментарии по геохимическим анализам, А.В. Мазину, С.В. Багирову за фотосъемку образцов, Л.В. Зайцевой за проведение микроструктурных исследований на СЭМ Leiss EVO50 с микроанализатором Oxford INCA. Исследования проводятся при финансовой поддержке РФФИ, № 14-05-00870 и НШ-5512.2014.5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С.* 1977. Труды по теории эволюции, 1922–1930. Номогенез, или Эволюция на основе закономерностей. Л.: Наука. 387 с.
- Бурзин М.Б.* 1966. Микробные бентосные сообщества позднего венда // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы / Ред. А.Ю. Розанов. М.: Наука, 1993. С. 282–293.
- Вологдин А.Г.* 1966. Крибрициаты кембрия СССР. М.: Наука. 62 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 109).

- Герасимов П.А.* 1960. Губки подмосковной юры и нижнего мела // Мат-лы по геологии и полезным ископаемым Центральных районов Европейской части СССР. Вып. 3. Палеонтология и региональная геология. М. С. 5–29.
- Герман Т.Н., Подковыров В.Н.* 2014. Образование необычной формы у рифейских *Eosolenides* // Палеонтол. журн. (в печати).
- Гражданкин Д.В.* 2003. Строение и условия осадконакопления вендского комплекса в Юго-восточном Беломорье // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 11. № 4. С. 3–23.
- Гражданкин Д.В.* 2011. Хроностратиграфия верхнего венда (на примере разрезов северо-восточной окраины Восточно-Европейской платформы и западного склона Среднего Урала). Дисс. на соиск. уч. ст. докт. геол.-мин. наук. Новосибирск. 362 с.
- Гражданкин Д.В., Марусин В.В., Меерт Дж.* и др. 2011. Котлинский горизонт на Южном Урале // Докл. АН. Т. 440. № 2. С. 201–206.
- Догель В.А.* 1975. Зоология беспозвоночных. М.: Высшая школа. 560 с.
- Ересковский А.В.* 2005. Сравнительная эмбриология губок (Porifera). СПб.: СПбГУ. 304 с.
- Ёндонжамц Ж., Лхасурен Б.* 1988. Стратиграфия пограничных толщ докембрия и кембрия Дзабханской зоны // Поздний докембрий и ранний палеозой Сибири. Рифей и венд. Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР. С. 150–162.
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И.* 1981. Материалы к изучению Archaeata // Проблематики фанерозоя. М.: Наука. С. 41–74 (Тр. ИГиГ СО АН СССР СО АН СССР. Т. 481).
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И.* 1987. Низшие многоклеточные фанерозоя. М.: Наука. 224 с.
- Иванцов А.Ю., Малаховская Я.Е., Сережникова Е.А.* 2004. Некоторые проблематики из вендских отложений Юго-Восточного Беломорья // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–9.
- Красилов В.А.* 1977. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука. 254 с.
- Малахов В.В.* 1997. Вестиментиферы – автотрофные животные // Соросовский образовательный журнал. № 9. С. 18–26.
- Мамкаев Ю.В.* 1968. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биологии. Т. 21. № 1. С. 48–56.
- Овчинникова Г.В., Кузнецов А.Б., Васильева И.М.* и др. 2012. U-Pb-возраст и Sr-изотопная характеристика надтиллитовых известняков неопротерозойской цаганоломской свиты, бассейн р. Дзабхан, Западная Монголия // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 20. № 6. С. 28–40.
- Палий В.М.* 1976. Остатки бесскелетной фауны и следы жизнедеятельности из отложений верхнего докембрия и нижнего кембрия Подолии // Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской платформы / Ред. П.Л. Шульга. Киев: Наук. думка. С. 63–77.
- Пономаренко А.Г.* 2004. Артроподизация и ее экологические последствия // Эко-системные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 6. М: ПИН РАН. С. 7–22.

- Рожнов С.В.* 2010. Из венда в кембрий: становление морфологической организации современных типов многоклеточных животных // *Онтогенез*. Т. 41. № 6. С. 425–437.
- Розанов А.Ю.* 1996. История становления скелетных фаун // *Соросовский образовательный журнал*. № 12. С. 62–68.
- Сережникова Е.А.* 2005. Новая интерпретация ископаемых отпечатков *Nemaloga* из вендских отложений Оленекского поднятия (Северо-восток Сибирской платформы) // *Бюлл. МОИП. Отд. Геол.* Т. 80. Вып. 3. С. 26–32.
- Сережникова Е.А.* 2007. *Palaeophragmodictya spinosa* sp. nov. – новый билатеральный седентарный организм из венда Юго-Восточного Беломорья // *Палеонтол. журн.* № 4. С. 16–24.
- Сережникова Е.А.* 2013. Базальные структуры вендских организмов: сохранность, строение, морфотипы, возможный морфогенез // *Палеонтол. журн.* № 3. С. 3–13.
- Соколов Б.С.* 1972. Докембрийская биосфера в свете палеонтологических данных // *Вестн. АН СССР*. № 8. С. 48–54.
- Соколов Б.С.* 2012. Палеонтология докембрия и акрохроны биосферной эволюции (к теории расширяющейся биосферы) // *Стратиграфия. Геол. корреляция*. Т. 20. № 2. С. 3–12.
- Соколов Б.С., Федонкин М.А.* 1988. Ранние этапы развития жизни на Земле // *Современная палеонтология*. Т. 2. М.: Недра. С.118–142.
- Станковский А.Ф., Веричев Е.М., Гриб В.П., Добейко И.П.* 1981. Венд юго-восточного Беломорья // *Изв. АН СССР. Сер. геол.* № 2. С. 78–87.
- Татаринев Л.П.* 1972. Палеонтология и закономерности филогенеза низших наземных позвоночных // *Палеонтол. журн.* № 3. С. 121–134.
- Федонкин М.А.* 1981. Беломорская биота венда (докембрийская бесскелетная фауна севера Русской платформы). М.: Наука. 100 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 342).
- Федонкин М.А.* 1983. Бесскелетная фауна Подольского Приднестровья // *Венд Украины*. Киев: Наук. думка. С. 128–139.
- Федонкин М.А.* 1985. Систематическое описание вендских Metazoa // *Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование*. Т. 1. Палеонтология. М.: Наука. С. 70–106.
- Янин Б.Т.* 1983. Основы тафономии. М.: Недра. 184 с.
- Amthor J.E., Grotzinger J.P., Schröder S.* et al. 2003. Extinction of Cloudina and Namacalathus at the Precambrian–Cambrian boundary in Oman // *Geology*. V. 31. P. 431–434.
- Antcliffe J.B., Callow R.H.T., Brasier M.D.* 2011. The origin of sponges: examination of Precambrian metazoan diversifications // *The Palaeontological Association. 55 Ann. Meeting, 17–20 December 2011, Plymouth univ. Programme and Abstract*. P. 15–16.
- Babcock L.E., Grunow A.M., Sadowski G.R., Leslie S.A.* 2005. Corumbella, an Ediacaran-grade organism from the Late Neoproterozoic of Brazil // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* V. 220. № 1–2. P. 7–18.
- Babinski M., Fanning C.M., Trindade R.I.F., Boggiani P.C.* 2008. U-Pb SHRIMP ages from the Neoproterozoic southern Paraguay Belt: constraining the depositional age

- and sediment provenance of glaciogenic deposits // 4 SHRIMPWorkshop. Abstr. Vol. Saint Petersburg. P. 19–21.
- Bassler R.S.* 1941. A supposed jellyfish from the pre-Cambrian of the Grand Canyon // Proc. U. S. Natl. Mus. V. 89 (3104). P. 519–522.
- Bengtson S., Hou X.* 2001. The integument of Cambrian chancelloriids // Acta Palaeontol. Pol. V. 46. № 1. P. 1–22.
- Benus A.P.* 1988. Sedimentological context of a deep-water Ediacaran fauna (Mistaken Point Formation, Avalon Zone, Eastern Newfoundland) // Trace Fossils, Small Shelly Fossils, and the Precambrian–Cambrian Boundary / Eds E. Landing, G. Narbonne, P. Myrow. Albany, N.Y.: Univ. State N.Y., State Educ. Dep. P. 8–9. (Bull. N.Y. State Mus. № 463).
- Bowring S.A., Grotzinger J.P., Isachsen C.E.* et al. 1993. Calibrating rates of Early Cambrian evolution // Science. V. 261. № 5126. P. 1293–1298.
- Botting J.P., Butterfield N.J.* 2005. Reconstructing early sponge relationships by using the Burgess Shale fossil *Eiffelia globosa*, Walcott // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. V. 102. № 5. P. 1554–1559.
- Botting J.P., Muir L.A., Lin J.-P.* 2013. Relationships of the Cambrian Protomonaxonida (Porifera) // Palaeontologia Electronica. V. 16. № 2. 9A. 23 p.
- Bowring S., Myrow P., Landing E.* et al. 2003. Geochronological constraints on terminal Neoproterozoic events and the rise of metazoans // Geophysical Res. Abstr. V. 5. P. 113–114.
- Brasier M.D., Green O., Shields G.* 1997. Ediacarian sponge spicule clusters from southwestern Mongolia and the origins of the Cambrian fauna // Geology. V. 25. № 4. P. 303–306.
- Bykova N.V.* 2011. Ediacaran soft-bodied organisms and macrophytes: two sides of one coin? // Neoproterozoic sedimentary basins: stratigraphy, geodynamics and petroleum potential. Proc. Int. Conference (Novosibirsk, 30 July – 02 August, 2011) / Eds D.V. Grazhdankin, V.V. Marusin. Novosibirsk : IPGG SB RAS. P. 14–15.
- Cai Y., Hua H., Schiffbauer J.D.* et al. 2014. Tube growth patterns and microbial mat-related lifestyles in the Ediacaran fossil Cloudina, Gaojiashan Lagerstätte, South China // Gondwana Res. V. 25. № 3. P. 1008–1018.
- Clapham M.E., Narbonne G.M., Gehling J.G.* 2003. Paleocology of the oldest known animal communities: Ediacaran assemblages at Mistaken Point, Newfoundland // Paleobiology. V. 29. № 4. P. 527–544.
- Clites E.C., Droser M.L., Gehling J.G.* 2012. The advent of hard-part structural support among the Ediacara biota: Ediacaran harbinger of a Cambrian mode of body construction // Geology. V. 40. № 4. P. 307–310.
- Cloud P.E.* 1960. Gas as a sedimentary and diagenetic agent // Am. J. Sci. V. 258-A. P. 35–45.
- Cohen Ph.A., Schopf J.W., Butterfield N.J.* et al. 2011. Phosphate biomineralization in mid-Neoproterozoic protists // Geology. V. 39. № 6. P. 539–542.
- Condon D., Zhu M., Bowring S.* et al. 2005. U–Pb ages from the Neoproterozoic Doushan-tuo Formation, China // Science. V. 308. № 5718. P. 95–98.
- Conway Morris S., Mattes B.W., Chen M.* 1990. The early skeletal organism Cloudina: new occurrences from Oman and possibly China // Am. J. Sci. V. 290-A. P. 245–260.

- Cunningham K.J., Rigby J.K., Wacker M.A., Curran H.A. 2007. First documentation of tidal-channel sponge biostromes (upper Pleistocene, southeastern Florida) // *Geology*. V. 35. № 5. P. 475–478.
- Dehler C.M., Karlstrom K.E., Gehrels G.E. et al. 2012. Stratigraphic revision, provenance, and new age constraints of the Nankoweap Formation and Chuar Group, Grand Canyon Supergroup, Grand Canyon, Arizona // *GSA. Abstracts with Programs*. V. 44. № 6. P. 82.
- Desqueyroux-Faúndez R., Valentine C. 2002. Family Callyspongiidae de Laubenfels, 1936 // *Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges* / Eds J.N.A. Hooper, R.W.M. Van Soest. N.Y.: Kluwer Academic/Plenum Publishers. P. 835–851.
- Ding Q., Xing Y., Chen Y. 1988. Metazoa and trace fossils // *Biostratigraphy of the Yangtze Gorge area, 1, Sinian* / Eds Z. Zhao, S. Zheng. Beijing: Geol. Publ. House. P. 115–122 (in Chinese).
- Droser M.L., Gehling J.G. 2008. Synchronous aggregate growth in an abundant new Ediacaran tubular organism // *Science*. V. 319. № 5870. P. 1660–1662.
- Dzik J. 1999. Organic membranous skeleton of the Precambrian metazoans from Namibia // *Geology*. V. 27. № 6. P. 519–522.
- Dzik J. 2003. Anatomical information content in the Ediacaran fossils and their possible zoological affinities // *Integr. Comp. Biol.* V. 43. № 1. P. 114–126.
- Ehrlich H., Kaluzhnaya O.V., Brunner E. et al. 2013. Identification and first insights into the structure and biosynthesis of chitin from the freshwater sponge *Spongilla lacustris* // *J. Struct. Biol.* V. 183. № 3. P. 474–483.
- Erwin D.H., Laflamme M., Tweedt S.M. et al. 2011. The Cambrian Conundrum: Early Divergence and Later Ecological Success in the Early History of Animals // *Science*. V. 334. № 6059. P. 1091–1097.
- Fedonkin M.A., Gehling J.G., Grey K. et al. 2007. The rise of animals: evolution and diversification of the kingdom Animalia. Baltimore: John Hopkins University Press. 326 p.
- Fedonkin M.A., Waggoner B.M. 1997. The Vendian fossil *Kimberella*: The oldest mollusk // *Nature*. V. 388. № 6645. P. 868–871.
- Forchielli A., Steiner M., Hu S.X., Keupp H. 2012. Taphonomy of Cambrian (Stage 3/4) sponges from Yunnan (South China) // *Bull. Geosci.* V. 87. № 1. P. 133–142.
- Ford T.D. 1958. Precambrian fossils from Charnwood Forest // *Proc. Yorks. Geol. Soc.* V. 31. P. 211–217.
- Gehling J.G. 1991. The case for Ediacaran roots to the metazoan tree // *Mem. geol. Soc. India*. V. 20. P. 181–224.
- Gehling J.G., Droser M.L., Jensen S.R., Runnegar B.N. 2005. Ediacaran organisms: relating form and function // *Evolving Form and Function: Fossils and Development*. Proc. Symp. honoring Adolf Seilacher for his contributions to paleontology, in celebration of his 80 birthday / Ed. D.E.G. Briggs. New Haven: Peabody mus. nat. hist., Yale univ. P. 43–67.
- Gehling J.G., Narbonne G.M., Anderson M.M. 2000. The first named Ediacaran body fossil, *Aspidella terranovica* // *Palaeontology*. V. 43. № 3. P. 427–456.

- Gehling J.G., Rigby J.K.* 1996. Long expected sponges from the Neoproterozoic Ediacara fauna of South Australia // *J. Paleontol.* V. 70. № 2. P. 185–195.
- Germis G.J.B.* 1972. New shelly fossils from the Nama Group, South-West Africa // *Am. J. Sci.* V. 272. № 8. P. 752–761.
- Glaessner M.F.* 1962. Precambrian fossils // *Biol. Rev.* V. 37. P. 467–494.
- Glaessner M.F.* 1976. Early Phanerozoic annelid worms and their geological and biological significance // *J. Geol. Soc. (London, U. K.)*. V. 132. P. 259–275.
- Glaessner M.F.* The Dawn of Animal Life. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1984. 244 p.
- Grant S.W.F.* 1990. Shell structure and distribution of Cloudina, a potential index fossil for the terminal Proterozoic // *Am. J. Sci.* V. 290–A. P. 261–294.
- Grazhdankin D.V.* 2004. Patterns of distribution in the Ediacaran biotas: facies versus biogeography and evolution // *Paleobiology*. V. 30. № 2. P. 203–221.
- Grazhdankin D., Gerdes G.* 2007. Ediacaran microbial colonies // *Lethaia*. V. 40. P. 201–210.
- Grotzinger J.P., Bowring S.A., Saylor B.Z., Kaufman A.J.* 1995. Biostratigraphic and geochronologic constraints on early animal evolution // *Science*. V. 270. № 5236. P. 598–604.
- Grotzinger J.P., Watters W.A., Knoll A.H.* 2000. Calcified metazoans in thrombolite–stromatolite reefs of the terminal Proterozoic Nama Group, Namibia // *Paleobiology*. V. 26. № 3. P. 334–359.
- Hagadorn J.W., Waggoner B.* 2000. Ediacaran fossils from the southwestern Great Basin, United States // *J. Paleontol.* V. 74. № 2. P. 349–359.
- Hahn G., Hahn R., Leonardos O.H.* et al. 1982. Körperlich erhaltene Scyphozoen-Reste aus dem Jungpräkambrium Brasiliens // *Geol. Palaeontol.* V. 16. P. 1–18.
- Hall M., Kaufman A.J., Vickers-Rich P.* et al. 2013. Stratigraphy, palaeontology and geochemistry of the late Neoproterozoic Aar Member, southwest Namibia: Reflecting environmental controls on Ediacara fossil preservation during the terminal Proterozoic in African Gondwana // *Precambrian Res.* V. 238. P. 214–232.
- Hofmann H.J., O'Brien S.J., King A.F.* 2008. Ediacaran biota on Bonavista peninsula, Newfoundland, Canada // *J. Paleontol.* V. 82. № 1. P. 1–36.
- Hooper J.N.A., Van Soest R.W.M.* 2002. Order Poecilosclerida Topsent, 1928 // *Systema Porifera: A Guide to the Classification of the Sponges* / Eds J.N.A. Hooper, R.W.M. Van Soest. N.Y.: Kluwer Academic/Plenum Publishers. P. 403–408.
- Hua H., Chen Z., Yuan X.* et al. 2005. Skeletogenesis and asexual reproduction in the earliest biomineralizing animal Cloudina // *Geology*. V. 33. № 4. P. 277–280.
- Ivantsov A.Yu.* 2012. Paleontological Data on the Possibility of Precambrian Existence of Mollusks // *Mollusks: Morphology, Behavior and Ecology* / Eds A. Fyodorov, H. Yakovlev. N.Y.: Nova Science Publishers. P. 153–179.
- Ivantsov A.Yu., Fedonkin M.A.* 2002. Conulariid-like fossil from the Vendian of Russia: a metazoan clade across the Proterozoic/Palaeozoic boundary // *Palaeontology*. V. 45. № 6. P. 1119–1129.
- Ivantsov A.Yu., Gritsenko V.P., Konstantinenko L.I.* 2014. Revision of the problematical Vendian macrofossils Beltanelliformis (=Beltanelloides, Nemiana) // *Paleontol. j.* (in press).

- Jenkins R.J.F.* 1984. Interpreting the oldest fossil cnidarian // *Palaeontographica Americana*. V. 54. P. 95–104.
- Jenkins R.J.F., Gehling J.G.* 1978. A review of the frond-like fossils of the Ediacaran assemblage // *Rec. S. Austral. Mus.* V. 17. P. 347–359.
- Kaufman A.J., Cui H., Peek S.* et al. 2013. The effect of seawater redox stratification on early metazoans from the terminal Ediacaran Khatyspyt Formation of Arctic Siberia // *Geol. Soc. Am. Abstracts with Programs*. V. 45. № 7. P. 186.
- Khomentovskiy V.V., Gibsher A.S.* 1996. The Neoproterozoic – Lower Cambrian in northern Gobi-Altay, western Mongolia: regional setting, lithostratigraphy and biostratigraphy // *Geol. Mag.* V. 133. № 4. P. 371–390.
- Knoll A.H.* 2003. Biomineralization and evolutionary history // *Rev. Mineral. Geochem.* V. 54. № 1. P. 329–356.
- Kouchinsky A., Bengtson S., Runnegar B.* et al. 2012. Chronology of early Cambrian biomineralization // *Geol. Mag.* V. 149. № 2. P. 221–251.
- LaFlamme M., Narbonne G.M., Anderson M.M.* 2004. Morphometric analysis of the Ediacaran frond *Charniodiscus* from the Mistaken Point Formation, Newfoundland // *J. Paleontol.* V. 78. № 5. P. 827–837.
- Leonov M.V.* 2007. Comparative taphonomy of Vendian genera *Beltanelloides* and *Nemiana*: taxonomy and lifestyle // *The Rise and Fall of the Ediacaran Biota* / Eds P. Vickers-Rich, P. Komarower. L. P. 259–267 (*Geol. Soc. Spec. Publ.* V. 286).
- Li C.-W., Chen J.-Y., Hua T.-E.* 1998. Precambrian sponges with cellular structures // *Science*. V. 279. № 5352. P. 879–882.
- Lowenstam H. A., Margulis L.* 1980. Evolutionary prerequisites for early Phanerozoic calcareous skeletons // *BioSystems*. V. 12. № 1–2. P. 27–41.
- Maloof A.C., Rose C.V., Beach R.* et al. 2010. Possible animal-body fossils in pre-Marinoan limestones from South Australia // *Nat. Geosci.* V. 3. P. 653–659.
- Marin F., Smith M., Isa Y.* et al. 1996. Skeletal matrices, muci, and the origin of invertebrate calcification // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. V. 93. № 4. P. 1554–1559.
- Martin M.W., Grazhdankin D.V., Bowring S.A.* et al. 2000. Age of Neoproterozoic bilaterian body and trace fossils, White Sea, Russia: implications for Metazoan evolution // *Science*. V. 288. № 5467. P. 841–845.
- McMenamin M.A.S.* 1998. *The Garden of Ediacara: Discovering the First Complex Life*. N.Y.: Columbia univ. press. 295 p.
- Mehl D.* 1996. Organization and microstructure of the cancelloriid skeleton: implications for the biomineralization of the Cancelloriidae // *Bull. Inst. Oceanogr.* V. 14. P. 377–385.
- Moldowan J.M., Dahl J., Jacobsen S.R.* et al. 1994. Molecular fossil evidence for Late Proterozoic – early Paleozoic environments // *Terra Nova*. V. 6. Abstr. Suppl. 3. P. 6.
- Müller W.E.G., Li J., Schröder H.C.* et al. 2007. The unique skeleton of siliceous sponges (Porifera; Hexactinellida and Demospongiae) that evolved first from the Urmetazoa during the Proterozoic: a review // *Biogeosciences*. V. 4. № 2. P. 219–232.

- Narbonne G.M.* 2005. The Ediacara Biota: Neoproterozoic origin of animals and their ecosystems // *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* V. 33. P. 421–442.
- Narbonne G.M., Hofmann H.J.* 1987. Ediacaran biota of the Wearnecke Mountains, Yukon, Canada // *Palaeontology*. V. 30. № 4. P. 647–676.
- Paim P.S.G., Leipnitz I., Zucatti da Rosa A.L., Stock da Rosa A.A.* 1997. Preliminary report on the occurrence of *Chancelloria* sp. in the Itajaí Basin, Southern Brazil // *Rev. Bras. Geocienc.* V. 27. № 3. P. 303–308.
- Peterson K.J., Waggoner B., Hagadorn J.W.* 2003. A Fungal Analog for Newfoundland Ediacaran Fossils? // *Integr. Comp. Biol.* V. 43. № 1. P. 127–136.
- Pflug H.D.* 1974. Vor- und Frühgeschichte der Metazoen // *Neues Jahrb. Geol. Palaeontol., Abh.* V. 145. P. 328–374.
- Popov V.V., Khramov A.N., Bachtadse V.* 2005. Palaeomagnetism, magnetic stratigraphy, and petromagnetism of the Upper Vendian sedimentary rocks in the sections of the Zolotitsa River and in the Verkhotina Hole, Winter Coast of the White Sea, Russia // *Russian j. earth sci.* V. 7. P. 1–29.
- Preiss W.V.* 2000. The Adelaide Geosyncline of South Australia and its significance in Neoproterozoic continental reconstruction // *Precambrian Res.* V. 100. № 1–3. P. 21–63.
- Reitner J., Mehl D.* 1996. Monophyly of the Porifera // *Verh. Naturwiss. Ver. Hambg.* V. 36. P. 5–32.
- Reitner J., Wörheide G.* 2002. Non-Lithistid fossil Demospongiae – Origins of their palaeobiodiversity and highlights in history of preservation // *Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges* / Eds J.N. Hooper, J.N. Van Soest. N.-Y.: Kluwer acad./plenum publ. P. 52–68.
- Retallack G.J.* 1994. Were the Ediacaran fossils lichens? // *Paleobiology*. V. 20. № 4. P. 523–544.
- Rigby J.K.* 1986. Sponges of the Burgess shale (Middle Cambrian), British Columbia // *Palaeontographica Canadiana*. № 2. 105 p.
- Rowland S.M.* 2001. Archaeocyaths – a history of phylogenetic interpretation // *J. Paleontol.* V. 75. P. 1065–1078.
- Rozhnov S.V.* 2009. Development of the Trophic Structure of Vendian and Early Paleozoic Marine Communities // *Paleontol. j.* V. 43. № 11. P. 1364–1377.
- Rützler K., Macintyre I.G.* 1978. Siliceous sponge spicules in coral reef sediments // *Mar. Biol.* V. 49. № 2. P. 147–159.
- Schröder S., Grotzinger J.P.* 2007. Evidence for anoxia at the Ediacaran–Cambrian boundary: the record of redox-sensitive trace elements and rare earth elements in Oman // *J. Geol. Soc. (London, U.K.)*. V. 164. P. 175–187.
- Seilacher A.* 1989. Vendozoa: organismic constructions in the Proterozoic biosphere // *Lethaia*. V. 22. № 3. P. 229–239.
- Seilacher A.* 1992. Vendobionta and Psammocorallia: lost construction of Precambrian evolution // *J. Geol. Soc. L.* V. 149. P. 607–613.
- Seilacher A., Grazhdankin D., Legouta A.* 2003. Ediacaran biota: The dawn of animal life in the shadow of giant protists // *Paleontol. res.* V. 7. № 1. P. 43–54.

- Serezhnikova E.A.* 2010. Colonization of Substrates: Vendian Sedentary Benthos // *Paleontol. j.* V. 44. № 12. P. 1560–1569.
- Serezhnikova E.A., Ivantsov A.Yu.* 2007. *Fedomia mikhaili* – A new spicule-bearing organism of sponge grade from the Vendian (Ediacaran) of the White Sea, Russia // *Paleoworld*. V. 16. № 4. P. 319–324.
- Sperling E.A., Peterson K.J., LaFlamme M.* 2011. Rangeomorphs, *Thectardis* (Porifera?) and dissolved organic carbon in the Ediacaran ocean // *Geobiology*. V. 9. № 1. P. 24–33.
- Sperling E.A., Robinson J., Pisani D., Peterson K.* 2010. Where's the glass? Biomarkers, molecular clocks, and microRNAs suggest a 200-Myr missing Precambrian fossil record of siliceous sponge spicules: Sponge biomarkers, molecular clocks and microRNAs // *Geobiology*. V. 8. № 1. P. 24–36.
- Sprigg R.C.* 1947. Early Cambrian ? jellyfishes from the Flinders Ranges, South Australia // *Trans. Roy. Soc. South Austr.* № 71. P. 221–224.
- Sprigg R.C.* 1949. Early Cambrian ? jellyfishes of Ediacara, South Australia, and Mount John, Kimberley District, Western Australia // *Trans. Roy. Soc. South Austr.* № 73. P. 72–79.
- Steiner M.* 1994. Die neoproterozoischen Megaalgen *Sudchinas* // *Berl. Geowiss. Abh. (E)*. V. 15. P. 1–146.
- Steiner M., Mehl D., Reitner J., Erdtman B.-D.* 1993. Oldest entirely preserved sponges and other fossils from the lowermost Cambrian and a new facies reconstruction for the Yangtze platform (China) // *Berl. Geowiss. Abh. (E)*. V. 9. P. 293–329.
- Steiner M., Reitner J.* 2001. Evidence of organic structures in Ediacara-type fossils and associated microbial mats // *Geology*. V. 29. № 12. P. 1119–1122.
- Tang T., Zhang J., Jiang X.* 1978. Discovery and significance of the Late Sinian fauna from Western Hunan and Hubei // *Acta Stratigraphica Sinica*. V. 2. № 1. P. 32–45 (in Chinese).
- Teragawa C.K.* 1986. Particle transport and incorporation during skeleton formation in a keratose sponge *Dysidea etheria*. *Biol. Bull. (Woods Hole, MA, U.S.)*. V. 170. P. 321–334.
- Termier H., Termier G.* 1966. Sur les modalités de l'apparition des premiers coelomates // *C.R. Seances Acad. Sci. Ser. D*. V. 262. P. 1684–1685.
- Van Iten H.* 1991. Evolutionary affinities of conulariids // *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa* / Eds A.M. Simonetta, S. Conway Morris. Cambridge: Cambridge univ. press. P. 145–155.
- Van Iten H., Marques A.C., de Moraes Leme J. et al.* 2014. Origin and early diversification of the phylum Cnidaria Verrill: major developments in the analysis of the taxon's Proterozoic–Cambrian history // *Palaeontology*. V. 57 (in press).
- Vickers-Rich P., Ivantsov A.Yu., Trusler P.W. et al.* 2013. Reconstructing *Rangea*: New Discoveries from the Ediacaran of Southern Namibia // *J. Paleontol.* V. 87. № 1. P. 1–15.
- Vinn O., Zaton M.* 2012. Inconsistencies in proposed annelid affinities of early biomineralized organism *Cloudina* (Ediacaran): structural and ontogenetic evidences // *Carnets de Géologie (Note-books on Geology)*. V. 3. P. 39–47 (CG2012_A03).

- Walter M.R., Veevers J.J., Calver C.R.* et al. 2000. Dating the 840–544 Ma Neoproterozoic interval by isotopes of strontium, carbon, and sulfur in seawater, and some interpretative models // *Precambrian Res.* V. 100. № 1–3. P. 371–433.
- Wang X., Li J., Qiao L., Schröder H.C.* et al. 2007. The giant spicules of the deep sea hexactinellidan sponges of the genus *Monorhaphis* (Hexactinellida: Amphidiscosida: Monorhaphididae) // *Acta Zool. Sin.* V. 53. № 2. P. 557–569.
- Warren L.V., Pacheco M.L.A.F., Fairchild T.R.* et al. 2012. The dawn of animal skeletogenesis: Ultrastructural analysis of the Ediacaran metazoan *Corumbella wernerii* // *Geology.* V. 40. № 8. P. 691–694.
- Wilby P.R., Carney J.N., Howe M.P.A.* 2011. A rich Ediacaran assemblage from eastern Avalonia: Evidence of early widespread diversity in the deep ocean // *Geology.* V. 39. № 7. P. 655–658.
- Wood R.A., Grotzinger J.P., Dickson J.A.* 2002. Proterozoic modular biomineralized metazoan from the Nama Group, Namibia // *Science.* V. 296. № 5577. P. 2383–2386.
- Xiao S., Dong L.* 2006. On the morphological and ecological history of Proterozoic macroalgae // *Neoproterozoic Geobiology and Paleobiology* / Eds S. Xiao, A.J. Kaufman. Dordrecht: Springer. P. 57–90.
- Xiao S., Laflamme M.* 2009. On the eve of animal radiation: phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota // *Trends in Ecology and Evolution.* V. 24. № 1. P. 31–40.
- Xiao S., Yuan X., Steiner M., Knoll A.* 2002. Macroscopic carbonaceous compressions in a Terminal Proterozoic shale: a systematic reassessment of the Miaohé biota, South China // *J. Paleont.* V. 76. № 2. P. 347–376.
- Yang X., Zhao Y., Wu W.* et al. 2014. *Phragmodictya jinshaensis* sp. nov., a hexactinellid dictyosponge from the Cambrian of Jinsha, south China // *GFF.* V. 136. № 1. P. 1–5.
- Zhuravlev A.Yu.* 1993. Were Ediacarian Vendobionta multicellulars? // *Neues Jahrb. Geol. Palaeontol., Abh.* V. 190. P. 299–314.
- Zhuravlev A.Yu., Liñán E., Gámez Vintaned J.A.* et al. 2012. New finds of skeletal fossils in the terminal Neoproterozoic of the Siberian Platform and Spain // *Acta Palaeontol. Pol.* V. 57. № 1. P. 205–224.
- Zucatti da Rosa A.L.* 2005. Evidências de vida no Ediacarano inferior da bacia do Itajaí, SC. Rio Grande do Sul. 56 p. (Master Dissertation).

Объяснение таблицы I

Фиг. 1–4. *Niemalora* sp.; экз. ПИН, № 3993/9627; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, мезенская свита, нижняя часть ергинских слоев (1–3 – структура «стебля»: 1, 2 – микроструктура под СЭМ Leiss EVO50 с микроанализатором Oxford INCA (Energy 350); на фиг. 1, 2 стрелками показаны фрамбоиды пирита, цифрами – точки анализов).

Фиг. 5, 6. *Protodipleurosoma* sp.; экз. ПИН, № 3993/6566; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, мезенская свита, нижняя часть ергинских слоев.

SKELETAL STRUCTURES OF THE PROBLEMATIC LOWER METAZOA FROM THE VENDIAN (EDIACARAN)

E.A. Serezhnikova

The problematical Lower Metazoa from the Late Precambrian had some skeletal structures which are quite common for the skeletons of sponges and coelenterates: aggregates composed of agglutinated mineral particles; spicule-like elements; mineralized spicules; long fibrous bands; theca-like coverings; massive and modular organic and mineralized structures. Mineralized skeletal remains could not be preserved in clastic sediments because of anoxic conditions which were common in shelf settings of the Late Proterozoic. Data on rigid skeletons are included in the description of archetypes of many Phanerozoic sponges and coelenterates, so body plans and phylogeny of some members of the Ediacaran “fauna” could be considered in the context of the evolution of the Lower Metazoa.

Key words: Precambrian, Vendian, Ediacaran “fauna”, Lower Metazoa, skeletogenesis.

