

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. А.А. БОРИСЯКА**

*На правах рукописи*

ИВАНЦОВ Андрей Юрьевич

**ПАЛЕОБИОЛОГИЯ PROARTICULATA И ПРОБЛЕМА  
СТАНОВЛЕНИЯ BILATERIA**

Специальность 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

**ДИССЕРТАЦИЯ**

на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Москва – 2023

**Оглавление**

Введение	стр. 3
Глава 1. Тип Proarticulata: общая характеристика, история изучения, систематический состав, распространение и места обитания	стр. 9
Глава 2. Ископаемые остатки проартикулят в верхневендских отложениях Юго-Восточного Беломорья	стр. 24
Глава 3. Следы жизненной активности проартикулят	стр. 70
Глава 4. Реконструкция анатомического строения проартикулят	стр. 94
Глава 5. Рост, онтогенетические преобразования и регенерация у дикинсоний	стр. 108
Глава 6. Систематическое положение проартикулят и происхождение Bilateria	стр. 129
Заключение	стр. 148
Список литературы	стр. 150
Фототаблицы и пояснения к ним	стр. 175
Приложение I. Ископаемый материал	стр. 225

## Введение

Этапы зарождения и ранней эволюции сложной многоклеточной жизни на нашей планете во многом фиксируются окаменелостями докембрийской мягкотелой биоты. Эти окаменелости встречаются по всему миру в отложениях эдиакарского (вендского) периода и представляют разнообразный набор некогда обитавших в морской среде существ, и в том числе, животных. Хотя эти исключительно сохранившиеся ископаемые обычно трудно соотносить с ныне живущими организмами, изучение морфологии, экологии и тафономии дает ключи к пониманию их взаимоотношений с современными таксонами. В интервале длительностью около 35 млн. лет эдиакарские макрофоссилии демонстрируют появление мобильности, гетеротрофии, полового размножения и формирование сложных экосистем, которые являются атрибутами современных животных (Droser, Gehling, 2015). Одной из наиболее представительных групп докембрийской мягкотелой макробиоты являются проартикуляты (Proarticulata Fedonkin, 1983) – крупные подвижные животные с поперечно-расчлененным, суббилатеральным телом. Проартикуляты и, прежде всего, род дикинсония (Dickinsonia Sprigg, 1947), – это своеобразный символ позднего докембрия, во многом по ним судят об уровне развития и о природе в целом всей макробиоты, предшествующей кембрийской радиации животных (напр., Seilacher, 1989). Дикинсонии являются знаковыми ископаемыми позднего эдиакария Южной Австралии и Восточной Европы; они представлены в коллекциях тысячами отпечатков тел и следов жизнедеятельности (Evans et al., 2017; Ivantsov, Zakrevskaya, 2022). Кроме этого, похожие на дикинсоний макрофоссилии, а также напоминающие их седиментологические структуры обнаружены в эдиакарии Южного Китая и раннем кембрии Казахстана (Боровиков, 1976; Wang et al., 2021). Это самый обширный род докембрийских макроорганизмов, насчитывающий 9 формальных видов, 8 из которых, а также ряд гипотетических внутренних структур тела были описаны на материале из Южной Австралии (Sprigg, 1947, 1949; Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972; Runnegar, 1982; Jenkins, 1992). Разнообразие гипотез о природе проартикулят (дикинсоний) поразительно. Эти древние существа интерпретировались как синцитиальные протисты (Zhuravlev, 1993), плакозои (Rozhnov, 2009; Sperling, Vinther, 2010), гребневики (Zang, Reitner, 2006), медузы (Sprigg, 1949; Harrington, Moore, 1956), коралловые полипы (Valentine, 1992), целомические билатерии (Gehling, 1991), аннелиды (Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972), анцестральные хордовые (Dzik, 2000, 2003). Изучение ископаемого материала по дикинсониям и близким к ним организмам из Юго-Восточного Беломорья (Россия, Архангельская обл.), наилучшего по сохранности, но на то время сравнительно небогатого, дало основание для объединения этих вымерших многоклеточных животных в особый тип Proarticulata, занимающий промежуточное положение между «кишечнополостными» и сегментированными Bilateria

(Федонкин, 1983б, 1985а, б, 1987). Революционными, придавшими в свое время мощный импульс исследованиям докембрийской макробиоты, стали гипотезы Г. Реталляка и А. Зейлахера, по которым эдиакарские организмы и дикинсонии в их числе рассматривались как лишайники (Retallack, 1994) или представители особого царства Vendobionta (Seilacher, 1992). И хотя большинством исследователей проартикуляты или «дикинсониморфы» считаются эуметазоями, жаркая дискуссия о природе этих существ, разгоревшаяся тридцать лет назад, не утихает до сих пор (напр., Evans et al., 2021b и Retallack, 2022).

С 1994 г. автором настоящей работы впервые в практике исследования местонахождений докембрийских макрофоссилий стали проводиться площадные раскопки в Юго-Восточном Беломорье. В результате многолетних работ Беломорского экспедиционного отряда Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) была собрана крупнейшая в мире камерная – хранящаяся в закрытом помещении – коллекция эдиакарских макрофоссилий и накоплен значительный объем сопутствующей геологической информации. Сведенные вместе эти материалы позволяют проводить изучение всех основных групп макроорганизмов позднего эдиакария по большинству разрабатываемых в мировой науке направлений. Видное место в наших сборах принадлежит проартикулятам и, прежде всего, дикинсониям. Вскрытие поверхностей с ископаемыми на большой площади дало возможность выявить следы и комбинированные телесно-следовые ископаемые остатки дикинсоний и других многоклеточных организмов (ранее, при меньших масштабах подъемного материала из осыпей, такие ископаемые считались необычными остатками тел) (Иванцов, 1996, 1999, 2001б; Иванцов, Федонкин, 2001). Комбинированные ископаемые позволяют связать следы с определенными видами и конкретными особями животных. Они являются источником прямых данных о функциональной морфологии и поведении вымерших организмов (Иванцов, 2001б, 2010б, 2011б, 2013а; Иванцов, Федонкин, 2001; Иванцов, Малаховская, 2002; Fedonkin et al., 2007а, б; Gehling et al., 2005, 2014; Evans et al., 2019а; Ivantsov et al., 2019а). Судя по фактическому появлению комбинированных остатков в разрезах, проартикуляты являются древнейшими из известных в настоящее время животных, подвижность которых подтверждается непосредственно находками ископаемых (Yang et al., 2021; Ivantsov, Zakrevskaya, 2023). Уникальное разнообразие форм сохранности беломорских ископаемых освещает неизвестные или плохо представленные в других регионах мира особенности биологии проартикулят, и позволяет восстановить план строения этих организмов с максимально возможной к настоящему времени полнотой.

Интерпретация проартикулят как примитивных подвижных эуметазой, своеобразная двусторонняя симметрия тела и глубокая древность ископаемых остатков дают веские основания для сопоставления их с ранними представителями Bilateria – крупнейшей

совокупности типов многоклеточных животных. Время возникновения Bilateria, рассчитанное на основе, прежде всего, молекулярных данных, относится к криогению, ~ 720–635 млн. лет назад (Erwin et al., 2011; Erwin, 2020). Однако в ископаемой летописи большинство современных типов билатеральных животных появляется только в кембрии (напр., Rozhnov, 2010) – более 100 млн. лет позднее. Среди организмов эдиакарского периода мы вправе ожидать присутствие «промежуточных» групп и целых филогенетических линий, как ведущих к фанерозойским типам, так и тупиковых, зафиксировавших «попытки» формирования Bilateria. Одной из таких групп, по-видимому, являются проартикуляты, ископаемые остатки которых здесь предполагается рассмотреть как палеонтологические свидетельства процесса становления билатерий.

#### *Цели и задачи исследования*

Целью настоящей работы является реконструкция плана строения и различных аспектов биологии позднекембрийских животных типа Proarticulata с опорой на ключевой род Dickinsonia и материалы из Юго-Восточного Беломорья, обоснование положения проартикулятов в системе органического мира и определение их возможного участия в становлении Bilateria.

Для достижения поставленной цели предполагалось решить следующие задачи:

- 1) изучить особенности распределения макрофоссилий в вендских отложениях Юго-Восточного Беломорья; собрать коллекцию как можно более разнообразных по сохранности ископаемых остатков проартикулятов, как телесных, так и следов жизненной активности; обобщить данные по условиям захоронения и обстановкам обитания этих животных;
- 2) провести всестороннее изучение собранной коллекции ископаемых, в том числе с применением современных средств инструментального исследования;
- 3) выполнить таксономическую ревизию Proarticulata и дать монографическое описание новых таксонов;
- 4) на основании полученных данных создать максимально обоснованную реконструкцию основных анатомических структур, образа жизни, индивидуального развития и других особенностей ископаемых проартикулятов, пригодную для неонтологических сопоставлений;
- 5) проанализировать ряд основных гипотез о биологической природе проартикулятов как своеобразных ранних билатерально-симметричных подвижных животных; сопоставить собственные наблюдения с иными палеонтологическими свидетельствами присутствия билатерий в позднем докембрии; определить степень возможного участия проартикулятов в становлении Bilateria.

### *Защищаемые положения*

1. Тип Proarticulata включает 3 класса (1 новый), 18 родов (8 новых) и 22 вида (9 новых) позднедокембрийских макроорганизмов.

2. Присутствие проартикулят в морских бентосных ассоциациях определялось, прежде всего, распространением микробных матов и мало зависело от глубин, вещественного состава минеральных грунтов, солености воды.

3. В верхневендских отложениях Юго-Восточного Беломорья остатки проартикулят присутствуют только в захоронениях флиндерско-беломорского стиля сохранности; при этом организмы были погребены в прижизненном прикрепленном положении.

4. Второй компонент комбинированных телесно-следовых ископаемых остатков проартикулят представляет собой след жизненной активности этих животных – питания, движения, прикрепления к субстрату, бегства из-под выпавшего осадка.

5. Кроме ранее описанных признаков (выдержанная форма тела без боковых придатков и временных выростов, суббилатеральное поперечное расчленение, передне-задняя полярность), у проартикулят предполагается наличие дорсо-вентральной дифференциации, ресничного слизевыделяющего эпителия, подстилаемого базальной пластинкой, двух рядов слепых вентральных карманов, нервной системы диффузного типа, осевого опорного тяжа и мышц.

6. В процессе роста дикинсоний происходило заднее терминальное добавление своеобразных поперечных элементов – изомеров и последующее их разрастание, при этом рост был неопределенным и имел аллометрический характер.

7. Дикинсонии – древнейшие из известных животных, обладавших способностью к регенерации поврежденных участков тела, которая, по-видимому, являлась проявлением процесса обычного роста этих организмов.

8. Выявленный набор признаков указывает на близость дикинсоний (и Proarticulata в целом) к Urbilateria – гипотетическому предку современных билатерально-симметричных животных. В то же время, присущий проартикулятам ансамбль элементов симметрии сближает их с Vendobionta – группой своеобразных докембрийских радиальных организмов. Таким образом, отношение проартикулят к фанерозойским Bilateria остается неопределенным.

### *Личный авторский вклад в работу*

Диссертационная работа является результатом многолетних (1994–2022 гг.) полевых и камеральных исследований автора в области палеобиологии докембрийских

макроорганизмов. Она полностью оригинальна: автором лично определены цели работы, поставлены задачи и сформулированы выводы.

#### *Научная новизна исследования*

Собран обширный, качественно новый материал, на котором проведены исследования морфологии, онтогенеза, особенностей питания и поведения ряда позднедокембрийских животных. Существенно расширена характеристика типа Proarticulata. Объем типа дополнен 18 новыми таксонами различного ранга.

Впервые:

- получены прямые свидетельства животной природы проартикулят;
- обнаружены, описаны и интерпретированы следы питания и движения этих организмов, описаны особенности их поведения, реконструирован механизм питания;
- зафиксированы самые ранние в истории животных прижизненные повреждения с последующей регенерацией органов и тканей;
- описаны или по-новому интерпретированы элементы внутреннего строения дикинсоний и других проартикулят;
- показано сходство иерархического набора элементов симметрии, определяющего планы строения «вендобрионтов» – петалонам, трилобозой, протехиурид и проартикулят;
- выдвинуто и обосновано предположение о близости проартикулят к Urbilateria, гипотетическому предку билатерально-симметричных животных.

#### *Теоретическое и практическое значение*

Автором введен в практику полевых работ на докембрийских местонахождениях метод площадных раскопок, что резко повысило объем, разнообразие и качество получаемой первичной информации. Собрана крупнейшая в мире камерная коллекция эдиакарских макрофоссилий, позволяющая проводить изучение всех основных групп макроорганизмов этого периода геологической истории по большинству развиваемых в мировой науке направлений. Разработки автора в области палеобиологии проартикулят и других макроорганизмов дали начало новым направлениям исследований эдиакарской биоты, в их числе: палеоэкология древнейших сообществ бентосных макроорганизмов, этология конкретных видов первых животных, изучение регенерации их органов и тканей, палеобиохимия собственного органического вещества ранних животных. Создана максимально обоснованная реконструкция плана строения и основных особенностей биологии проартикулят – одной из ключевых групп эдиакарских животных, дающая

надежное основание для дальнейших обобщений в различных областях биологии. Предложенная гипотеза о близости проартикулят к Urbilateria открывает возможности для проверки теоретических рассуждений неонтологов о путях становления Bilateria на реальном палеонтологическом материале.

#### *Апробация работы и публикации*

По проблемам, затронутым в настоящем исследовании, автором лично или в соавторстве опубликованы 2 монографии и 63 статьи в различных научных изданиях (41 из перечня ВАК). Также непосредственно по теме диссертации опубликовано 37 статей в материалах конференций и тезисов докладов. Текущие результаты исследования докладывались на 33 научных конференциях различного уровня, в том числе XXXIII Международном геологическом конгрессе (2008 г.), IV Международном конгрессе по морфологии беспозвоночных (2017 г.), V Международном палеонтологическом конгрессе (2018 г.).

#### *Благодарности*

Автор глубоко благодарен академику РАН М.А. Федонкину, открывшему для него мир докембрия, красоту и своеобразие вендских ископаемых; к. г. -м. н. М.А. Закревской – соавтору многих научных публикаций; Я.Е. Малаховской и М.В. Леонову, а также Я.А. Афанасьеву, И.М. Бобровскому, Н.В. Бочкаревой, Б. Ваггонеру, д. г. -м. н. Д.В. Гражданкину, А. Коллинзу, к. г. -м. н. А.В. Красновой, А.В. Краюшкину, к. б. н. Е.А. Лужной (Сережниковой), С.В. Рожнову (младшему), П.В. Рычкову, к. г. -м. н. Ю.В. Шуваловой – коллегам и товарищам по беломорским экспедициям; С.В. Багирову и А.В. Мазину, штатным фотографам ПИН – за великолепные фотографии каменного материала. Особую признательность автор выражает А.Л. Наговицыну (Архангельский краеведческий музей), благодаря крайне бережному отношению к ископаемым остаткам и исключительной внимательности которого стало возможным обнаружение прижизненных повреждений и следов движения дикинсоний Лямецкого местонахождения. Автор высоко оценивает доброжелательную критику и рекомендации коллег: д. г. -м. н. А.С. Алексева, д. б. н. А.Н. Кузнецова, д. г. -м. н. Т.Б. Леоновой, д. б. н. П.Ю. Пархаева, акад. М.А. Федонкина, благодаря которым работа приняла настоящий вид.



## **Глава 1. Тип Proarticulata: общая характеристика, история изучения, систематический состав, распространение и места обитания**

### *Общая характеристика типа*

По определению М.А. Федонкина (1985б), тип Proarticulata объединяет многоклеточных животных, обладающих плоским тонким телом, полимерной гомономной метамерией, чередующимся расположением поперечных элементов, терминальным задним расположением зоны роста и ее сохранением в течение всей жизни организма (рис. 1). Первоначально в его состав входили два класса (Dipleurozoa и Vendiamorpha) и 5 родов: Dickinsonia, Cephalonega (=Onega), Palaeoplatoda, Vendia и Vendomia (Федонкин, 1983б, 1985а, б). Затем к нему были добавлены роды Andiva и Ovatoscutum (Fedonkin, 2002). К настоящему времени описан 21 род и 29 видов проартикулятов, часть из которых ревизована (таблица 1). Автором настоящего исследования концепция типа была доработана и выделен третий класс Cephalozoa (Ivantsov, 2004); объем типа дополнен 13 родами, 8 из которых – Archaeaspinus, Cyanorus, Iovicia, Karakhtia, Lossinia, Paravendia, Tamga и Yorgia – новые (рис. 2) (Иванцов и др., 2019б); описано 9 новых видов: Archaeaspinus fedonkini, Cyanorus singularis, Iovicia rugulosa, Karakhtia nessoivi, Lossinia lissetskii, Paravendia janae, Tamga hamulifera, Vendia rachiata, Yorgia waggoneri (Иванцов, 1999, 2001б, 2004а, 2007а). В то же время, из состава группы выведена многолопастная, близкая к петалонамам Palaeoplatoda (табл. XXIV, фиг. 5), а род Vendomia сведен в синонимику Dickinsonia (Иванцов, 2004б, 2007а). Сопоставляемые с проартикулятами проблематические таксоны, известные в одном экземпляре (Windermeria aitkeni Narbonne, 1994 и Spriggina borealis), здесь не рассматриваются. Основные различия между классами проартикулятов заключаются в морфологии переднего конца тела, прежде всего, передней лопасти, которая у цефалозой (рис. 2, табл. I, фиг. 8, 9; табл. II, фиг. 1-9) сохраняет крупные размеры и общую форму в течение всего наблюдаемого онтогенетического цикла, у взрослых диплеврозой практически неотличима от ближайших поперечных элементов туловищного отдела (табл. V, фиг. 11, 12), а у вендиаморф отсутствует (табл. I, фиг. 1-6) (Ivantsov, 2004а; Иванцов, Закревская, 2014; Иванцов и др., 2019б).

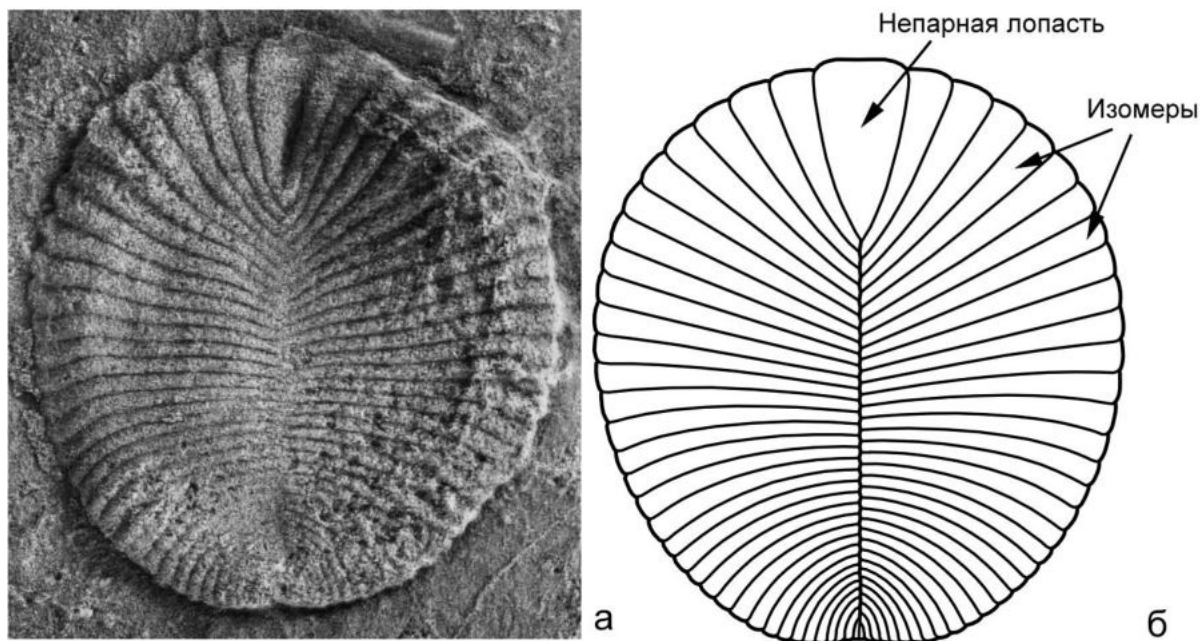


Рис. 1. Типичная проартикулята (*Dickinsonia costata*), вид с верхней стороны: а – латексный слепок с естественного отпечатка, экз. ПИН, № 3993/5107; б – схема, показывающая основные элементы его строения.

Род дикинсония представляет класс Dipleurozoa (Ivantsov, 2004; Иванцов, 2006б, 2008). Однако признаки, которые диагностируются у дикинсоний, в той или иной степени распространены и у представителей других родов. Это:

- двулопастное строение тела;
- двурядное поперечное расчленение с разделительной границей между рядами, проходящей по продольной оси тела;
- сдвиг по продольной оси рядов поперечных элементов друг относительно друга;
- отсутствие членения или ветвления у поперечных элементов;
- поляризация тела по продольной оси: различная форма концов (притупленный и заостренный), локализация наименьших по размеру элементов на заостренном конце, расположение нерасчлененной лопасти или пары резко расширенных элементов на притупленном конце, ориентировка дистальных концов большинства поперечных элементов в сторону заостренного конца тела.

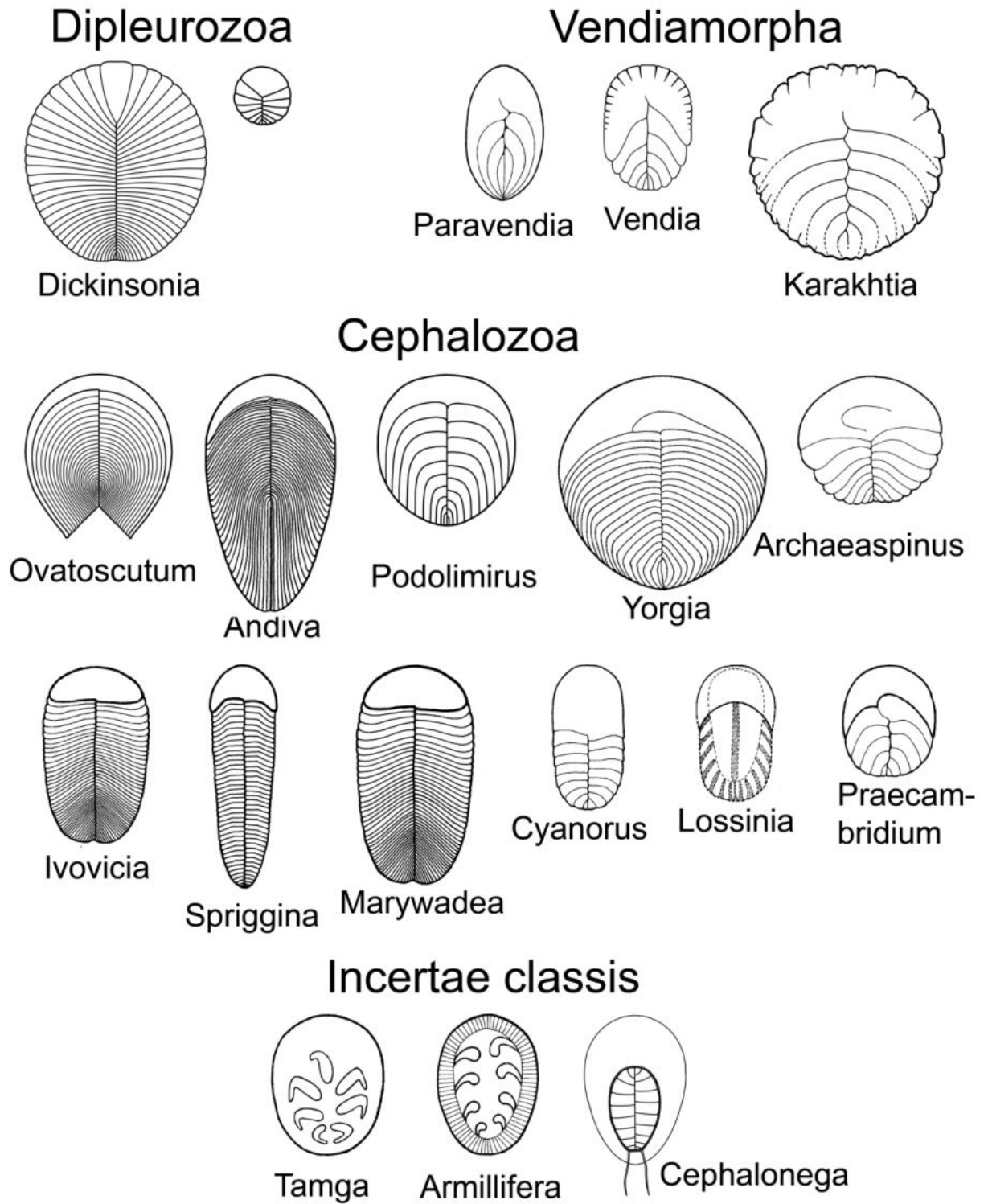


Рис. 2. Разнообразие проартикулят; род *Vendia* представлен *V. gachiata*, род *Dickinsonia* – двумя возрастными стадиями *D. costata* (молодой экземпляр справа), остальные роды – моновидовые (Иванцов, 2008, с изменениями).

Таблица 1. Видовое разнообразие проартикулятов (курсивом выделены младшие синонимы).

Типовой район	Dipleurozoa	Vendiamorpha	Cephalozoa	Неопределенный класс
Ю. Австралия	<p><b>Dickinsonia</b>  <i>costata</i> Sprigg, 1947  <i>D. minima</i> Sprigg, 1947  <i>D. spriggi</i> Harrington &amp; Moore, 1955  <i>D. elongata</i> Glaessner &amp; Wade, 1966  <b>D. tenuis</b> Glaessner &amp; Wade, 1966  <i>D. brachina</i> Wade, 1972  <b>D. lissa</b> Wade, 1972  <i>D. rex</i> Jenkins, 1992  <i>Papilionata eyeri</i> Sprigg, 1947</p>		<p><b>Spriggina</b>  <b>floundersi</b> Glaessner, 1957  <b>Ovatoscutum concentricum</b> Glaessner &amp; Wade, 1966  <b>Praecambridium sigillum</b> Glaessner &amp; Wade, 1966  <b>Marywadea ovata</b> (Glaessner &amp; Wade, 1966)  <i>Chondroplon bilobatum</i> Wade, 1971</p>	
Ю-В. Беломорье	<p><b>D. menneri</b> (Keller, 1976)</p>	<p><b>Vendia sokolovi</b> Keller, 1969  <b>V. rachiata</b> Ivantsov, 2004.  <b>Paravendia janae</b> (Ivantsov, 2001)</p>	<p><b>Yorgia waggoneri</b> Ivantsov, 1999  <b>Archaeaspinus fedonkini</b> (Ivantsov, 2001)  <b>Andiva ivantsovi</b></p>	<p><b>Armilifera parva</b> Fedonkin, 1980  <b>Cephalonega stepanovi</b> (Fedonkin, 1976)  <b>Tamga hamulifera</b></p>

		<b>Karakhtia nessovi</b> Ivantsov, 2004	Fedonkin, 2002 <b>Cyanorus singularis</b> Ivantsov, 2004 <b>Ivovicia rugulosa</b> Ivantsov, 2007 <b>Lossinia lissetskii</b> Ivantsov, 2007	Ivantsov, 2007
Украина			<b>Podolimirus mirus</b> Fedonkin, 1983	

Некоторыми специфическими признаками перекрестно связаны отдельные роды проартикулят, принадлежащие к различным классам. Так передняя пара изомеров или передняя лопасть полностью охватывают с боков расчлененную часть у *Paravendia* (*Vendiamorpha*), у молодых экземпляров *Ovatoscutum* (*Cephalozoa*), а также у *Cephalonega* и *Tamga* (*Incertae classis*); идентичный по виду сдвоенный осевой тяж присутствует на отпечатках *D. lissa* (*Dipleurozoa*) и *Ivovicia* (*Cephalozoa*); бугристые спинные покровы иногда сохраняются у *D. tenuis* (*Dipleurozoa*), *Archaeaspinus*, *Yorgia*, *Lossinia* (*Cephalozoa*) и *Cephalonega* (*Incertae classis*); сходные следы питания рода *Eriphaion* формируют *Dickinsonia* (*Dipleurozoa*) и *Yorgia* (*Cephalozoa*). В ряде случаев трудно отличить переднюю лопасть цефалозой от не полностью разделенных изомеров передней пары вендиаморф (напр., *Venida* и *Paravendia*), а молодые экземпляры дикинсоний крупной передней лопастью напоминают цефалозой (табл. I, фиг. 1-5; табл. V, фиг. 4-6; табл. VIII, фиг. 1-3). Ископаемые остатки проартикулят могут быть весьма похожи на билатеральные/бирадиальные кроны некоторых перовидных петалонам или фрондоморф (например, *Charnia* и *Spicodiscus* (табл. XXIV, фиг. 1, 2)), у которых наблюдаются почти все основные признаки проартикулят. Однако поперечные элементы кроны фрондоморф, в отличие от изомеров проартикулят, всегда сегментированные или фрактально ветвящиеся. Кроме того, кроны фрондоморф практически не встречаются на плоскостях напластования флиндерско-беломорских захоронений.

Таким образом, в тип *Proarticulata*, по мнению автора, входит 18 родов бентосных морских организмов, обладающих низким суббилатеральным телом с отчетливо выраженной передне-задней дифференциацией. Тело целиком или только часть внутренних структур

проартикулят разделяется на два ряда однотипных нерасчлененных и не ветвящихся поперечных элементов – изомеров, расположенных в чередующемся порядке относительно его продольной оси. Зона генерации изомеров находится на слабо заостренном конце тела. Противоположный притупленный, этологически передний, конец характеризуется наличием более или менее развитой обособленной лопасти или парой сильно расширенных изомеров. У небольших по размерам форм или на ранних онтогенетических стадиях эти лопасть или пара изомеров широко, а иногда полностью охватывает тело по его краям (Ivantsov et al., 2019c; Ivantsov, Zakrevskaya, 2023). Частичным синонимом Proarticulata следует считать кладистический таксон Dickinsoniomorpha, в состав которого, кроме рода Dickinsonia, включаются Yorgia и Andiva (Ervin et al., 2011; Dunn et al., 2018). Под дикинсониоморфами часто подразумевается один только род Dickinsonia, а по факту – единственный вид *D. costata*. Остальные роды проартикулят включаются в кладу Bilateralomorpha (Ervin et al., 2011) и, за исключением Spriggina, обычно не только не рассматриваются, но практически и не упоминаются. Другим неполным синонимом проартикулят является таксон Dipleurozoa в понимании Е. Дзика (Dzik, Ivantsov, 1999, 2002; Dzik, Martyshyn, 2015).

#### *История изучения проартикулят*

Первые два своеобразных дисковидных и сильно расчлененных отпечатка были найдены Р. Сприггом весной 1946 г. в кварците Паунд хребтов Флиндерс в Аделаидском складчатом поясе Южной Австралии (Sprigg, 1988). А уже через год после первой находки было опубликовано описание рода *Dickinsonia* и его типового вида *D. costata*, осторожно интерпретированного как животное с куполообразным телом, близкое к кишечнополостным (Sprigg, 1947). Вместе с *Dickinsonia* также в качестве нового рода и вида был описан еще один расчлененный фрагментарный отпечаток – *Papilionata eyeri* Sprigg, 1947. Собранный позднее ископаемый материал укрепил позиции первооткрывателя и дал основание для выделения второго вида дикинсоний – *D. minima* (характеризуется более частыми поперечными элементами и относительно меньшими размерами) (Sprigg, 1949). В этой, второй, публикации Спригг изобразил слепок следа питания *D. costata*, считая его отпечатком тела (Pl. XX, fig. 1), а также комбинированный остаток, состоящий из отпечатка тела и фрагмента следа (Pl. XX, fig. 2), предполагая, что бороздки этого следа могут быть отпечатком неких хитиновых стержней, оставшихся после частичного разрушения купола. Необычность и в то же время видимая простота строения большинства ископаемых остатков дикинсоний (рис. 1) стали причиной многолетних, длящихся до сих пор, дебатов об анатомическом строении и систематическом положении этих организмов. Спригг считал *D. costata* билатерально симметричной, но изобразил бирадиальной, с поворотной осью

перпендикулярной продольной оси тела (1947, fig. 7). Много позже к идее бирадиальности дикинсоний (но с поворотной осью, совпадающей с продольной осью тела) пришли К. Занг и Й. Райтнер (Zhang, Reitner, 2006), которые на основании изучения одного неполного экземпляра зимнегорской *D. cf. tenuis* сопоставили эти организмы с гребневиками. Целентератную интерпретацию дикинсоний развили Х. Харрингтон и Р. Мур (Harrington, Moore, 1956), установившие для них новый класс *Dipleurozoa*. Экземпляр из статьи Спригга (1949, Pl. XX, fig. 2), они посчитали сохранившимся полностью, а окаймляющие его бороздки интерпретировали как отпечатки краевых щупальцев, а не стержней гипотетического хитинового скелета. По этому, единственному, экземпляру они описали особый вид *D. spriggi* (Harrington, Moore, 1956).

«Героический период» в систематике дикинсоний и близких к ним организмов составили работы М. Глесснера, М. Вейд и Р. Дженкинса, собравших сотни ископаемых образцов с плоскостей напластования слоев кварцита Паунд. Дикинсоний эти исследователи считали билатеральными, сегментированными (предполагая, что половинки переднего сегмента срослись вокруг гипотетического простомиума и сформировали лопасть вытянутой субтреугольной формы) и прямо сближали с аннелидами (Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972; Glaessner, 1979a). Одним из оснований для такой интерпретации стало открытие внутренних структур – заполненных песком вентральных карманов, понятых как части разветвленного кишечника (Glaessner, Wade, 1966; Jenkins, 1992). Глесснером и Вейд введено в научный оборот четыре новых наименования для удлинённых и сильно расчленённых разновидностей дикинсоний: *D. tenuis* Glaessner et Wade, 1966, *D. elongata* Glaessner & Wade, 1966, *D. brachina* Wade, 1972 и *D. lissa* Wade, 1972. В то же время *Papilionata eyeri*, *D. spriggi* и *D. minima* ими были сведены в синонимику *D. costata* (Glaessner, Wade, 1966). Параллельно с этим они описали несколько других родов метамерных, лишенных придатков ископаемых организмов. Округлые *Ovatoscutum concentricum* Glaessner et Wade, 1966 и *Chondroplon bilobatum* Wade, 1971, напоминающие пневматофор *Chondrophorida*, были отнесены к книдариям, а удлинённые с развитым передним отделом *Spriggina floundersi* Glaessner, 1958, *Marywadea ovata* (Glaessner et Wade, 1966) и *Praecambridium sigillum* Glaessner et Wade, 1966 – к аннелидам и артроподам (Glaessner, 1958, 1976, 1979a; Glaessner, Wade, 1966, 1971; Wade, 1971). *Chondroplon* до настоящего времени известен по одному экземпляру, относительно которого К. Хофман (Hofmann, 1988) привел убедительные доказательства сходства с деформированным фрагментом крупной дикинсонии. *Marywadea*, *Ovatoscutum*, *Praecambridium* и *Spriggina* автор настоящего исследования относит к *Proarticulata* (Иванцов и др., 2019б). Прекамбридиум Б. Раннегар (Runnegar, 1982) интерпретировал как молодую стадию дикинсонии. Однако передний отдел и поперечные элементы тела прекамбридиума

имеют заостренные, загнутые назад боковые окончания, чего никогда не наблюдается у дикинсоний. Прекамбридиум, действительно, может представлять ювенильную стадию какой-то из эдиакарских проартикулятов, вроде *Spriggina* или *Marywadea* (Birket-Smith, 1981; Иванцов, 2007а), но он принадлежит не к *Dipleurozoa*, а к другому классу – *Cephalozoa*. Дженкинс (Jenkins, 1992) реконструировал 2 отдела (этажа) кишечника дикинсоний: верхний нерасчлененный, наполненный фекалиями, и нижний, несущий боковые дивертикулы. Он отметил очевидное сходство голотипа *D. elongata* со сжатыми с боков экземплярами *D. costata*, и в то же время несомненную обособленность группы крупных, сильно расчлененных экземпляров дикинсоний. Для этого “prince of worms” он предложил замещающее название – *D. rex* (Jenkins, 1992; Gehling, Runnegar, 2021). Голотип *D. brachina* Дженкинс посчитал сильно сжатым экземпляром *D. lissa* и вид, соответственно, его младшим синонимом. Такое понимание разнообразия южно-австралийских дикинсоний сохраняется до настоящего времени. Валидными считаются 4 или 5 видов: *D. costata*, *D. tenuis*, *D. lissa*, *D. rex*, а также *D. brachina* (McMenamin, 1998; McCall, 2006; Gehling, Runnegar, 2021). Однако не исключается возможность того, что *D. tenuis*, *D. lissa*, *D. rex* и *D. brachina* могут оказаться синонимами, и разнообразие австралийских дикинсоний ограничивается всего двумя видами (Evans et al., 2019а; 2023).

Проводимые исследования захоронений эдиакарских макрофоссилий в Южной Австралии стали особенно масштабными в последние десятилетия. В Национальном парке Нильпена-Эдиакара уже раскопано 33 последовательно расположенных поверхности с отпечатками макроорганизмов, общая вскрытая площадь которых достигла порядка 350 м<sup>2</sup> (Droser et al., 2022). Эти раскопки поставили огромный фактический материал, в том числе, по дикинсониям. Например, для публикаций 2019 г Эвансом с коллегами было привлечено к обработке более 1300 отпечатков тел этих организмов (большая часть образцов оставлена на месте находки) (Evans et al., 2019а, 2019b). На этом новом фактическом материале проанализированы особенности индивидуального развития, морфологии и поведения обычной для хребтов Флиндерс *D. costata* (Gehling et al., 2005; Evans et al., 2015, 2017, 2019а, 2021а; Hoekzema et al., 2017; Dunn et al., 2018; Reid et al., 2018). По результатам анализа пластических деформаций, которым были подвержены многие индивиды во время захоронения, предположено, что в составе вещества тел дикинсоний присутствовали гибкие упругие биополимеры, сходные с коллагеном, кератином и эластином (Evans et al., 2019b).

Первые для Восточной Европы четыре отпечатка дикинсоний, определенные как *D. costata*, были найдены М.А. Федонкиным в 1975 г. в обнажении верхневендских пород на р. Сюзьме (Архангельская обл., Юго-Восточное Беломорье). Вместе с ними были встречены остатки нескольких сходным образом расчлененных ископаемых форм, названных *Vendomia*



menneri Keller, 1976 и *Onega stepanovi Fedonkin, 1976* (Келлер, Федонкин, 1976) (таблица 1), а после – *Palaeoplatoda segmentata Fedonkin, 1979* и *Spriggina borealis Fedonkin, 1979* (Палий и др., 1979). Ранее к югу от побережья Белого моря в скважине Яренск Б.М. Келлер обнаружил отпечаток небольшого, поперечно расчлененного организма *Vendia sokolovi Keller, 1969*, первоначально отнесенного к членистоногим (Меннер, 1963; Келлер, 1969). Затем последовало открытие крупнейшего Зимнегорского местонахождения, в котором были диагностированы остатки *D. costata*, *D. lissa*, *D. tenuis*, *D. elongata* и *Ovatoscutum concentricum* (Федонкин, 1978, 1981б, 1985б). Здесь же был найден своеобразный отпечаток, описанный как сжатый с боков экземпляр медузы особого рода и вида *Armillifera parva* (Федонкин, 1980б). Все эти ископаемые собирались, преимущественно, из осыпей, поэтому продуктивность первоначальных сборов была невысокой. За 10 лет было добыто лишь 18 экземпляров дикинсоний и 15 экземпляров других проартикулятов (Федонкин, 1985б).

Еще М. Вейд обратила внимание на то, что на многих ископаемых остатках дикинсоний каждый поперечный элемент кажется разделенным на две части. Экземпляры с разделенными поперечными элементами она считала отпечатком спинной стороны тела, а со сплошными элементами – брюшной (Wade, 1968, 1972). Однако поперечные элементы дикинсоний и близких к ним организмов не просто разделены надвое, но их половины часто смещены друг относительно друга вдоль продольной оси тела. Такое смещение у *Praecambridium*, *Spriggina* и *Vendia* Глесснер и Вейд объясняли вторичным искривлением «slight, oblique distortion» (Glaessner, Wade, 1971). По мнению же Федонкина (1985а, б) смещение было первичным и метамеры проартикулятов не протягивались от одного края тела до другого, а были короткими, асимметричными, и отходили от продольной оси в правую и левую сторону поочередно. Специально для наименования своеобразного асимметричного поперечного элемента (модуля, полусегмента), тела проартикулятов был предложен термин «изомер» (Иванцов, 2001в) (рис. 1). Концепция асимметричных поперечных элементов дикинсоний, отходящих от оси тела, последователями «австралийской школы» постепенно принимается (например, «модули» в некоторых недавних работах С. Эванса с коллегами (Evans et al., 2017, 2021а)). Однако смещение противоположащих элементов по оси, если и не игнорируется вовсе, то все еще считается чем-то вторичным. Автор настоящего исследования продолжает отстаивать заключение Федонкина о том, что смещение (или чередование вдоль оси) изомеров являлось конструкционной особенностью всех проартикулятов, а супротивное их расположение, явление хоть и нередко наблюдаемое на ископаемых остатках, но вторичное, связанное с деформациями мягкого тела при захоронении.

В ходе интенсивных полевых работ Беломорского экспедиционного отряда ПИН РАН 1994–2021 гг. в поздневендских отложениях Юго-Восточного Беломорья ископаемые остатки дикинсоний и других проартикулятов были выявлены, кроме Сюзьминского и Зимнегорского, также в Карахтинском, Солзинском и Лямецком местонахождениях. Количество экземпляров беломорских проартикулятов, сконцентрированное в коллекции ПИН РАН, выросло почти на два порядка, а таксономическое разнообразие пополнилось 9 новыми родами и 10 видами (Иванцов и др., 2019б). В разрезах позднего венда Беломорья встречены остатки 14 или 15 (если включать *Spriggina?* sp.) из 18 валидных родов проартикулятов, 9 из них, в том числе все роды, составляющие класс *Vendiamorpha*, эндемичны для этого региона. Уже первые раскопки 1994 г. показали, что часть отпечатков тел беломорских проартикулятов несет на себе остатки измененного собственного вещества этих организмов (Fedonkin, 2002; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a, 2022). Однако лишь четверть века спустя был проведен биохимический анализ этого вещества, отобранного с остатков *Dickinsonia* и *Andiva*. Преобладание в нем производных от холестерина добавило новый довод в пользу животной природы проартикулятов (Bobrovskiy et al., 2018b). Массовый материал и привлечение различных захоронений, имеющих собственные особенности сохранности ископаемых остатков, сделали возможным собрать широкие онтогенетические серии, выявить ключевые детали анатомического строения, обнаружить экземпляры дикинсоний с признаками регенерации прижизненных повреждений, выявить следы и комбинированные телесно-следовые ископаемые остатки проартикулятов (Иванцов, 1999, 2001б, 2011б, 2013а; Иванцов, Малаховская, 2002; Иванцов, Федонкин, 2001; Dzik, Ivantsov, 2002; Fedonkin et al., 2007a, b; Zakrevskaya, Ivantsov, 2017a, Ivantsov et al., 2019a, c, 2020b; Ivantsov, Zakrevskaya, 2022, 2023).

Проартикуляты Восточной Европы за пределами Беломорского региона сравнительно немногочисленны. Несколько плохо сохранившихся отпечатков *D. costata* и *D. tenuis* обнаружено в отложениях могилевской свиты Подолии (Федонкин, 1983а; Иванцов и др., 2015; Nesterovsky et al., 2018). Кроме того, из тех же отложений описана своеобразная цефалозоя *Podolimirus mirus* (Федонкин, 1983а; 1985б) недавно реинтерпретированная Е. Дзиков и А. Мартышиным (Dzik, Martychin, 2015). На Среднем Урале остатки дикинсоний найдены в конце прошлого столетия В.Н. Кривошеевым (Кривошеев, Поленов, 2001). К настоящему времени в породах чернокаменной свиты сыльвицкой серии собрано около сотни экземпляров (Гражданкин и др., 2005, 2010; Bobkov et al., 2019; Sozonov et al., 2019; Mitchell et al., 2020), вероятно относящихся к *D. tenuis* и единичные отпечатки, напоминающие *Archaeaspinus* (см. Гражданкин и др., 2010, рис. 26 б). Изучение уральских проартикулятов еще не закончено, однако сделанные промежуточные выводы интересны. По

заклучениям экспертов, дикинсонии чернокаменной популяции обитали в опресненном бассейне и на крайнем мелководье приливно-отливной зоны (Bobkov et al., 2019; Sozonov et al., 2019).

Из других регионов, в Южном Китае недавно был описан небольшой фрагмент очень похожего на дикинсонию ископаемого, происходящий из пачки Shibantan эдиакарской свиты Dengying. В той же пачке встречены такие типичные эдиакарские макрофоссилии как Arborea, Rangea, Pteridinium, Niemalora и вендотениды (Wang et al., 2021). Важность находки состоит в том, что отпечаток приурочен не к обычным для дикинсоний силикокластическим породам, а к известнякам. Другое удивительное сообщение – о находке группы из трех отпечатков дикинсоний, запечатленных на недоступных сводах одной из индийских пещер, заложенной в красных песчаниках свиты Maihar (Retallack et al., 2021) – позднее было опровергнуто. Эти «отпечатки» оказались остатками гнезд обитающей в том районе дикой медоносной пчелы (Meert et al., 2023; Pandey et al., 2023). Наконец, известен экземпляр похожей на дикинсонию седиментологической структуры из хребта Каратау в Казахстане, лежащий на плоскости напластования известнякового пласта (Боровиков, 1976). Уникальность образцу добавляет то, что он происходит из раннекембрийских отложений, содержащих склериты трилобитов. Образец найден в осыпи, положение его на кровле или подошве пласта определить невозможно. Он несколько напоминает плохо сохранившийся противоотпечаток тела или слепок следа питания дикинсонии. Однако имеющегося материала очевидно недостаточно для уверенной интерпретации. Тем не менее, переживание проартикулятами кембрийской границы вероятно, на что указывает находка в верхней части свиты Uratanna Южной Австралии (Jensen et al., 1998) их предполагаемых следов (Иванцов, 2013а).

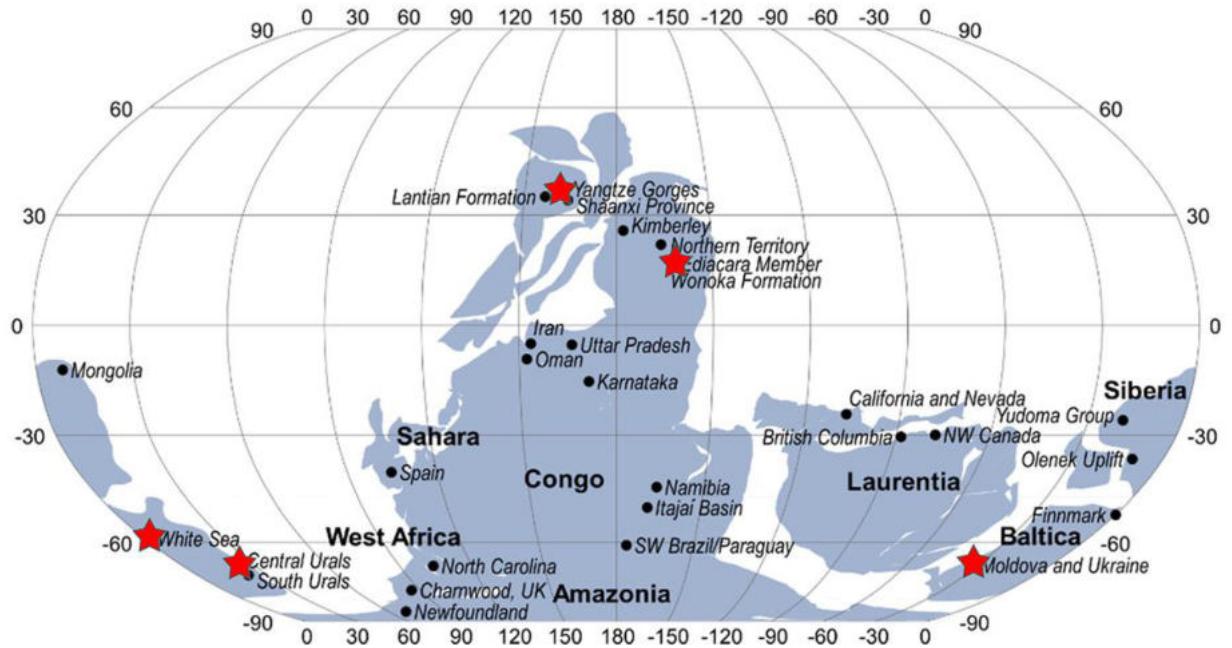


Рис. 3. Находки ископаемых остатков проартикулят в эдиакарских отложениях (красные звездочки). Реконструкция расположения докембрийских кратонов на возрастной интервал 555 млн. лет назад из (Voddy et al., 2021).

Таблица 2. Распространение проартикулят в различных регионах мира (для моновидовых родов видовое название не указано); данные по регионам за пределами Беломорья взяты из: Glaessner, 1958, 1976; Glaessner, Wade, 1966; Федонкин, 1983а; Jenkins, 1992; Гражданкин и др., 2010; Dzik, Martychin, 2015; Evans et al., 2019а; Wang et al., 2021.

таксон	Восточная Европа			Ю. Австралия	Ю. Китай
	Ю.-В. Беломорье	Ср. Урал	Подолія		
Andiva	+			+	
Archaeaspinus?		+			
Archaeaspinus	+			+	
Armilifera	+				
Dickinsonia?					+
D. costata	+		+	+	
D. lissa	+			+	
D. menneri	+				
D. tenuis	+	+	+	+	
Cephalonega	+				

Cyanorus	+				
Ivovicia	+				
Karakhtia	+				
Lossinia	+				
Marywadea				+	
Ovatoscutum	+			+	
Paravendia	+				
Podolimirus			+		
Praecambridium				+	
Spriggina?	+				
S. floundersi				+	
Tamga	+				
Vendia rachiata	+				
V. sokolovi	+				
Yorgia	+			+	

#### *Места обитания проартикулят*

Ископаемые остатки проартикулят найдены в пяти районах мира (Хребты Флиндерс, Юго-Восточное Беломорье, Средний Урал, Подолия, Ущелья Янцзы) (таблица 2), которые в позднем эдиакарии располагались как на относительно низких, так и высоких палеоширотах (Boddy et al., 2021) (рис. 3). Все они приурочены к морским отложениям и являются составной частью так называемого беломорского комплекса (Waggoner, 2003; Narbonne, 2005) эдиакарских макроорганизмов. Тела проартикулят и следы их жизненной активности встречаются в положении *in situ* только в захоронениях флиндерско-беломорского стиля (Иванцов, Закревская, 2018б). Это свидетельствует о вероятном сходстве экологических предпочтений и образа жизни всех проартикулят. В районе хребтов Флиндерс ископаемые остатки проартикулят были встречены в четырех фациях мелководных песчаных отложений (Gehling, 2000; Tarhan et al., 2017; Droser et al., 2019, 2020). Две из них (Flat-Laminated to Linguoid-Rippled Sandstone Facies, и Oscillation-Rippled Sandstone Facies), в которых остатки тел различных бентосных организмов сохраняются в близком к прижизненному положению, формировались на глубинах, близких к базисам волн спокойной погоды и штормов (Droser et al., 2006, 2019, 2020; 2022). Г. Реталлак (Retallack, 2007, 2013) сообщает о приуроченности австралийских дикинсоний к горизонтам палеопочв; однако другие исследователи это опровергают (Callow et al. 2013; Xiao, 2013; Tarhan et al., 2015; Evans et al., 2015, 2019a).

Места обитания беломорских проартикулятов тоже характеризуются как мелководно-морские, с глубинами, близкими к базисам обычных и штормовых волн (Grazhdankin, 2004). Отмечается, что даже глинистые осадки лямических слоев, считающиеся наиболее глубоководными, накапливались в пределах фотической зоны (Гражданкин, 2003). Уральские дикинсонии предположительно могли населять мелководные участки бассейна, вплоть до приливо-отливной зоны, с соленостью, отклоняющейся от нормальной (Bobkov et al., 2019; Sozonov et al., 2019; Mitchell et al., 2020). Двойственность поведения, включающего подвижность в гидродинамически спокойных условиях и прикрепление к субстрату в стрессовых обстоятельствах, а также способность выбираться из-под слоя осадка небольшой мощности, свидетельствует об адаптации дикинсоний к жизни в крайне нестабильной обстановке (Ivantsov et al., 2020b; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a). Все достоверные находки ископаемых остатков дикинсоний и других проартикулятов приурочены к силикокластическим породам, однако недавнее сообщение из Китая (Wang et al., 2021) указывает на возможное присутствие дикинсоний также и в бассейнах с карбонатным осадконакоплением.

Отпечатки тел проартикулятов и следы их жизненной активности обычно ассоциированы с так называемыми текстурированными органическими поверхностями (TOS). Судя по ним, проартикуляты населяли органические субстраты, состоящие из микробных матов и различных комплексов макроскопических эукариот (Gehling, Droser, 2009; Droser et al., 2019, 2022). В отличие от Южной Австралии, все без исключения флиндерско-беломорские захоронения проартикулятов Беломорья приурочены к поверхности раздела песчаник (сверху) и аргиллит или алевролит (снизу). Про/эукариотическое сообщество, базирующееся на микробных матах и включающее макроорганизмы различной природы, в том числе проартикуляты, здесь распространялось на илистых субстратах, а не на песчаных, как в Австралии (Иванцов, Закревская, 2014). Круговорот органического вещества в сообществе был весьма совершенным, потери, выраженные в органостенных фоссилиях, были незначительными и потому явных свидетельств былого присутствия сообщества в конкретном месте водоема обычно не остается. Например, мощная алевро-аргиллитовая толща нижней части лямических слоев в палеонтологическом отношении кажется почти «немой»; лишь изредка в ней встречаются рассеянные, не превышающие нескольких десятков сантиметров по простиранию скопления фрагментов водорослевых фитолейм, оболочек цианобактериальных колоний и отдельные трубки «сабеллидитид» – калиптрин (Гражданкин, 2003; Леонов, 2007; Bobrovskiy et al., 2022). И только катастрофическое проникновение в бассейн песчаного материала, очевидно прервавшего нормальное функционирование бентосного сообщества, показало, что здесь на развитом микробном мате обитал типичный комплекс эдиакарских макроорганизмов, кроме метафитов включавший

палеопасихнид, дикинсоию и парванкорину (Ivantsov et al., 2020b; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a).

Приведенные наблюдения позволяют предполагать, что присутствие дикинсоний и в целом проартикулят в бентосных ассоциациях морских водоемов позднего эдиакария мало зависело от глубины, вещественного состава минеральных грунтов, солености воды и определялось, прежде всего, распространением микробных матов.

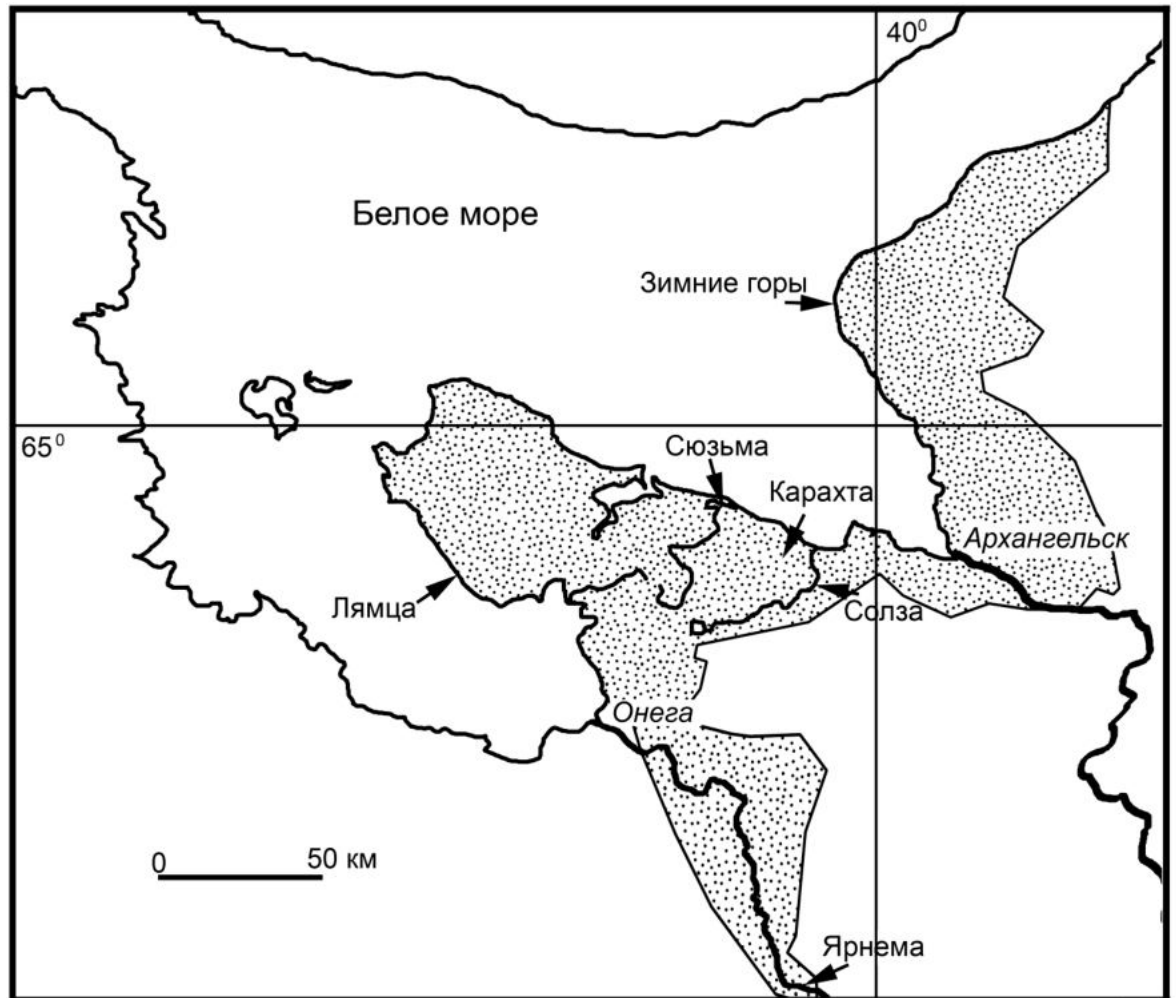


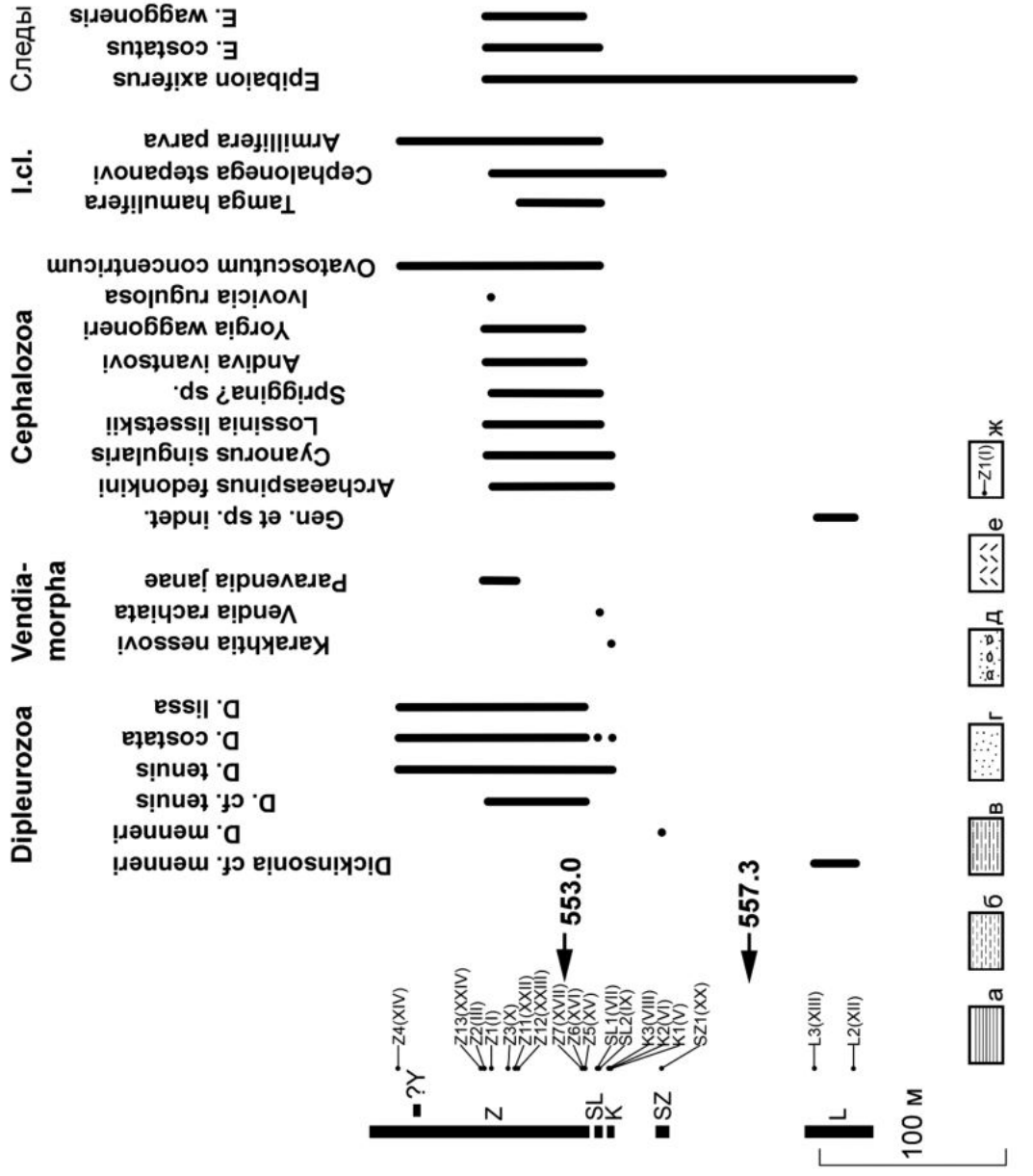
Рис. 4. Схема расположения основных местонахождений поздневендских макрофоссилий в Юго-Восточном Беломорье (выделено крапом).

## Глава 2. Ископаемые остатки проартикулят в верхневендских отложениях Юго-Восточного Беломорья

### *Беломорские местонахождения докембрийских макрофоссилий*

Юго-Восточным Беломорьем называется область распространения на дневной поверхности и под четвертичными отложениями докембрийских (поздненвендских) пород в Архангельской области (Станковский, 1997; 2000а, б; Станковский и др., 1981, 1985). Этот район около 350 км длиной и 250 км шириной ограничен с севера и запада побережьем Белого моря, с юга – средним течением р. Онеги, а с востока – устьем р. Пинеги; в его центре находится город Архангельск (рис. 4). Вендские отложения здесь представлены мощной толщей слабо литифицированных терригенных осадочных пород морского генезиса – преимущественно зеленоцветных мелкозернистых песчаников, алевролитов и аргиллитов. Толща относится к редкинскому и котлинскому горизонтам и, согласно постановлениям МСК, подразделяется на свиты: усть-пинежскую (редкинский горизонт), мезенскую и падунскую (котлинский горизонт) (Объяснительная записка..., 1978; Аксенов, 1985; Станковский и др., 1985) (рис. 5). А.Ф. Станковским эти свиты были разделены на слои: тамицкие, лямицкие, архангельские, верховские, сюзьминские, вайзицкие, зимнегорские (усть-пинежская свита), ергинские, мельские (мезенская свита), золотицкие и товские (падунская свита) (Станковский и др., 1985). Д.В. Гражданкин (2003) предложил иной вариант расчленения беломорского венда: вместо усть-пинежской свиты им различаются лямицкая, верховская и зимнегорская свиты, а мезенская свита переименована в ергинскую. Падунская свита выведена из состава вендского комплекса, поскольку содержит кембрийские ископаемые следы родов *Diplocraterion*, *Scolithos* и трубки *Sabellidites cambriensis* (Алексеев и др., 2005; Гражданкин, Краюшкин, 2007). В настоящей работе для исследованного фрагмента верхневендских отложений Беломорья принимается традиционная схема Станковского.





Система	Горизонт	Станковский и др., 1985	Гражданкин, 2003	Fedonkin et al., 2007
Вендская	Котлинский	Свита	Свита	366.5
		Мезенская	Ергинская	519.8
	Редкинский	Зимнегорские	Зимнегорская	541
		Вайзицкие	Верховская	652
	Усть-пинёжская	Сюзыминские	Верховские	677
		Архангельские	Лямыцкая	803
	Редкинский	Лямыцкие	Тамицкие	826 м
		Тамицкие	AR	

Рис. 5. Распространение проартикулят в стратиграфической последовательности вендских отложений Юго-Восточного Беломорья. Условные обозначения: а – аргиллиты, б – алевролиты, в – переслаивание алевролитов и песчаников, г – песчаники; д – базальный конгломерат, е – прослой, обогащенные вулканогенным материалом; ж – местоположение изученных локальных захоронений, содержащих остатки проартикулят; широкими темными отрезками показаны интервалы, приблизительно соответствующие разрезам местонахождений: L – Лямецкого, SZ – Сюзьминского, К – Карахтинского, SL – Солзинского, Z – Зимнегорского; ?Y – предполагаемое положение Ярнемского местонахождения; значения абсолютных датировок взяты из (Yang et al., 2021).



Рис. 6. Зимнегорское местонахождение, южный участок (2009 г.).

Местонахождения макроископаемых выявлены на всем протяжении полосы выходов беломорского венда. Все они приурочены к современным морским и речным береговым обнажениям (рис. 6). Также присутствие единичных экземпляров отмечено в ряде скважин. Остатки макроорганизмов сохраняются в вендских породах либо в виде отпечатков и плоских слепков на подошвах слоев песчаников и алевролитов, либо в виде объемных слепков внутри более или менее толстых линз однородных или неясно-слоистых песчаников.

Ископаемые рассеяны по слоям или концентрируются в редких, но относительно плотных скоплениях, образовавшихся в результате разовых массовых захоронений бентосных макроорганизмов. Известные скопления (захоронения) на подошвах пластов имеют сравнительно небольшие размеры; их площадь обычно не превышает 40-50 м<sup>2</sup>. Захоронения в линзах еще меньше, и могут занимать площадь менее 1 м<sup>2</sup>. Некоторые из таких маленьких захоронений содержат ископаемые, не встречающиеся больше не только в Архангельской области, но и нигде в мире.

Ранние находки фрагментарных отпечатков вендских макрофоссилий в Архангельской области были сделаны во время картировочного бурения еще в середине XX века геологами А.И. Зоричевой, Э.А. Кальберг и Г.И. Ершовой (Соколов, 1997; Станковский, Федонкин, 2000; Гражданкин, 2003). Сенсацией в свое время стало обнаружение в керне скважины, пробуренной неподалеку от пос. Яренск, полного отпечатка сложно устроенного ископаемого, обликом напоминающего трилобита (Меннер, 1963; Келлер, 1969; Соколов, 1997). Но, в общем, это были случайные находки, дававшие мало информации как о разнообразии вендских макроорганизмов, так и о строении их тел. Наземное местонахождение с большим содержанием ископаемых остатков найти не удавалось. Только в 1972 г. в районе д. Сюзьма студентом Киевского университета В.А. Степановым была собрана небольшая коллекция отпечатков вне скважин. Изучение этого первого в Беломорье наземного местонахождения проводилось в 1973 г. и позднее группой сотрудников Геологического института АН СССР во главе с Б.М. Келлером (Келлер и др., 1974; Келлер, Федонкин, 1976). В дальнейшем все основные исследования в Беломорье выполнялись учеными Лаборатории палеонтологии докембрия, созданной академиком Б.С. Соколовым в Палеонтологическом институте АН СССР (ныне – лаборатория докембрийских организмов ПИН РАН). За полувековую историю палеонтологических исследований в отложениях позднего венда Юго-Восточного Беломорья обнаружено шесть крупных местонахождений остатков макроорганизмов (Зимнегорское, Солзинское, Карахтинское, Сюзьминское, Ляницкое, Ярнемское) и несколько мелких (Иванцов, Леонов, 2009а; Иванцов, 2012а, б; 2018) (рис. 4). С начала 1990-х гг. автором стал целенаправленно применяться метод поиска скоплений ископаемых остатков в коренном залегании с их последующими площадными раскопками и детальным изучением (рис. 7, 8). Локальные захоронения выявлены практически во всей охарактеризованной макроископаемыми части вендских отложений Беломорья (рис. 5). Из их числа 27 было раскопано (при этом вскрыто до 200 м<sup>2</sup> несущих макрофоссилии поверхностей) и каталогизировано, а информация о них опубликована в открытой печати и отчетах (Grazhdankin, Ivantsov, 1996; Иванцов, 1999, 2004а, 2007а, 2011а-в; Grazhdankin, 2000, 2004; Иванцов, Малаховская, 2002; Ivantsov, Fedonkin, 2002; Иванцов и

др., 2005; Сережникова, 2005, 2007, 2013; Leonov, 2007; Leonov et al., 2007; Иванцов, Леонов, 2009б, в; Zakrevskaya, 2014). Ревизованный список упоминаемых в работе родовых и видовых названий приведены в приложении I.



Рис. 7. Зимнегорское местонахождение, раскопки захоронения Z13(XXIV), М.В. Леонов (фото Ю.В. Шуваловой, 2008 г.).



Рис. 8. Зимнегорское местонахождение, отмывка продуктивной поверхности захоронения Z2(III), Я.Е. Малаховская (2001 г.).



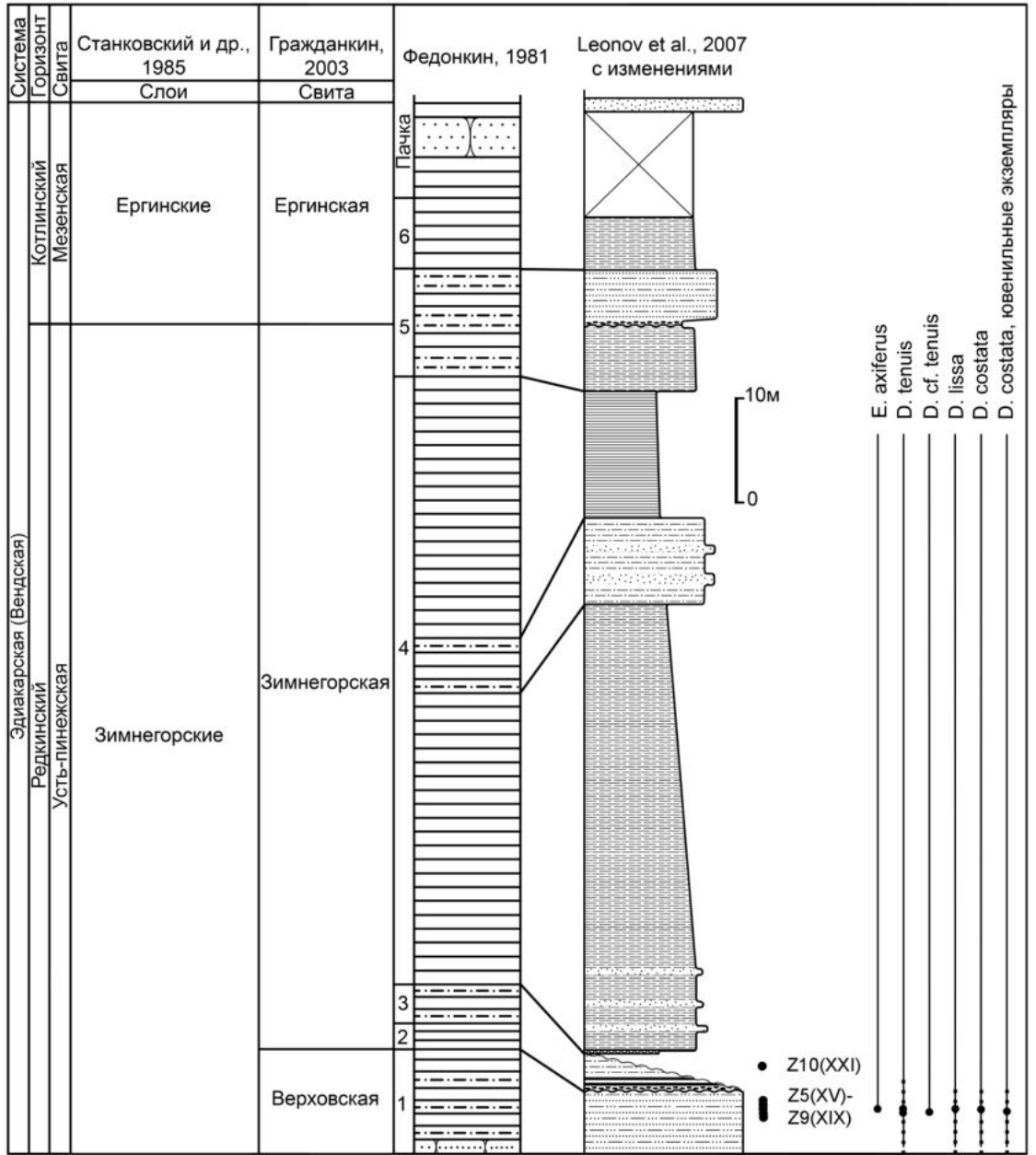
Рис. 9. Ляницкое местонахождение, раскопки захоронения L2(XII), вскрытый шурфом продуктивный слой (2018 г.).



Рис. 10. Зимнегорское местонахождение, захоронение Z1(I), блок с отпечатком проартикуляты *Yorgia waggoneri* (2009 г.).

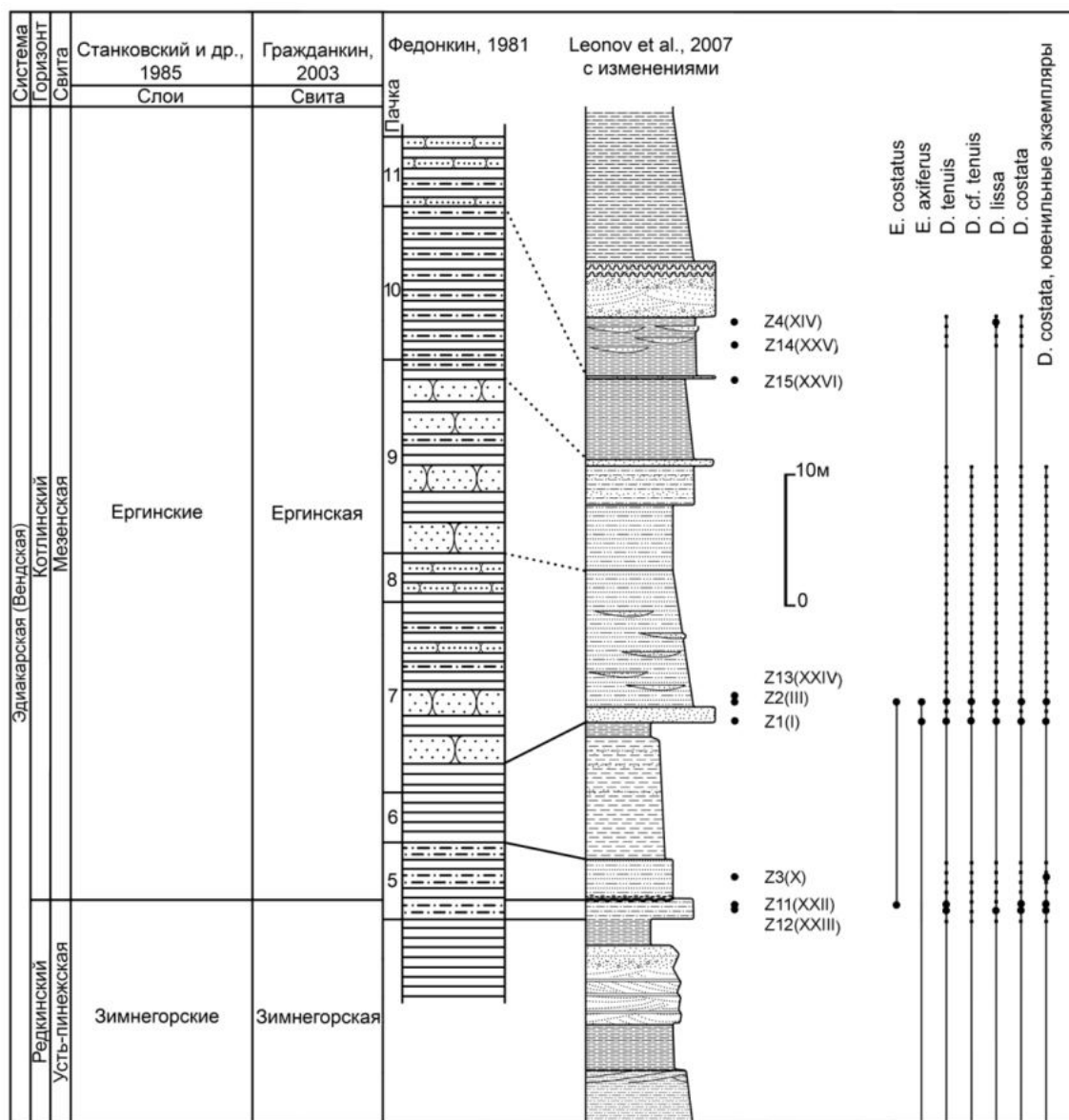
*Описание изученных захоронений макрофоссилий Юго-Восточного Беломорья*

**Зимнегорское местонахождение** было открыто в 1977 г М.А. Федонкиным и Н.В. Бочкаревой, в то время сотрудниками ГИН АН СССР (Федонкин, 1978, 1981а; Станковский, 1997; Станковский, Федонкин, 2000; Иванцов и др., 2005; Иванцов, 2011а, в, 2012а, б, 2018). Почти сразу же к его изучению подключился академический Палеонтологический институт, а с 1991 года полевые исследования и мониторинг местонахождения стали проводиться ПИН РАН ежегодно. Местонахождение расположено на Зимнем берегу Двинской губы Белого моря, в районе, называемом Зимними горами (рис. 4, 5). В пределах местонахождения выходы венда приурочены к линии морского побережья и, в меньшей степени, к долинам прорезающих его ручьев и двух небольших рек (рис. 6). Стратиграфические колонки вендской части разреза Зимних гор и ее фрагментов приведены в нескольких работах (Федонкин, 1978, 1981б, 1987; Станковский и др., 1985; Martin et al., 2000; Гражданкин, 2003; Grazhdankin, 2004; Сержникова, 2005; Leonov, 2007; Leonov et al., 2007; Иванцов, 1999, 2007, 2011а; Ivantsov, Zakrevskaya, 2022). В разрезе выделяются отложения редкинского горизонта (верхняя часть усть-пинежской свиты, сюзьминские-зимнегорские слои, а по Гражданкину – верхняя часть верховской и зимнегорская свиты) и низов котлинского горизонта (мезенская свита, ергинские слои, или ергинская свита схемы Гражданкина). Благодаря находке Гражданкиным пеплового прослоя, был определен абсолютный возраст основания зимнегорской свиты, составивший  $555,3 \pm 0,3$  млн. лет, по уточненным данным –  $553,0 \pm 0,7$  млн. лет (Martin et al., 2000; Grazhdankin, 2016; Yang et al., 2021) (рис. 5). Остатки тел макроорганизмов и следы жизнедеятельности встречаются практически по всей обнажающейся на Зимних горах толще венда, за исключением самой верхней его части. За прошедшее с момента открытия время на местонахождении в коренном залегании обнаружено более 20 захоронений макроорганизмов, информация о 15 из них частично опубликована. Большинство захоронений характеризуется флиндерско-беломорским стилем сохранности ископаемых, и только одно из проиндексированных захоронений (Z14(XXV)) относится к намскому стилю. Некоторые из зимнегорских захоронений по концентрации, разнообразию и полноте сохранности содержащихся остатков могут быть сопоставимы только с другими местонахождениями Беломорья и не имеют аналогов за его пределами.



а





б

Рис. 11. Местоположение выявленных захоронений макрофоссилий в сводном разрезе Зимних гор: а – северный участок (показана только нижняя часть разреза), б – южный участок местонахождения (Ivantsov, Zakrevskaya, 2022).

Захоронение Z1(I) [А.Ю. Иванцов, 1994 г.]<sup>1</sup> располагается в ергинских слоях усть-пинейской свиты, в основании песчаной части пачки №7 схемы Федонкина (1981б, 1987), или в нижней песчаной пачке ергинской свиты схемы Гражданкина (рис. 11 б). Ископаемые встречаются в крупных (до 0,7 м мощности и 8 м ширины) линзах мелкозернистого песчаника с горизонтальной нижней поверхностью и круто воздымающимися, вплоть до вертикальных боковыми краями (Иванцов, 1999, 2001в) (рис. 10). Слоистость в песчанике визуально не наблюдается, но иногда, особенно к верхней трети линз, может проявляться слабая горизонтальная ровная или волнистая отдельность. Первичные структуры подошвы

<sup>1</sup> В квадратных скобках указаны автор и год обнаружения захоронения.

осложнены высокими гребнями – заполненными песчаником трещинами усадки, которые особенно многочисленны на краях линз. Седиментологические структуры, указывающие на размыв вмещающих отложений, полностью отсутствуют как на подошве линз, так и на их боковых краях, куда прослеживаются текстуры микробного мата и где, как и на подошве, встречаются отпечатки макроорганизмов. Контакт линз с окружающими тонкослоистыми породами согласный. Очевидно, что линзы данного захоронения образованы не заполнением эрозионных врезов, как это считалось (Grazhdankin, Ivantsov, 1996) ранее. Можно предположить, что они представляют собой насыпные образования вроде низких и широких дюн, профиль которых был инвертирован в ходе уплотнения толщи осадков. Размерность зерна песчаника линз вблизи продуктивной поверхности становится очень тонкой, до алевритовой, благодаря чему сохраняются мельчайшие детали морфологии тел ископаемых. Ископаемые остатки макроорганизмов встречаются в основном на подошве линз и демонстрируют все варианты флиндерско-беломорского стиля сохранности (рис. 10, 12, 14) (Иванцов, Закревская, 2018б): отпечатки, слепки тел, мумифицированные и замещенные или инкрустированные пиритом фрагменты, слепки следов питания и передвижения. Остатки тел макроорганизмов (*Kimberella quadrata*, некоторые виды петалонам и проартикулят) нередко бывают частично поднятыми в несущий песчаник, где сохраняются в виде сжатых пиритовых инкрустаций (Иванцов, 2016а; Luzhnaia (Serezhnikova), Ivantsov, 2019).

Таблица 3. Ревизованный список родов и видов макробиоты, упоминаемых в публикациях по венду Юго-Восточного Беломорья

Наименования, используемые в настоящей работе		Младшие синонимы и другие, по мнению автора невалидные и ошибочно примененные наименования	
Род	Вид	Род	Вид
Albumares Fedonkin, 1976	Albumares brunsaе Fedonkin, 1976		
Andiva Fedonkin, 2002	Andiva ivantsovi Fedonkin, 2002		
Anfesta Fedonkin, 1984	Anfesta stankovskii Fedonkin, 1984		
Archaeaspinus Ivantsov, 2007	Archaeaspinus fedonkini (Ivantsov, 2001)	Archaeaspis Ivantsov, 2001	Archaeaspis fedonkini Ivantsov, 2001

Archangelia Fedonkin, 1979	Archangelia valdaica Fedonkin, 1979		
Archyfasma Gnilovskaya, 2003	Archyfasma lamellata Leonov, 2007		
	Archyfasma dimera Gnilovskaya, 2003		
Armillifera Fedonkin, 1980	Armillifera parva Fedonkin, 1980		
Aspidella Billings, 1872	Aspidella terranovica Billings, 1872	Bonata Fedonkin, 1980, Cyclomedusa Sprigg, 1947, Ediacaria Sprigg, 1947, Evmiaksia Fedonkin, 1984, Nimbia Fedonkin, 1980, Inaria Gehling, 1988, Irridinitus Fedonkin, 1983, Kaisalia Fedonkin, 1984, Paliella Fedonkin, 1980, Protodipleurosoma Sprigg, 1949, Yarnemia Nessov, 1984	Bonata septata Fedonkin, 1980, Cyclomedusa davidi Sprigg, 1947, Cyclomedusa delicata Fedonkin, 1981, Cyclomedusa minuta Fedonkin, 1981, Cyclomedusa radiata Sprigg, 1947, Cyclomedusa plana Glaessner et Wade, 1966, Ediacaria flindersi Sprigg, 1947, Evmiaksia aksionovi Fedonkin, 1984, Irridinitus multiradiatus Fedonkin, 1983, Kaisalia mensae Fedonkin, 1984, Nimbia occlusa Fedonkin, 1980, Paliella pateliformis Fedonkin, 1980, Protodipleurosoma

			rugulosum Fedonkin, 1980, Yarnemia ascidiformis Nesson, 1984
Ausia Hahn et Pflug, 1985	Ausia hunti (Fedonkin et al., 2012)	Burykhia Fedonkin et al., 2012	Burykhia hunti Fedonkin et al., 2012
Basisacculus Ivantsov, 2017	Basisacculus stellatus Ivantsov, 2017		
Beltanelliformis Menner, 1974	Beltanelliformis brunsaе Menner, 1974	Beltanelloides Sokolov, 1972, Nemiana Palij, 1976	Beltanelloides sorichevae Sokolov, 1972, Nemiana simplex Palij, 1976
Calyptrina Sokolov, 1965	Calyptrina striata Sokolov, 1967		
Cephalonega Fedonkin, 2019	Cephalonega stepanovi (Fedonkin, 1976)	Onega Fedonkin, 1976	Onega stepanovi Fedonkin, 1976
Charnia Ford, 1958	Charnia masoni Ford, 1958		
Charniodiscus Ford, 1958	Charniodiscus yorgensis Borchvaradt et Nesson, 1999		
Cyanorus Ivantsov, 2004	Cyanorus singularis Ivantsov, 2004		
Dickinsonia Sprigg, 1947	Dickinsonia costata Sprigg, 1947		
	Dickinsonia cf. tenuis Glaessner et Wade, 1966		Dickinsonia elongata Glaessner et Wade, 1966
	Dickinsonia lissa Wade, 1972		
	Dickinsonia menneri (Keller, 1976)	Vendomia Keller, 1976	Vendomia menneri Keller, 1976
Eoholynia	Eoholynia mosquensis		

Gnilovskaya, 1975	Gnilovskaya, 1975		
	Eoholynia fruticulosa A. Istchenko, 1988		
	Eoholynia capillaria A. Istchenko, 1988		
Eoporpita Wade, 1972	Eoporpita medusa Wade, 1972	Bjarmia Grazhdankin, 2016	Bjarmia cycloplerusa Grazhdankin, 2016
Epibaion Ivantsov, 2002	Epibaion axiferus Ivantsov, 2002		
	Epibaion waggoneris Ivantsov, 2011		
	Epibaion costatus Ivantsov, 2011		
Favosiphycus Leonov, 2007	Favosiphycus wukii Leonov, 2007		
Fedomia Serezhnikova et Ivantsov, 2007	Fedomia mikhaili Serezhnikova et Ivantsov, 2007		
Flavostratum Serezhnikova, 2013	Flavostratum incrustatum Serezhnikova, 2013		
Gandvikia Leonov, 2007	Gandvikia caudata Leonov, 2007		
Harlaniella Sokolov, 1972	Harlaniella ingriana Ivantsov, 2013		
Hiemalora Fedonkin, 1984	Hiemalora stellaris (Fedonkin, 1980)	Pinegia Fedonkin, 1980	Pinegia stellaris Fedonkin, 1980
Ivovicia Ivantsov, 2007	Ivovicia rugulosa Ivantsov, 2007		
Jampolium Gureev, 1988	Jampolium tripartitum Ivantsov, 2017		
Karakhtia Ivantsov, 2004	Karakhtia nessovi Ivantsov, 2004		
Keretsa Ivantsov,	Keretsa brutoni		

2017	Ivantsov, 2017		
Kimberella Wade, 1972	Kimberella quadrata (Glaessner et Wade, 1966)	Kimberia Glaessner et Wade, 1966	Kimberia quadrata Glaessner et Wade, 1966
Kimberichnus Ivantsov, 2013	Kimberichnus teruzzii Ivantsov, 2013		
Lossinia Ivantsov, 2007	Lossinia lissetskii Ivantsov, 2007		
Margaritiflabellum Ivantsov, 2014	Margaritiflabellum anatolii Ivantsov, 2014		
Nenoxites Fedonkin, 1976	Nenoxites curvus Fedonkin, 1976		
Orbisiana Sokolov, 1976	Orbisiana simplex Sokolov, 1976	Neonereites Seilacher, 1960	Neonereites biserialis Seilacher, 1960
	Orbisiana linearis (Fedonkin, 1976)	Margaritichnus Brandel, 1973, Neonereites Seilacher, 1960	Margaritichnus linearis Fedonkin, 1976, Neonereites uniserialis Seilacher, 1960
Ovatoscutum Glaessner et Wade, 1966	Ovatoscutum concentricum Glaessner et Wade, 1966		
Palaeopascichnus Palij, 1976	Palaeopascichnus delicatus Palij, 1976	Yelovichnus Fedonkin, 1985	Yelovichnus gracilis Fedonkin, 1985
	Palaeopascichnus renarius (Fedonkin, 1980)	Intrites Fedonkin, 1980, Neonereites Seilacher, 1960	Intrites punctatus Fedonkin, 1980, Neonereites renarius Fedonkin, 1980, Palaeopascichnus sinuosus Fedonkin, 1981
Palaeophragmodictya	Palaeophragmodictya		

Gehling et Rigby, 1996	spinosa Serezhnikova, 2007		
Palaeoplatoda Fedonkin, 1979	Palaeoplatoda segmentata Fedonkin, 1979		
Paravendia Ivantsov, 2004	Paravendia janae (Ivantsov, 2001)		Vendia janae Ivantsov, 2001
Parvancorina Glaessner, 1958	Parvancorina minchami Glaessner, 1958		
	Parvancorina sagitta Ivantsov, 2004		
Pilitela Aseeva, 1976	Pilitela composita Aseeva, 1976		
Platypholinia Fedonkin, 1985	Platypholinia pholiata Fedonkin, 1985		
Pteridinium Gürich, 1930	Pteridinium nenoxa Keller, 1974	Inkrylovia Fedonkin, 1979, Onegia Sokolov, 1976	Inkrylovia lata Fedonkin, 1979, Onegia nenoxa (Keller, 1974), Pteridinium simplex Gürich, 1930
Ramellina Fedonkin, 1980	Ramellina pennata Fedonkin, 1980		
Rangea Gürich, 1930	Rangea schneiderhoehni Gürich, 1930	Bomakellia Fedonkin, 1985, Mialsemia Fedonkin, 1985, Vaizitsinia Sokolov et Fedonkin, 1983, Zolotytsia Fedonkin, 1981	Bomakellia kelleri Fedonkin, 1985, Mialsemia semichatovi Fedonkin, 1985, Vaizitsinia sophia Sokolov et Fedonkin, 1983, Zolotytsia biserialis Fedonkin, 1981

Saarina Sokolov, 1965	Saarina kirsanovi Gnilovskaya, 1996		
Serebrina A. Istchenko, 1988	Serebrina crustacea A. Istchenko, 1988		
Skolithos Haldemann, 1840	Skolithos declinatus Fedonkin, 1985		
Solza Ivantsov, 2004	Solza margarita Ivantsov, 2004		
Spriggina Glaessner, 1958	Spriggina? sp.		
			Spriggina borealis Fedonkin, 1979
Staurinidia Fedonkin, 1985	Staurinidia crucicula Fedonkin, 1985		
Swartpuntia Narbonne et al., 1997	Swartpuntia germsi Narbonne et al., 1997		
Tamga Ivantsov, 2007	Tamga hamulifera Ivantsov, 2007		
Temnoxa Ivantsov, 2004	Temnoxa molliuscula Ivantsov, 2004		
Tribrachidium Glaessner, 1959	Tribrachidium heraldicum Glaessner, 1959	Pomoria Fedonkin, 1980	Pomoria corolliformis Fedonkin, 1980
Vaveliksia Fedonkin, 1983	Vaveliksia vana Serezhnikova, 2004		
Vendia Keller, 1969	Vendia rachiata Ivantsov, 2004		
	Vendia sokolovi Keller, 1969		
Vendoconularia Ivantsov et Fedonkin, 2002	Vendoconularia triradiata Ivantsov et Fedonkin, 2002		
Ventogyrus Ivantsov et Grazhdankin, 1997	Ventogyrus chistyakovi Ivantsov et Grazhdankin, 1997		



Yorgia Ivantsov, 1999	Yorgia waggoneri Ivantsov, 1999		
-----------------------	------------------------------------	--	--

Комплекс макрофоссилий (таблица 3) захоронения по данным многолетних сборов автора включает: *Andiva ivantsovi*, *Archaeaspinus fedonkini*, *Armilifera parva*, *Aspidella terranovica*<sup>2</sup>, *Cephalonega stepanovi*, *Charniodiscus yorgensis*, *Cyanorus singularis*, *Dickinsonia costata*, *D. lissa*, *D. tenuis* и *D. cf. tenuis*, *Jampolium tripartitum*, *Hiemalora stellaris*, *Ivovicia rugulosa*, *Keretsa brutoni*, *Kimberella quadrata*, *Margaritiflabellum anatolii*, *Paravendia janae*, *Parvancorina minchami*, *Spriggina?* sp., *Staurinidia crucicula*, *Temnoxa molliuscula*, *Tribrachidium heraldicum*, *Vaveliksia vana*, *Yorgia waggoneri* (Grazhdankin, Ivantsov, 1996; Иванцов, 1996, 1999, 2001в, 2004а, 2006а, 2010а, 2011а, в, 2013а, 2014, 2016а, 2017; Иванцов и др., 2005, 2019а; Leonov et al., 2007; Ivantsov, 2006, 2017а, б). В захоронении также распространены следы передвижения и питания кимбереллы (*Kimberichnus teruzzi*), следы питания проартикулят (*Eribaion axiferus*), постройки палеопасцихнид *Palaeopascichnus* sp. и *Orbisiana* sp.<sup>3</sup>, скопления пиритизированных нитевидных талломов эукариотических водорослей (Grazhdankin, Ivantsov, 1996; Иванцов, 2010б, 2011б, 2013а; Zakrevskaya, 2018; Ivantsov et al., 2019а). В данном захоронении найден единственный известный к настоящему времени след передвижения *Tribrachidium* (Ivantsov et al., 2019а; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021б). На пробном участке площадью 2,6 м<sup>2</sup> концентрация макрофоссилий составила 12,7 экз./м<sup>2</sup>.

Еще в 1994 г. в захоронении Z1(I) автором были обнаружены отпечатки макроорганизмов, определенные позднее как *Kimberella quadrata* и *Andiva ivantsovi*, покрытые неуглефицированным органическим веществом коричневого цвета (Fedonkin, 2002). Расположение материала только в пределах отпечатков указывало на то, что органическое вещество могло принадлежать самим этим организмам (Иванцов, 2011а, в). Однако отсутствие в то время в России лабораторной базы и методик изучения такого рода остатков не позволило заняться их детальным исследованием. И лишь четверть века спустя биохимическое изучение органического вещества с поверхности отпечатков было проведено в лаборатории Австралийского национального университета (Bobrovskiy et al., 2018б).

2 Сборный таксон, объединяющий разные формы сохранности дисковидных прикрепительных образований перообразных организмов, которые были описаны под многочисленными родовыми и видовыми наименованиями, в том числе *Cyclomedusa*, *Ediacaria*, *Nimbia*, *Protodipleurosoma* и др. (Gehling et al., 2000; Иванцов, 2016а; Ivantsov, 2018; Иванцов и др., 2018г).

3 Палеопасцихниды – большая группа сериально построенных образований, первоначально диагностированных как следы пастьбы (Палий, 1976, Палий и др., 1979; Федонкин, 1980а, 1981б, 1985б). В настоящее время считаются «телесными» остатками (Seilacher et al., 2003; Kolesnikov et al., 2018а, б). Автором различаются три рода и шесть видов палеопасцихнид: *Palaeopascichnus* (*P. delicatus*, *P. renarius*), *Orbisiana* (*O. simplex*, *O. uniserialis*, *Orbisiana* sp.) и *Iterichnus* (*I. ternarius*) (Иванцов и др., 2018г).

Захоронение Z2(III) [А.Ю. Иванцов, 1996 г.] располагается в ергинских слоях усть-пинежской свиты, в 1,5 м выше основания песчаной части пачки №7 схемы Федонкина или в нижней песчаной пачке ергинской свиты схемы Гражданкина (рис. 11 б). Захоронение прослежено на расстоянии не менее 300 м по простирацию отложений. Отпечатки встречаются на подошве слоя серого мелкозернистого песчаника 7 см мощности; в нижних 5 см однородного массивного, выше – горизонтально слоистого. Подошва слоя состоит из участков с поверхностью двух типов. Поверхность первого типа сглаженная, зернистая, осложненная бороздами выпахивания; второго – мелко и средне бугристая, с крупными, изометрическими в плане впадинами. Контакт участков с разным типом поверхности резкий. По сравнению со сглаженной, бугристая поверхность несколько утоплена в слой, ее края обычно завернуты и подняты в толщу слоя на несколько сантиметров, где преобразуются в поверхности отдельности (рис. 16). Присутствующие на бугристой поверхности короткие линейные и звездчатые складки бывают глубокими и они, как и подвернутые края, также могут формировать поверхности отдельности. По тем и другим в толщу слоя иногда оказываются втянутыми и отпечатки следов проартикулят; при этом рисунок следа сохраняется и на секущей слой поверхности отдельности. Многочисленные ископаемые встречены только на поверхности второго типа. Захоронение Z2(III) сформировалось в результате быстрого засыпания песчаным материалом части песчано-илистого дна с находившимися на нем живыми организмами и некоторыми следами их жизнедеятельности. Участки со сглаженной поверхностью являются свидетельством эрозии дна, непосредственно предшествовавшей этому событию. Бугристая же поверхность образовалась за счет плотного покрова микробного мата (Иванцов, 2011б, 2013а). Как и в захоронении Z1(I), ископаемые демонстрируют все формы сохранности флиндерско-беломорского стиля.

В захоронении найдены: *Andiva ivantsovi*, *Aspidella terranovica*, *Cyanorus singularis*, *Dickinsonia costata*, *D. cf. tenuis*, *Niemalora stellaris*, *Kimberella quadrata*, *Lossinia lissetskii*, *Paravendia janae*, *Parvancorina minchami*, *Staurinidia crucicula*, *Tribrachidium heraldicum*, *Vaveliksia vana*, *Yorgia waggoneri* (рис. 8) (Иванцов, 1999, 2001в, 2007а, 2008, 2011а, в, 2013а, 2017; Dzik, Ivantsov, 1999; Иванцов и др., 2005; Иванцов, Леонов, 2009в; Leonov et al., 2007; Наймарк, Иванцов, 2009). Также здесь найдены все известные виды следов питания проартикулят (*Eribaion axiferus*, *E. waggoneris*, *E. costatus*), следы питания и передвижения кимбереллы (*Kimberichnus teruzzii*) (Иванцов, 2001б, 2010б, 2011б, 2013а; Иванцов, Малаховская, 2002; Ivantsov et al., 2019а). Здесь же встречены пиритизированные нитевидные талломы эукариотических водорослей и крупные стержнеподобные образования *Harlaniella ingriana*, представляющие собой остатки макроводорослей, возможно, вендотенид

(Иванцов, 2013б). На пробном участке площадью 6,3 м<sup>2</sup> концентрация макрофоссилий составила 2,4 экз./м<sup>2</sup> – остатков тел и 10,4 экз./м<sup>2</sup> – следов питания *Eriboia*. Захоронение представляет исключительный научный интерес, поскольку в нем в изобилии встречаются следы нескольких видов многоклеточных в ассоциации с отпечатками тел оставивших их организмов. Подобного рода находки чрезвычайно редки и для фанерозойских захоронений, а для палеонтологии докембрия это настолько уникальное явление, что по научной значимости захоронение Z2(III) вместе с лямийским L2(XII) можно поставить первыми в ряду всех захоронений вендских многоклеточных мира (Иванцов, 2018).

Захоронение Z3(X) [Я.Е. Малаховская, 2001 г.]. Захоронение находится в ергинских слоях усть-пинежской свиты в полутора метрах выше региональной поверхности размыва (границы между редкинским и котлинским горизонтами по Станковскому с соавторами (1985)), вблизи кровли 5-ой пачки Федонкина или в основании ергинской свиты Гражданкина (рис. 11 б); установлено только в пробном раскопе. Отпечатки встречены на подошве тонкого слоя (3 см мощностью) серого, на выветрелой поверхности ржаво-бурого мелкозернистого песчаника. Продуктивная поверхность ровная, участками сглаженная, участками испещренная среднего размера ямками и плосковерхими бугорками. Повсеместно на ней наблюдаются следы питания крупных кимберелл в виде разнонаправленные одиночных вееров тонких гребней. Комплекс макрофоссилий захоронения представлен ювенильными экземплярами одного вида проартикулят – *Dickinsonia costata* с остатками исходного органического вещества в пределах отпечатка. Также найден один экземпляр *Parvancorina minchami* (Иванцов и др., 2005; Leonov et al., 2007; Иванцов, Леонов, 2009в; Иванцов, 2011а, в; Ivantsov, Zakrevskaya, 2022).

Захоронение Z4(XIV) [А.Ю. Иванцов, 2002 г.]. Захоронение приурочено к ергинским слоям усть-пинежской свиты, пачке №11 схемы Федонкина или к средней части ергинской свиты схемы Гражданкина (рис. 11 б); установлено только в пробном раскопе. Отпечатки располагаются на подошве линзовидного (0-3 см мощностью) слоя розового песчаника, с сиреневато-серой кровлей и кирпично-красной подошвой. Продуктивная поверхность неровная, с незакономерно ориентированными разного размера резкими буграми и впадинами. В пределах раскопа встречены отпечатки тел следующих видов макроорганизмов: *Dickinsonia lissa*, *Parvancorina minchami*, *Temnoxa molliuscula* (?), *Tribrachidium heraldicum* (Иванцов и др., 2005; Leonov et al., 2007; Иванцов, 2011а, в), а также *Ramellina pennata*. На пробном участке площадью 5 м<sup>2</sup> концентрация макрофоссилий

составила 11,6 экз./м<sup>2</sup>. Из-за слабой сцементированности песчаника тонкие отпечатки легко разрушаются и почти не поддаются отмывке.

В слоях, заключающих данное захоронение («11-ая пачка»), Федонкиным найдено множество видов многоклеточных, в том числе, кроме указанных выше: *Armifera parva*, *Aspidella terranovica* (“*Cyclomedusa radiata*”), *Dickinsonia costata*, *D. tenuis*, *Nemiana simplex*, *Ovatoscutum concentricum*, *Platypholinia pholiata*, а также вертикальные норки *Skolithos declinatus* (Федонкин, 1987). Это самый высокий стратиграфический уровень с эдиакарской макробиотой на Зимних горах и во всем Беломорье.

Захоронение Z5(XV) [А.Ю. Иванцов, Е.А. Серезникова, 2002 г.] находится в соэзминских слоях усть-пинежской свиты, средней части пачки №1 схемы Федонкина или в кровле верховской свиты схемы Гражданкина (рис. 11 а); установлено только в пробном раскопе. Отпечатки выявлены на подошве пакета волнисто-слоистого переслаивания песчаников и алевролитов, мощностью 10 см, с пропластком аргиллита внутри и переходящего вверх в аргиллит. Продуктивная поверхность неровная, бугристая; бугры крупные, низкие; вся поверхность осложнена пологими валами – слепками знаков ряби, покрывающей кровлю подстилающего слоя алевролита. Поверхность покрыта крупными (до 19 см в диаметре) дисковидными прикрепительными образованиями *Aspidella terranovica* («*Ediacaria flindersi*»), располагающимися поодиночке или плотными группами (Иванцов и др., 2005; Иванцов, Леонов, 2009в; Серезникова, 2005; 2013; Leonov et al., 2007; Иванцов, 2011а, в). Остатки сохранены в виде отпечатков верхней стороны диска, слепков нижней стороны и выполненных песчаником заполнений полости осевого стержня (Серезникова, 2005). В пределах пробной площадки был встречен также 1 отпечаток тела *Dickinsonia costata*. Концентрация макрофоссилий на площади 4,5 м<sup>2</sup> составила 15,3 экз./м<sup>2</sup>.

Захоронение Z6(XVI) [А.Ю. Иванцов, Е.А. Серезникова, 2002 г.] располагается на 15 см выше захоронения Z5(XV); установлено только в пробном раскопе (рис. 11 а). Отпечатки обнаружены на подошве тонкого (1 – 2 см мощностью) слоя светло зеленовато-серого песчаника, косослоистого, с валами ряби на кровле. Продуктивная поверхность мелкобугристая; иногда бугорки сгруппированы в тонкие валики. В нем обнаружены отпечатки тел *Yorgia waggoneri* со слепками следов питания *Eriboia waggoneris*, отпечатки *Andiva ivantsovi* и *Dickinsonia cf. tenuis* (Иванцов и др., 2005; Leonov et al., 2007; Иванцов, Леонов, 2009в; Иванцов, 2011а).

Захоронение Z7(XVII) [А.Ю. Иванцов, Е.А. Сережникова, 2002 г.] располагается на 35 см выше захоронения Z5(XV); прослежено на расстоянии около 100 м по простиранию слоев (рис. 11 а). Отпечатки найдены на подошве тонкого (0,5 – 1,5 см мощностью) слоя светло зеленовато-серого песчаника, полого косослоистого, с волнистой кровлей. Продуктивная поверхность мелкобугристая, переходящая в гладкую, морщинистую. Практически все участки сглаженной поверхности покрыты следами питания проартикулят *Eriβαion axiferus* и *E. waggoneris*. В захоронении найдены отпечатки тел: *Dickinsonia cf. tenuis*, *Eoporpita medusa*, *Kimberella quadrata*, *Parvancorina minchami*, *Темноха molliuscula* (?) и *Tribrachidium heraldicum* (Иванцов и др., 2005; Leonov et al., 2007; Иванцов, Леонов, 2009в; Иванцов, 2011а, б, в). На пробном участке площадью 3,5 м<sup>2</sup> концентрация «телесных» макрофоссилий составила 7,7 экз./м<sup>2</sup>. Число отпечатков следов питания *Eriβαion* не поддается учету.

Захоронение Z8(XVIII) [А.Ю. Иванцов, Е.А. Сережникова, 2002 г.] располагается на 55 см выше захоронения Z5(XV); установлено только в пробном раскопе (рис. 11 а). Отпечатки встречены на подошве тонкого (3 см мощностью) слоя светло зеленовато-серого песчаника, косослоистого, с буграми ряби на кровле. Продуктивная поверхность мелкобугристая. В пределах пробной площадки найдены отпечатки тел *Parvancorina minchami* и слепки нижней стороны базальной структуры *Eoporpita medusa* (Иванцов и др., 2005; Leonov et al., 2007; Иванцов, Леонов, 2009в; Иванцов, 2011а, в).

Захоронение Z9(XIX) [А.Ю. Иванцов, Е.А. Сережникова, 2002 г.] находится в том же обнажении, что Z5(XV) и располагается на 90 см выше него; установлено только в пробном раскопе (рис. 11 а). Ископаемые остатки встречены на подошве линзовидного (0-3,5 см мощностью) слоя светло зеленовато-серого песчаника, с валами ряби на кровле. Продуктивная поверхность мелкобугристая. В пределах пробной площадки найдены только отпечатки тел *Kimberella quadrata* (Иванцов и др., 2005; Leonov et al., 2007; Иванцов, Леонов, 2009в; Иванцов, 2011а, в).

В составе ископаемого комплекса «первой пачки» отмечено присутствие полутора десятков видов макрофоссилий, в том числе, кроме указанных для захоронений Z5(XV) – Z9(XIX): *Anfesta stankovskii*, *Bonata septata*, *Charnia masoni*, *Hiemalora stellaris*, *Cephalonega stepanovi*, *Palaeopascichnus delicatus*, *Ramellina pennata*, *Vaizitsinia sophia* (= *Rangea schneiderhoehni*) (Федонкин, 1987; Иванцов, 2007а, 2015; Иванцов и др., 2019а).

Захоронение Z10(XXI) [полевая группа под руководством М.А. Федонкина, 1991 г.]. Захоронение приурочено к сюзьминским слоям усть-пинежской свиты, пачке №3 схемы Федонкина или к кровле верховской свиты схемы Гражданкина (рис. 11 а). Локальные скопления остатков встречаются на нескольких близких стратиграфических уровнях в пределах «3-ей пачки» на всем северном участке Зимних гор. Ископаемые встречаются на подошвах линзовидных (до 3 см мощностью) слоев серого, желтовато-серого мелкозернистого кварцевого песчаника с параллельной, местами слабо волнистой слоистостью. Продуктивная поверхность подошвы слоев эрозионного характера, несет иногда небольшие слепки промоин. Комплекс макрофоссилий захоронения моновидовой, представлен тесно расположенными, иногда деформирующими друг друга, сплюсненными отпечатками и слепками гигантских цианобактериальных колоний *Beltanelliformis brunsaе* (Иванцов и др., 2005; Леонов, 2007; Leonov, 2007; Leonov et al., 2007; Иванцов, Леонов, 2009в; Иванцов, 2011а, в; Ivantsov et al., 2014). На пробном участке площадью 1,2 м<sup>2</sup> концентрация колоний составила 103 экз./м<sup>2</sup>.

В «3-ей пачке» также выявлено моновидовое захоронение следов питания *Kimberichnus teruzzii* (Иванцов, 2013б), а в осыпи встречены остатки *Aspidella terranovica* и *Dickinsonia costata*. В глинистых прослоях М.В. Леонов обнаружил несколько локальных скоплений водорослевых макроостатков *Serebrina crustacea* и *Eoholynia mosquensis* (Leonov, 2003; Fedonkin et al., 2007b; Leonov, Ragozina, 2007).

Захоронение Z11(XXII) [А.Ю. Иванцов, 1996 г.] находится в зимнегорских слоях усть-пинежской свиты, внутри 5-ой пачки схемы Федонкина или вблизи кровли зимнегорской свиты в понимании Гражданкина (рис. 11 б). Оно было прослежено по простиранию не менее чем на 2 км. Отпечатки встречены на подошве линзовидного (0-3,5 см мощностью) слоя светло-серого мелкозернистого песчаника, косослоистого, с буграми на кровле. Продуктивная поверхность плоско-бугристая, с сеткой тонких ложбин между буграми, покрыта многочисленными круглыми прикрепительными образованиями *Aspidella terranovica*, диаметром 1-1,5 см. Последние обычно представлены вогнутыми, плоско-коническими отпечатками, реже слабо выпуклыми слепками. Отпечатки аспиделл образуют узлы вторичной полигональной трещиноватости. Мощность слоя сокращается до нескольких миллиметров над прикрепительными дисками, причем уменьшение идет с двух сторон: снизу – за счет собственной высоты образования, сверху – за счет широкой воронки ненакопления, образовавшейся вокруг стебля этого образования. В захоронении найдены отпечатки тел следующих видов: *Armilifera parva*, *Cyanorus singularis*, *Dickinsonia costata*, *D. cf. tenuis*, *Keretsa brutoni*, *Kimberella quadrata*, *Cephalonega stepanovi*, *Ovatoscutum*

concentricum, Paleophragmodictya sp., Paravendia janae, Parvancorina minchami, Spriggina? sp., Tamga chamulifera, Tribraichidium heraldicum, Yorgia waggoneri (Иванцов и др., 2005, 2006а, 2019а; Leonov et al., 2007; Иванцов, 2007, 2011а, в; Иванцов, Леонов, 2009в; Наймарк, Иванцов, 2009; Zakrevskaya, 2014; Ivantsov, 2006, 2017а, б), а также водорослеподобные остатки Harlaniella ingriana (Иванцов, 2013б). Многие отпечатки несут остатки собственного органического вещества ископаемых тел. По данным многолетних подсчетов средняя концентрация макрофоссилий составляет 171 экз./м<sup>2</sup>. Однако местами концентрация одних только прикрепительных дисков Aspidella достигает 200 экз./м<sup>2</sup>. Это наиболее богатое захоронение вендских макрофоссилий из выявленных в Архангельской области и, вероятно, во всем мире.

Захоронение Z12(XXIII) [А.Ю. Иванцов, 2003 г.] располагается на 12 см ниже Z11(XXII) (рис. 11 б) и прослежено по простирацию слоев на расстоянии около 200 м. Отпечатки сохранены на подошве линзовидного (до 2 см мощностью) слоя желтовато-серого мелкозернистого песчаника, несущего знаки ряби на кровле. Продуктивная поверхность сглаженная, покрытая мелкими плосковершинными бугорками, несет противотпечатки знаков ряби кровли подстилающего песчаного пласта. В захоронении встречены отпечатки: Cyanorus singularis, Dickinsonia costata, Niemalora stellaris, Kimberella quadrata, Parvancorina minchami и многочисленные округлые прикрепительные образования Aspidella terranovica в виде отпечатков, слепков нижней стороны и песчаного заполнения полости осевого стержня (Иванцов и др., 2005; Leonov et al., 2007; Иванцов, Леонов, 2009в; Иванцов, 2011а, в, 2016а). На некоторых отпечатках сохраняются остатки собственного органического вещества из разложившегося тела животного (табл. III, фиг. 2). На пробном участке площадью 5,9 м<sup>2</sup> концентрация макрофоссилий составила 76,1 экз./м<sup>2</sup>.

На уровне «5 и 6 пачки» выявлено присутствие Aspidella terranovica (“Cyclomedusa plana” и т.п.), Eoporpita medusa, Flavostratum incrustatum, Ovatoscutum concentricum, Palaeopascichnus delicatus, Staurinidia crucicula (Федонкин, 1987; Сережникова, 2013; Grazhdankin, 2016). Здесь же встречаются следы Kimberichnus teruzzii (Иванцов, 2013б), объемные слепки Ventogyrus chistyakovi и Calyptrina striata, найдены самые молодые в Беломорье экземпляры Pteridinium nepoha и Charnia masoni. В скважинах, пробуренных в Беломорье, в зимнегорских слоях усть-пинежской свиты обнаружены пиритизированные трубки калиптрин и талломы кустистых водорослей Eocholynia capillaria (Рагозина, 2001).

Захоронение Z13(XXIV) [А.Ю. Иванцов, М.В. Леонов, 2008 г.] располагается в ергинских слоях усть-пинежской свиты, примерно в метре выше захоронения Z2(III) и

прослежено по простирацию слоев на расстоянии около 50 м (рис. 7; 11 б). Приурочено к подошвам крупных линз мелкозернистого песчаника со слабо выраженной волнистой отдельностью. Продуктивная поверхность мелкобугристая. Состав ископаемого комплекса захоронения включает отпечатки тел и слепки: *Andiva ivantsovi*, *Aspidella terranovica*, *Dickinsonia* cf. *tenuis*, *Niemalora stellaris*, *Kimberella quadrata*, *Paravendia janae*, *Parvancorina minchami* (Иванцов, 2011а, в).

Захоронение Z14(XXV) [М.В. Леонов, 2010 г.] располагается в ергинских слоях усть-пинежской свиты и приурочено к пачке № 9 схемы Федонкина или к низам ергинской свиты схемы Гражданкина (рис. 11 б). Отпечатки встречены в линзах V-образного или корытообразного профиля – заполненных песком палеопромойнах, сложенных желтыми, изредка зеленовато-серыми мелкозернистыми массивными или грубо-слоистыми песчаниками. Линзы с ископаемыми остатками рассредоточены между другими сходными по виду линзами на расстоянии около километра по простирацию пачки. Все линзы несут слепки эрозионных структур на подошве и боковых стенках, а также содержат плоские алевро-глинистые окатыши, но песчаники «пустых» линз демонстрируют тонкую горизонтальную слоистость. Ископаемые макроостатки представлены в намском стиле сохранности. В захоронении найдены многочисленные объемные отпечатки и слепки *Ventogyrus chistyakovi*, *Rangea schneiderhoejni*, *Calyptrina striata*, а также своеобразные песчаные образования из базальной части петалонамы (предположительно, рангеи), описанные под формальным названием *Basisacculus stellatus* (Иванцов, 2011а, 2017). Вероятно, с этого стратиграфического уровня происходит и голотип *Mialsemia semichatovi* (= *Rangea schneiderhoejni* (Иванцов, 2015)), заключенный внутри песчаной линзы – слепка эрозионного вреза. Привязка его к пачке № 6 (Федонкин, 1987) представляется ошибочной.

Захоронение Z15(XXVI) [А.Ю. Иванцов, 2010 г.]. Захоронение располагается в ергинских слоях усть-пинежской свиты, в основании пачки №11 схемы Федонкина или в средней части ергинской свиты схемы Гражданкина. Оно приурочено к пачке тонкого переслаивания серых песчаников и алевролитистых аргиллитов с включением линз массивных и волнисто-слоистых песчаников – небольших покровов и заполнений ископаемых промойн (рис. 11 б). Захоронение моновидовое. Поле отпечатков и слепков *Beltanelliformis brunsaе* приурочено к плоской удлиненной линзе буровато-серого мелкозернистого песчаника 1,2 м ширины, 3,5 м видимой длины и мощностью до 6 см, имеющей волнистую кровлю и ровную подошву. Эта плоская линза перекрывает собой несколько веретеновидных песчаных линз, от которых отделяется прослоем вязкой глины 2-3 мм мощностью. Продуктивная линза



состоит из 3 слоев, разделенных тонкими глинистыми пропластками: верхнего, косослоистого со знаками ряби и трещинами синерезиса на кровле (до 60 мм мощностью), среднего с грубыми трещинами синерезиса, заполненными материалом нижележащего слоя (0-15 мм), и нижнего (1-2 мм). Отпечатки диаметром 1-2 см плотно прижаты друг к другу и равномерно распределены по подошве среднего слоя, но в формировании окаменелостей в качестве противотпечатков принимают участие также кровля нижнего и подошва верхнего слоев. Наблюдается несколько вариантов сохранности ископаемых, связанных между собой переходами (Иванцов, 2011а, в; Ivantsov et al., 2014).

В скважинах и обнажениях Юго-Восточного Беломорья на уровне ергинских слоев мезенской свиты выявлено также присутствие трубчатых пиритизированных трубок *Calyptrina striata* (голотип), *Saarina kirsanovi* и мумифицированных водорослевых макроостатков *Archyfasma dimera*, *Eoholynia mosquensis*, *Pilitella composita* (Станковский и др., 1985; Гниловская, 1996, 2003; Leonov, Ragozina, 2007; Fedonkin et al., 2007b).

**Солзинское местонахождение** открыто в 1994 г. геологом Новодвинской экспедиции АО «Архангельскгеолдобыча» И.Ю. Черновым (Гражданкин, Бронников, 1997; Станковский, 1997; Станковский, Федонкин, 2000; Иванцов и др., 2005; Иванцов, Леонов, 2009б; Иванцов, 2018). Местонахождение расположено на Летнем берегу Двинской губы Белого моря, в нижнем течении р. Солзы (рис. 4, 5). Разрез слагают зеленоцветные песчано-глинистые породы верховской свиты схемы Гражданкина или сюзьминских слоев усть-пинезжской свиты (Гражданкин, Бронников, 1997; Станковский, 1997; Станковский, Федонкин, 2000; Гражданкин, 2003). Остатки эдиакарских животных встречены в нескольких обнажениях на всем протяжении местонахождения.

**Захоронение SL1(VII)** [А.Ю. Иванцов, Я.Е. Малаховская, 2000 г.]. Захоронение прослежено по простирацию слоев на расстояние порядка 0,5 км. Отпечатки находятся на подошве средней толщины (17 см мощностью) слоя серого и буровато-серого мелкозернистого песчаника, полого косослоистого. Вблизи подошвы слоя наблюдается ослабленная зона, представленная тонкими алевритистыми пропластками, по которой тонкая нижняя часть слоя может отделяться. Продуктивная поверхность бурая, окисленная, сглаженная, часто с глубокими (1-3 см) и широкими (10-20 см) изометрическими в плане плоскодонными депрессиями, бороздами и мелкими буграми. Поверхность испещрена многочисленными слепками следов *Kimberichnus teruzzii* – узкими (примерно сантиметровой ширины и неопределенно большой длины) низкими валиками, состоящих из монотонных последовательностей тянущихся друг за другом веером тонких гребней. В пределах пробных

площадок встречены отпечатки тел: *Armilifera parva*, *Cephalonega stepanovi*, *Cyanorus singularis*, *Dickinsonia costata*, *Dickinsonia tenuis*, *Fedomia mikhaili*, *Kimberella quadrata*, *Lossinia lissetskii*, *Palaeophragmodictya spinosa*, *Parvancorina sagitta*, *Solza margarita*, *Темноха molliuscula*, *Tribrachidium heraldicum*, *Vendia rachiata*, а также слепки следов питания и передвижения кимбереллы (Иванцов, 2004а, 2007а, 2013а; Иванцов и др., 2004, 2005, 2019а; Иванцов, Леонов, 2009б; Сержникова, 2007; Serezhnikova, Ivantsov, 2007; Наймарк, Иванцов, 2009; Zakrevskaya, 2014). На пробном участке площадью 14,4 м<sup>2</sup> концентрация «телесных» макрофоссилий составила 27,1 экз./м<sup>2</sup>. Количество следов кимбереллы не поддается учету.

Это одно из наиболее богатых захоронений остатков вендских многоклеточных животных в Архангельской области; по площади распространения, концентрации ископаемых и разнообразию таксонов оно уступает только захоронению Z11(XXII) на Зимнем берегу. Особое значение местонахождению придает присутствие многочисленных следов питания и передвижения в сочетании с отпечатками тел *Kimberella quadrata* – одного из наиболее сложно устроенных вендских организмов, возможно, самого раннего представителя трохофорных животных (Fedonkin, Waggoner, 1997; Fedonkin et al., 2007с; Иванцов, 2009, 2013а; Ivantsov, 2010, 2012).

Захоронение SL2(IX) [А.Ю. Иванцов, 2001 г.] располагается в 75 см ниже SL1(VII); прослежено на расстоянии порядка 20 м. Отпечатки встречены на подошве тонкого (3 см мощностью) слоя серого мелкозернистого песчаника, полого косослоистого. Продуктивная поверхность темная, слабо пиритизированная, сглаженная, с мелкими, собранными в небольшие скопления ямками и бугорками. На поверхности часто встречаются разнонаправленные узкие длинные бороздки, предположительно – отпечатки разрушенных талломов водорослей. В захоронении найдены отпечатки *Dickinsonia tenuis* и *Kimberella quadrata*.

Кроме указанных для захоронений, в разных частях Солзинского местонахождения в непроиндексированных скоплениях обнаружены отпечатки и слепки *Archaeaspinus fedonkini*, *Aspidella terranovica*, *Charnia masoni*, *Palaeopascichnus delicatus* и др., слепки следов питания проартикулят *Eribaion axiferus* (?) и *E. costatus* (Гражданкин, Бронников, 1997; Иванцов, 2004а, 2010б, 2011б; Иванцов и др., 2005; Иванцов, Леонов, 2009б), а также отпечатки *Calyptrina striata*, *Orbisiana simplex*, *Ovatoscutum concentricum*.

**Карахтинское местонахождение** находится на Летнем берегу Двинской губы Белого моря, в долине р. Карахты (рис. 4, 5). Открыто в конце 90-х годов XX века И.Ю.

Черновым (Иванцов и др., 2005; Иванцов, 2018). В разрезе вскрыты песчано-глинистые отложения средней части верховской свиты схемы Гражданкина (2003). Главные раскопки проводились в верхнем по течению реки обнажении, где встречено три разновозрастных захоронения макрофоссилий, приуроченных к подошвам слоев мелкозернистого песчаника.

Захоронение K1(V) [Д.В. Гражданкин, 1999 г.]. Захоронение располагается на высоте около 60 см от уреза воды; прослежено на расстоянии около 5 м. Отпечатки обнаружены на подошве толстого (до 30 см мощностью) слоя буровато-серого мелкозернистого песчаника, внизу однородного, вверху – ровно- и косослоистого. Продуктивная поверхность бурая, окисленная, сглаженная, часто с глубокими (1-3 см) и широкими (10-20 см) изометрическими в плане депрессиями, бороздами и мелкими буграми. В пределах пробных площадок встречены отпечатки тел: *Aspidella terranovica*, *Dickinsonia tenuis*, *Kimberella quadrata*, *Parvancorina minchami*, *Archaeaspinus fedonkini*, *Anfesta stankovskii* (Иванцов, 2001в; 2004а, Иванцов и др., 2005). На пробном участке площадью 15,4 м<sup>2</sup> концентрация макрофоссилий составила 8,5 экз./м<sup>2</sup>.

Захоронение K2(VI) [Д.В. Гражданкин, 1999 г.]. Захоронение располагается на высоте около 1,2 м от уреза воды; прослежено на расстоянии около 5 м. Отпечатки встречены на подошве средней толщины (10 см мощностью) слоя мелкозернистого песчаника, чисто серой окраски на неокисленных участках и разной степени густоты бурой при окислении. Слоистость еле заметная тонкая, ровная, в нижней части слоя, вероятно, не вполне горизонтальная. Вблизи кровли слоя наблюдаются включения плоских глинисто-железистых галек. Продуктивная поверхность ровная, тонко-шероховатая (шагреневая), изредка с разнонаправленными, длинными, узкими и плоскими штрихами – слепками с борозд выпаживания. На некоторых участках поверхности встречаются короткие резкие гребни – слепки с трещин усадки. В пределах пробных площадок встречены отпечатки тел: *Aspidella terranovica*, *Dickinsonia tenuis*, *Karakhtia nessovi*, *Kimberella quadrata*, *Parvancorina minchami*, *Cephalonega stepanovi*, *Cyanorus singularis*, *Archaeaspinus fedonkini*, *Темноха molliuscula*, водорослеподобные остатки *Harlaniella ingriana* (Иванцов, 2004а; Иванцов и др., 2004, 2005; Иванцов, 2013б; Иванцов и др., 2019а; Наймарк, Иванцов, 2009), а также постройки палеопасцихрид. На пробном участке площадью 16,7 м<sup>2</sup> концентрация макрофоссилий составила 8,3 экз./м<sup>2</sup>.

Захоронение K3(VIII) [А.Ю. Иванцов и Я.Е. Малаховская, 2000 г.]. Захоронение располагается на высоте около 1,8 м от уреза воды; прослежено на расстоянии около 5 м.

Отпечатки встречены на подошве толстого (от 3 до 18 см мощностью) слоя зеленовато-бурого мелкозернистого песчаника горизонтально слоистого в нижней части и волнисто-, возможно, косо слоистого – в верхней. Продуктивная поверхность бурая, ожелезненная, сглаженная, мелкобугристая. Иногда встречаются несколько приподнятые участки совершенно ровной поверхности, осложненные мелкими гребнями – слепки с широких, но неглубоких промоин. На некоторых участках поверхности встречаются короткие резкие гребни – слепки с трещин усадки. Комплекс макрофоссилий захоронения включает многочисленные мелкие (диаметром 0,5 см) слепки нижней стороны прикрепительных дисков *Aspidella terranovica* и очень редкие отпечатки тел *Dickinsonia costata* (3 экз. на 12 м<sup>2</sup> расчищенной поверхности).

В двух непроиндексированных захоронениях, положение которых относительно захоронений K1(V)-K3(VIII) осталось не выясненным, обнаружены отпечатки *Aspidella terranovica*, *Kimberella quadrata* и *Calyptrina striata* (Иванцов и др., 2005).

***Сюзьминское местонахождение*** открыто в 1972 г В.А. Степановым. Это первое из коренных наземных местонахождений отпечатков вендских многоклеточных, обнаруженных в Юго-Восточном Беломорье (Келлер и др., 1974; Станковский, 1997; Станковский, Федонкин, 2000; Федонкин, 1981б, 1987; Иванцов и др., 2005; Иванцов, 2018). Местонахождение находится на Летнем берегу Двинской губы Белого моря, в нижнем течении р. Сюзьмы (рис. 4, 5). Территория его охватывает несколько обнажений на субширотном участке долины реки. Распространенные здесь породы Станковский (1997; Станковский, Федонкин, 2000) относит к сюзьминским слоям усть-пинежской свиты, а Гражданкин (2003) – к средней части верховской свиты. В главном обнажении вскрыты два блока пород: существенно песчанистый – северный и глинистый – южный (Федонкин, 1981б, 1987). Подавляющее большинство находок отпечатков многоклеточных животных сделано в песчанистой части этого обнажения.

***Захоронение SZI(XX)*** [А.Ю. Иванцов, 2003 г.]. Захоронение располагается на высоте примерно 6,5 м от уреза воды в отлив. По простиранию захоронение прослежено не более чем на 7 м. Отпечатки встречены на подошве слоя серого мелкозернистого песчаника с параллельной, в целом, отдельностью и с буграми ряби на кровле. В пределах раскопа мощность слоя уменьшается от 11 см на его северном крае до 6 см на южном. Продуктивная поверхность резкая, более или менее ровная с сильно изменчивой фактурой. Доминируют две разновидности ее: мелковолнистая и сглаженная. Первая несет тесно сближенные параллельные валики; вторая – участками ровная, участками покрыта мелкими ямками

(слепками с бугорков на дне) и резкими бороздами выпахивания. Борозды по краям часто оперенные более тонкими бороздками и складками. Отпечатки встречаются на полях мелких ямок. За исключением *Albumares*, все они подчеркнуты бурой окраской, т.е., вероятно, сохраняют какую-то часть исходного органического вещества тела ископаемого. В пределах раскопанной части и ранее в осыпи данного захоронения встречены отпечатки тел: *Albumares brunsaе*, *Cephalonega stepanovi*, *Dickinsonia menneri*, *Kimberella quadrata* (Келлер, Федонкин, 1976; Палий и др., 1979; Федонкин, 1981б, 1985б; Иванцов, 2001в, 2004б, 2007а; Иванцов и др., 2005, 2019). На пробном участке площадью 6,3 м<sup>2</sup> концентрация макрофоссилий составила 12,9 экз./м<sup>2</sup>.

В непроиндексированных захоронениях Сюзьминского местонахождения внутри песчаных линз-заполнений эрозионных врезов найдены ископаемые намского стиля сохранности: *Archangelia valdaica*, *Ausia hunti*, *Palaeoplatoda segmentata*, *Pteridinium nenoxa*, *Rangea schneiderhoehni* и загадочная *Spriggina borealis* (Келлер и др., 1974; Палий и др., 1979; Федонкин, 1976, 1981б, 1985б, 1987; Федонкин и др., 2012; Grazhdankin, 2004; Иванцов, 2015). В существенно глинистых разностях местонахождения в виде отпечатков и слепков тел флиндерско-беломорского стиля обнаружены *Aspidella terranovica* («*Cyclomedusa minuta*» и «*C. delicata*»), *Beltanelliformis brunsaе*, *Tribrachidium heraldicum*, а также слепки построек *Orbisiana simplex*, *Palaeopascichnus delicatus* и *P. renarius* (Палий и др., 1979; Федонкин, 1981б, 1985б, 1987). Здесь же встречаются проблематичные ископаемые *Nenoxites curvus*, известные из эдиакарских отложений многих районов мира. Первоначально они были описаны как следы пастьбы (Федонкин, 1976; Палий и др., 1979 и др.), а затем интерпретированы как следы рытья с менисковым заполнением нор (Rogov et al., 2012). Противоречит этому обильная встречаемость *Nenoxites* в тонко-горизонтально-слоистых, не испытывавших интенсивного вертикального перемешивания осадках, а также часто наблюдающийся распад конструкции на составные элементы и их короткие кластеры, и присутствие этих фрагментов в осадках в виде детрита. Последнее позволяет рассматривать *ненокситес* как «скелетное» образование (Ivantsov, 2018; Psarras et al., 2023).

**Лямецкое местонахождение** открыто в 1979 г М.А. Федонкиным (Станковский, 1997; Станковский, Федонкин, 2000; Иванцов и др., 2005; Иванцов, 2018). Местонахождение расположено на Лямецком берегу Белого моря, в районе дер. Лямца (рис. 4, 5). Здесь в береговых обрывах высотой до 45 м обнажаются песчано-глинистые отложения, которые Станковский относит к лямецким и архангельским слоям усть-пинежской свиты (Станковский, Федонкин, 2000), а Гражданкин (2003) – к лямецкой свите. Слои полого падают приблизительно вдоль береговой линии к северо-западу. В разрезе вскрываются две

пачки: существенно глинистая нижняя, представляющая лямицкие слои, и более песчаная верхняя (архангельские слои). Нижняя пачка сложена серыми с красноватым оттенком аржиллитами, слоистыми с мелкооскольчатой отдельностью, с тонкими прослоями зеленовато-серого алевролита. Изредка встречаются тонкие линзовидные прослои серых мелкозернистых песчаников с резкими, эрозионными, подошвами. Видимая мощность – 40 м. Верхняя пачка сложена темно-серыми со слабым сиреневатым оттенком аржиллитами и зеленовато-серыми алевролитами с частыми линзовидными прослоями серых и зеленовато-серых мелкозернистых песчаников. Подошвы песчаных линз, в основном, эрозионные, но встречаются и несущие микробные текстуры (мелкобугристые и шагреньевые). Видимая мощность пачки достигает 11 м.

Раскопки проводились на трех захоронениях.

Захоронение L1(XI) [Д.В. Гражданкин, 1996(?) г.]. Захоронение располагается в лямицких слоях и прослежено по простиранию слоев на расстоянии в несколько десятков метров. Отпечатки встречаются в маломощной пачке, состоящей из нескольких линзовидных тонких (от первых миллиметров до 1,5 см мощностью) слоев серого песчаника, разделенного пропластками буровато-серого аржиллита. Некоторые отпечатки имеют сложное, ярусное строение и занимают два, возможно больше, слоев песчаника. На некоторых участках слой полностью пропадает. Сообщество захоронения моновидовое, представлено близко расположенными крупными экземплярами *Aspidella terranova* или “*Inaria*” (Grazhdankin, 2000).

Захоронение L2(XII) [А.Ю. Иванцов, Я.Е. Малаховская, 2002 г.]. Обогащенный макроископаемыми участок обнаружен А.В. Красновой, П.В. Рычковым и А.Л. Наговицыным в 2016 г. Захоронение располагается в верхней части лямицких слоев; прослежено на расстоянии около 1 км по простиранию отложений (рис. 9). Захоронение приурочено к подошве слоя серого тонкозернистого полимиктового (кварц-полевошпатового) глинистого песчаника. Общая мощность слоя колеблется от 3 до 17 см. На участках с минимальной мощностью песчаник косослоистый, с волнистой кровлей; на участках с максимальной мощностью в нижней трети – косослоистый, выше – горизонтально-слоистый, вверх постепенно переходящий в алевролит (рис. 15 а). На высоте 0,3-1 см от подошвы слоя наблюдаются многочисленные аржиллитовые окатыши плоские, полигональные в плане, с округлыми углами длиной до 7 см по длинной оси и толщиной до 3-4 мм. Депрессии, возникшие после их диагенетического уплотнения, хорошо видны на нижней поверхности слоя (рис. 15 б). На высоте 2-3 см от подошвы распространены

отпечатки переотложенных фрагментов микробного мата. В средней части слоя проходит уровень с несколькими сближенными поверхностями мелких знаков ряби с расстоянием около 0,5 см между гребнями. Слой перекрывается полуметровой толщиной алевролитов и вместе с ней заключен в мощную глинистую толщу, характерную для верхней части лямницких слоев.

Продуктивная поверхность резкая, выровненная, имеет микробно-индуцированную текстуру, состоящую из невысоких плосковершинных бугорков, разделенных звездчатыми, неправильной формы бороздками, местами покрыта сеткой тончайших бороздок – предположительно отпечатков нитчатых водорослей. Довольно часто на подошве слоя можно наблюдать слепки небольших веретеновидных и каплевидных в плане плоскодонных промоин (около 30 см по длинной оси и глубиной до 1-1,5 см) (рис. 15 б). Судя по сохранившимся остаткам, края микробного мата вокруг промоины были разорваны на лоскутки, которые частично были подняты в перекрывающий слой. На одном боку промоины эти поднятые в вышележащий осадок лоскутки мата располагались горизонтально, а на другом боку были завернуты вверх. Направление размыва определялось по положению выпуклого конца каплевидных промоин, а направление переноса осадка и заполнения промоин определялось по падению песчаных слойков, и положению завернутых лоскутков микробного мата. Причем оказалось, что размыв и заполнение промоин осадком происходило в двух взаимно перпендикулярных направлениях (рис. 15 г).

Комплекс макрофоссилий захоронения L2(XII) крайне бедный. В нем присутствует один вид дикинсоний, напоминающий *D. menneri* (Ivantsov et al., 2019a, 2020b), *Parvancorina minchami*, *Beltanelliformis brunsaе*, фрагменты лентовидных водорослей (рис. 15 в), мелкие постройки палеопасцихрид, редкие следы *Eribaiou axiferus*, а также еще 2 или 3 плохо диагностируемые формы (Иванцов и др., 2005; Иванцов, 2007а, 2010б, 2011б; Наймарк, Иванцов, 2009; Ivantsov et al., 2019a, 2020a). На пробных участках общей площадью 28,3 м<sup>2</sup> концентрация макрофоссилий составила 12,9 экз./м<sup>2</sup>.

Остатки *Beltanelliformis* располагались ниже финальной поверхности микробного мата и лучше всего видны на слепках промоин (Ivantsov et al., 2020a) (рис. 15 д). Дикинсонии в захоронении L2(XII) представлены несколькими формами сохранности остатков и ископаемых структур, в том числе: непосредственным отпечатком тела, следом питания *Eribaiou axiferus*, длинными бороздами (отпечатками, интерпретируемыми как след передвижения), ореолом борозд (структурами протягивания и отрыва от поверхности субстрата части тела), кольцом из минеральных частиц (предполагаемым следом прикрепления) (Ivantsov et al., 2020b; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a). Только в этом захоронении встречены особи с пржизненными залеченными повреждениями (Иванцов и др.,

2020; Ivantsov et al., 2020a). Деформированные экземпляры тел дикинсоний и экземпляры без видимых повреждений располагаются вперемешку без явно выраженной модальности в ориентировке оси тела. Специфической особенностью захоронения, как и всего Лямецкого местонахождения, является то, что песчаник в границах отпечатка тела дикинсоний пропитан или покрыт пленкой мумифицированного органического материала темно-коричневого цвета, который представляет собой остаток измененного собственного вещества организма.

Резкое несовпадение в захоронении L2(XII) ориентировки длинных осей промоин и направления переноса песчаного песка, заполнившего эти промоины, указывает на то, что в начальные моменты формирования слоя имело место два разделенных во времени события. Это было: 1) нарушение сплошности микробного мата и размыв подстилающего илистого осадка, 2) выпадение песка, заполнение промоин, образовавшихся во время первого события, и формирование косослоистой нижней части слоя. Можно предположить, что первое событие привело к мобилизации тонких минеральных зерен, благодаря налипанию которых на органические материалы смогли сохраниться описанные здесь структуры. Второе событие привело к захоронению живых дикинсоний. В тех местах, где слой выпавшего осадка был достаточно тонким, более крупные особи смогли выбраться из-под него, оставив следы движения и бегства (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a).

Захоронение L3(XIII) [А.Ю. Иванцов и Я.Е. Малаховская, 2002 г]. Захоронение располагается в песчаной пачке верхней части разреза (архангельские слои) и прослежено на расстоянии не менее 50 м по простиранию отложений. Отпечатки встречаются на подошве тонкого (от первых миллиметров до 4,5 см мощностью) слоя светло-серого мелкозернистого песчаника, с волнистой кровлей, косослоистого. На коротких участках слой, возможно, полностью пропадает. Продуктивная поверхность сглаженная, микробугристая (шагреновая), обычно несущая короткие тонкие углубления шириной 1,5 мм и длиной до 20 мм, прямые или слабо изогнутые, часто переходящие в такой же ширины стержни – отпечатки и внутренние ядра, вероятно, исходно органических трубок. Также часто встречаются палеопаспихниды и редко – *Aspidella terranova*. В пределах пробных площадок были найдены отпечатки тел *Dickinsonia* cf. *menneri* и след неописанной проартикуляты, определенный ранее как отпечаток тела *Yorgia waggoneri* (Иванцов и др., 2005). На пробном участке площадью 13 м<sup>2</sup> концентрация макрофоссилий составила 4 экз./м<sup>2</sup>.

На многих уровнях Лямецкого местонахождения, как в лямецких, так и в архангельских слоях найдены скопления объемных слепков и отпечатков колоний *Beltanelliformis brunsaе*, часто с остатками органического вещества в пределах отпечатка



(Сережникова, Иванцов, 2015; Bobrovskiy et al., 2018a), а также поля мумифицированных фитолейм многоклеточных водорослей. Среди последних М.В. Леоновым определены: в лямецких слоях – *Archyfasma lamellata* и *Eoholynia fruticulosa*, а в архангельских слоях – *Favosiphycus wukii* и *Gandvikia caudata* (Леонов, 2007; Fedonkin et al., 2007b; Leonov, Ragozina, 2007).

Лямецкое местонахождение является самым ранним в Беломорье (Иванцов, Закревская, 2022б). Здесь найдены древнейшие в мире остатки билатеральных многоклеточных животных – дикинсоний и парванкорин, в том числе и комбинированные телесно-следовые ископаемые (Иванцов и др., 2019б, Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a). Многие экземпляры дикинсоний местонахождения имеют признаки глубоких залеченных повреждений (Иванцов и др., 2018б, 2020; Ivantsov et al., 2020). Глинистые породы Беломорья и особенно Лямецкого местонахождения способствуют консервации и сохранению до наших дней собственного вещества вымерших организмов. Содержащиеся в нем молекулы-биомаркеры позволяют определить степень родства древних существ с представителями современной биоты (Bobrovskiy et al., 2018a, 2018b).

**Ярнемское местонахождение** открыто в 1976 г В.Г. Чистяковым, сотрудником НИИЗК при Санкт-Петербургском (Ленинградском) университете (Чистяков и др., 1984; Станковский, 1997; Станковский, Федонкин, 2000; Иванцов и др., 2005; Иванцов, 2018; Иванцов, Закревская, 2018а, 2019а). Местонахождение расположено в среднем течении р. Онеги у дер. Ярнема (рис. 4, 5), где в небольших (длиной до 50 м) оползневых телах обнажаются пестроцветные песчано-глинистые отложения поздневендского возраста, перекрытые сверху терригенно-карбонатными породами среднего карбона. Положение вендского фрагмента разреза в общей последовательности поздневендских отложений Архангельской области дискутируется. По мнению Станковского, основанному на корреляции разрезов многочисленных скважин, пробуренных вблизи местонахождения, он располагается в нижней части архангельских слоев усть-пинежской свиты (Станковский, 1997; Станковский, Федонкин, 2000). Вместе с тем Д.В. Гражданкин без четкого обоснования помещает его сначала в пределы выделенной им верховской свиты (Grazhdankin, 2004), а затем ергинской свиты (Grazhdankin, 2014), которые в последовательности вендских отложений Беломорья залегают существенно выше уровня архангельских слоев.

Если верно предположение Станковского, то в Ярнемском местонахождении присутствуют наиболее древние в Юго-Восточном Беломорье макроископаемые. Однако в составе комплекса местонахождения имеются два вида – *Rangea schneiderhoehni* и,

предположительно, *Swartpuntia germsi* – известные из самых поздних, практически предкембрийских отложений Намибии (Narbonne et al., 1997). Минимальный возраст пород, содержащих отпечатки *Swartpuntia* в Намибии, определен в 539 (538,99±0,2) млн. лет (Linnemann et al., 2019), что на 14 млн. лет меньше датировки низов разреза Зимнего берега, считающегося самым молодым из охарактеризованных остатками многоклеточных разрезов Беломорья. Кроме того, в Ярнемском местонахождении найдена *Vendoconularia triradiata*, близкая к намибийскому *Protechiurus germsi* и, возможно, родственная палеозойским конуляриям. Характерные для Ярнемского местонахождения остатки *Ventogyrus chistyakovi* встречены и на Зимних горах – в средней и верхней части разреза. Только в этих двух местонахождениях обнаружен *Charniodiscus yorgensis*, причем на Зимних горах его остатки приурочены к средней части разреза – низам ергинской свиты. Все это позволяет предполагать сравнительно молодой (возможно, самый молодой в Беломорье) возраст своеобразного комплекса Ярнемского местонахождения (Иванцов, Закревская, 2018а, в; 2019а; Ivantsov et al., 2019b). Поэтому здесь положение ярнемского комплекса предположительно устанавливается на уровне верхних захоронений Зимнего берега (рис. 5). Однако надо помнить, что, в отличие от большинства беломорских захоронений, принадлежащих в флиндерско-беломорскому стилю сохранности, скопления содержащие остатки рангеи и вентогируса относятся к намскому стилю, характерному для Намибии. Поэтому появление намских видов в захоронениях Беломорья может говорить не о сходном с намибийскими возрасте соответствующих комплексов, а о близости сформировавших их тафономических процессов (Иванцов, 2015, 2017).

Вендские отложения Ярнемского местонахождения представлены двумя пачками.

Нижняя из них, около 4-х м видимой мощности, сложена тонким переслаиванием аргиллитов и алевролитов с редкими маломощными линзами мелкозернистого песчаника пестро окрашенных от густо-фиолетовых до бледно – зеленых. Слагающие ее отложения, вероятно, представляют фоновые осадки данного участка вендского водоема. В пачке присутствуют захороненные *in situ* постройки палеопасцихрид *Orbisiana simplex* и *O. uniserialis*, состоящие из лимонитовых колец и песчаных сгустков, собранных в изометрические скопления или ветвящиеся цепочки (Чистяков и др., 1984; Иванцов, Закревская, 2018а, 2019а).

Верхняя пачка, около 1 м мощностью, сложена переслаиванием алевролитов и аргиллитов с преобладанием алевролитов, пестро окрашенных, преимущественно буровато-розовых. В пачке часты веретеновидные линзы мелкозернистых песчаников с многочисленными мелкими и крупными плоскими гальками алевролитов и аргиллитов. Профиль линз в поперечном сечении V-образный или корытообразный, на их подошве и

бортах наблюдаются валики – слепки с борозд выпаживания. Средняя ширина линз – около 10 см, высота – 6-7 см; но отдельные линзы могут быть существенно крупнее. Песчаник в линзах чаще всего слоистый, плитчатый, с гладкими поверхностями отдельности. Но иногда слоистость бывает слабо выраженной, а отдельность неровной, линзовидной. Именно в неявно слоистых разностях присутствуют остатки многоклеточных намского стиля сохранности – объемные отпечатки и слепки, расположенные в толще породы. Внутри линз остатки фрагментированы и смяты; обычно они встречаются скоплениями, иногда довольно плотными, по большей части моновидовыми. Как и в захоронениях Намибии, больше всего здесь было найдено остатков петалонам, состоявших из сложных систем мембран и заполненных песком полостей, составлявших 2, 3 и 6-ти лучевые конструкции. Палеонтологам редко выпадает случай изучить внутреннюю анатомию мягкотелого организма, и Ярнемское местонахождение, как и другие захоронения намского стиля сохранности Беломорья, одни из немногих, которые предоставляют такую возможность.

Захоронение Y1(II) [А.Ю. Иванцов, Д.В. Гражданкин, 1994 г.]. Захоронение располагается на правом берегу р. Онеги, в средней части песчанистой пачки. Отпечатки находились внутри крупной линзы, корытообразного поперечного профиля. Ее исследованный фрагмент имел 60 см ширины, 25 см высоты и был прослежен на расстоянии 3,5 м. Песчаник линзы мелко и средне зернистый в основном светлой окраски, в мокром виде – зеленовато-, а в сухом – кремевато-белой (ближе к кровли линзы окраска сменяется на бурую и вишнево-красную) с неровной линзовидной отдельностью, включает плоские гальки зеленовато-серого аргиллита до 10 см длиной. Отпечатки объемные, залегают на разных уровнях внутри линзы, выпуклой стороной вниз. Представлены они почти исключительно остатками *Ventogyrus chistyakovi*, насчитывающими сотни экземпляров; в единственном числе в этой же линзе найден отпечаток *Rangea schneiderhoehni*; изредка встречаются фрагменты трубок *Calyptrina striata* (Иванцов, Гражданкин, 1997; Иванцов, 2001a, 2003; Grazhdankin, 2004; Grazhdankin, Seilacher, 2005; Иванцов и др., 2005; Fedonkin, Ivantsov, 2007).

Захоронение Y2(IV) [М.А. Федонкин, 1997 г.]; располагается на левом берегу р. Онеги, в верхней части песчанистой пачки. Отпечатки находились внутри небольшой низкой корытообразного профиля линзы песчаника табачно-бурой окраски, мелкозернистого, с многочисленными плоскими глинистыми гальками в подошве. Единичные объемные отпечатки *Ventogyrus chistyakovi* залежали частью на подошве, частью внутри линзы; здесь же был найден отпечаток *Vendoconularia triradiata* и редкие трубки калиптрин. Вероятно, из той же линзы происходят два фрагмента кроны крупных экземпляров *Charniodiscus yorgensis*

и неясный отпечаток, определенный как *Swartpuntia* sp. (Ivantsov, Fedonkin, 2002; Иванцов и др., 2005; Иванцов, Закревская, 2018a).

Захоронение УЗ(XXVII) [А.Ю. Иванцов, 2015 г.] располагается на правом берегу р. Онеги, в средней части песчанистой пачки. Многочисленные объемные отпечатки были встречены внутри небольшой корытообразного профиля линзы светло-серого мелкозернистого песчаника. Скопление моновидовое, представлено многочисленными остатками *Vendoconularia triradiata* (Иванцов, Закревская, 2018a; Иванцов и др., 2018a; Ivantsov et al., 2019b). Остатки вендоконулярии располагались в толще песчаника вместе с плоскими гальками аргиллита. Какие либо следы вторичной минерализации органического вещества отсутствовали. Каждый более или менее полно сохранившийся экземпляр из линзы двучленный, состоящий из слепка апикальной части конуса, выполненного песчаником и потому объемного и отпечатка приустьевой части, двумерного, сложноскладчатого. Эти части по-разному залежали в породе: слепки лежали в основном горизонтально, а отпечатки отходили от них вверх и стояли вертикально. Перегиб на месте перехода от горизонтальной части к вертикальной не демонстрирует признаков хрупких деформаций и это означает, что исходное тело ископаемого было мягким. Плоскости вертикально стоящих отпечатков приустьевой части конуса у всех экземпляров, обнаруженных во фрагменте линзы, ориентированы приблизительно перпендикулярно продольной ее оси. Тогда как ориентировка горизонтально лежащих песчаных слепков апикальной части бимодальная, параллельная оси линзы. Исходя из этих наблюдений, было предположено, что непосредственно перед финальным моментом захоронения мягкие конуса вендоконулярий переносились в песчаном потоке уже частично заполненными. При этом апикальные части конусов, наполненные осадком, объемные и тяжелые, перекатывались в нижних слоях потока, а приустьевые части, сжатые и легкие, поднимались в верхние слои как флажок или парус (Иванцов и др., 2018a; Ivantsov et al., 2019b).

Также в одной из песчаных линз правобережной части Ярнемского местонахождения найдены отдельные слепки прикрепительных дисков перовидных петалонам *Aspidella terranova*. Из песчаных линз верхней пачки Ярнемского местонахождения происходят загадочные дисковидные слепки, описанные Л.А. Несовым под именем *Yarnemia ascidiformis* и отнесенные им к асцидиям, а также отпечатки, определенные как *Dickinsonia* sp. (Чистяков и др., 1984). По мнению автора, ярнемия представляет собой особый вариант сохранности прикрепительных дисков петалонам (Иванцов, Закревская, 2018a, 2019a). Ископаемые остатки *Dickinsonia* sp., по-видимому, утеряны, а установить их принадлежность к роду на

основании опубликованной Чистяковым с коллегами схематической прорисовки вряд ли возможно.

*Разнообразие беломорских проартикулят и стратиграфическое распространение их остатков*

Из примерно 550 метров вендской последовательности Юго-Восточного Беломорья макрофоссилиями наполнено 2/3 (Иванцов, Закревская, 2022а). Остатки проартикулят найдены в 18 локальных захоронениях флиндерско-беломорского стиля сохранности, распределенных по лямийским, архангельским, сюзьминским, зимнегорским слоям усть-пинежской свиты и ергинским слоям мезенской свиты (рис. 5), а в осыпи они встречаются практически по всему, охарактеризованному макрофауной разрезу позднего венда. В ходе настоящего исследования была собрана крупнейшая в мире камерная коллекция ископаемых остатков проартикулят, включающая 1946 экз. отпечатков тела и 97 экз. изолированных следов питания и их групп (перечень изученного ископаемого материала приведен в Приложении II).

Дикинсониям принадлежит более 2/3 от числа ископаемых остатков беломорских проартикулят, и среди них можно различить 4 вида: *Dickinsonia costata* (табл. V, фиг. 1-13, 18), *D. tenuis* (табл. VI, фиг. 1-10), *D. lissa* (табл. VII, фиг. 1-9) и *D. menneri* (табл. V, фиг. 14-17). Еще две ископаемые формы определены в открытой номенклатуре. Древнейшая беломорская дикинсония *D. cf. menneri* (табл. VIII, фиг. 1-9) отличается от голотипа большим числом и тонкостью изомеров. С большой вероятностью она является отдельным видом; однако это может подтвердить лишь специальное исследование. Своеобразная форма из Зимнегорского местонахождения, на отпечатках которой сквозь расчлененное образование проступает некая разветвленная внутренняя структура (табл. IX, фиг. 1-5), здесь определяется как *D. cf. tenuis*, поскольку при иной сохранности, в отсутствие бокового сжатия, внутренняя структура проявляется слабо или совсем не проявляется. В этом случае отличить зимнегорскую форму от типовой не представляется возможным. Молодые особи *D. costata* и *D. tenuis* морфологически практически идентичны (табл. V, фиг. 1-6, табл. VI, фиг. 1-3). По этой причине все экземпляры длиной менее 1 см имеющие признаки *D. costata* из Карахтинского и Солзинского местонахождений (где отсутствуют особи *D. costata* среднего и крупного размера) ранее нами были отнесены к *D. tenuis* (Zakrevskaya, Ivantsov, 2017a). В текущем исследовании они условно относятся к *D. costata*, из-за чего интервал стратиграфического распространения вида оказывается искусственно увеличенным (пунктирный отрезок на рис. 5). И также здесь, как и ранее (Ivantsov, Zakrevskaya, 2022) принадлежащими к *D. costata* считаются все маленькие экземпляры из Зимнегорского

местонахождения, где распространены оба вида. Остальные проартикуляты Беломорья принадлежат к 14 родам и 14 видам: *Andiva ivantsovi*, *Archaeaspinus fedonkini*, *Armillifera parva*, *Cephalonega stepanovi*, *Cyanorus singularis*, *Ivovicia rugulosa*, *Karakhtia nessovi*, *Lossinia lissetskii*, *Ovatoscutum concentricum*, *Paravendia janae*, *Spriggina?* sp., *Tamga hamulifera*, *Vendia rachiata*, *V. sokolovi*, *Yorgia waggoneri*.

Самые древние известные проартикуляты мира происходят из Юго-Восточного Беломорья, где остатки двух форм – *D. cf. menneri* и не описанного пока представителя цефалозой – встречены в захоронении L2(XII), расположенном в основании обнаженной части разреза лямичских слоев (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a), минимум на 50 метров ниже датированного 557,3 млн. лет уровня (Grazhdankin, 2004; Yang et al., 2021). В сюзьминских слоях встречены *Archaeaspinus fedonkini*, *Armillifera parva*, *Cephalonega stepanovi*, *Cyanorus singularis*, *Dickinsonia menneri*, *D. tenuis*, *Karakhtia nessovi*, *Ovatoscutum concentricum*, *Tamga hamulifera* и *Vendia rachiata* (рис. 5). Максимум разнообразия проартикулятов (15-16 видов) приходится на кровлю сюзьминских слоев (в Зимнегорском разрезе), зимнегорские и основание ергинских слоев. В более высокой части ергинских слоев разнообразие резко сокращается. В самом позднем захоронении Z4(XIV) найдены остатки лишь 5 видов (*Armillifera parva*, *Dickinsonia tenuis*, *D. costata*, *D. lissa*, *Ovatoscutum concentricum*). И уже в средней части ергинских слоев проартикуляты исчезают вместе с другими макрофаунистическими остатками.

Способы сохранения остатков				Отпечатки, слепки на плоскости напластования за счет ускоренной цементации осадка (или замедленного разложения органического вещества)
Способы захоронения тел	Мунификация	Минеральные псевдоморфозы по органическому веществу	Минеральные инкрустации	
На месте обитания под покровом вулканогенного осадка	—	—	—	Концепши
На месте обитания под покровом осадка с песчано-алевритовой размерностью зерен	Флиндерско-беломорский			
Перенос тел большого удельного веса с последующим захоронением в грубозернистых осадках	—	Намский	Юдомский	—
На месте обитания или с переносом в тонкозернистых осадках	Балтийский		—	—

Рис. 12. Классификация стилей сохранности докембрийских «телесных» макроископаемых (Иванцов, и др., 2017; Иванцов, Закревская, 2018б).

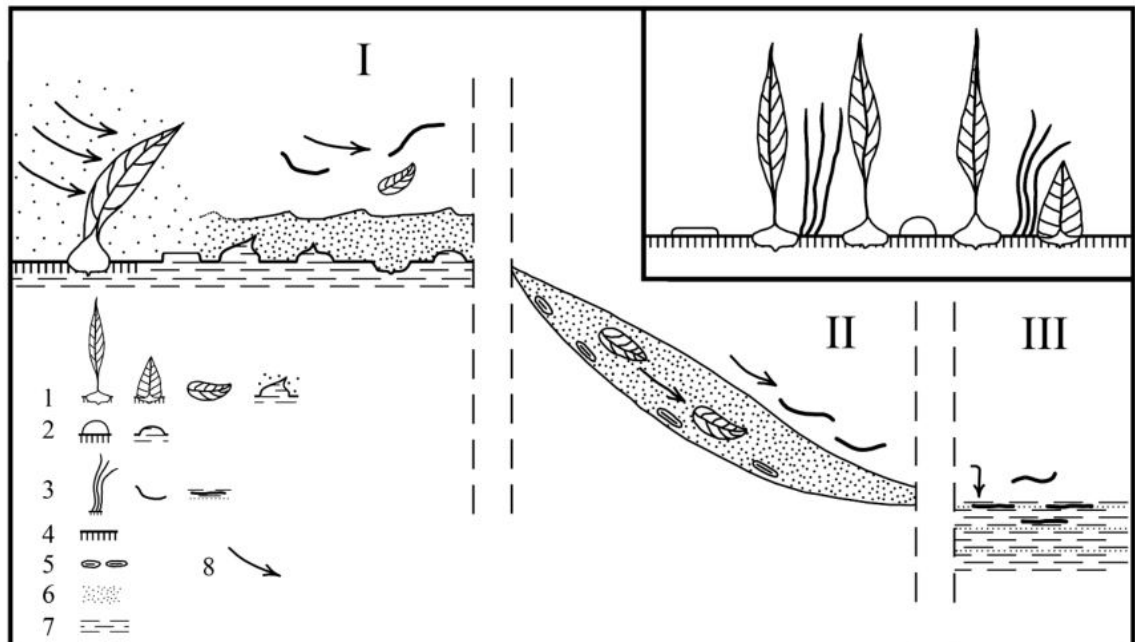


Рис. 13. Способы захоронения тел докембрийских макроорганизмов при различных стилях сохранности: I – флиндерско-беломорском, II – намском, III – балтийском; во врезке сверху – исходное сообщество бентосных макроорганизмов, обитающее на микробном мате. Условные обозначения: 1-3 –

организмы и их ископаемые остатки (1 – врастающие в микробный мат, 2 – закрепленные на верхней поверхности мата, в том числе временно, 3 – слабо закрепленные и свободно лежащие), 4 – микробный мат, 5 – глинисто-алевритовые окатыши, 6 – песок и песчаник, 7 – глина и аргиллит, 8 – направление перемещения взвешенных частиц осадка и фрагментов тел (Ivantsov, 2018; Иванцов, Закревская, 2018б).

### *Особенности тафономии проартикулят Юго-Восточного Беломорья*

Большинство из задокументированных захоронений макрофоссилий Юго-Восточного Беломорья приурочено к подошвам слоев и линз будинажа мелкозернистых песчаников, подстилаемых аргиллитами или, значительно реже, алевролитами (рис. 7-10). Эти захоронения образовались в результате катастрофического засыпания песчаным осадком участков древнего дна со всеми его обитателями в положении *in situ* (флиндерско-беломорский стиль сохранности, табл. III, фиг. 2, 3) (Grazhdankin, Ivantsov, 1995, 1996; Narbonne, 2005; Иванцов, и др., 2017; Иванцов, Закревская, 2018б). Лишь в единичных случаях в Беломорье ископаемые остатки располагаются внутри веретеновидных линз песчаника (Иванцов, Гражданкин, 1997; Ivantsov, Fedonkin, 2002; Fedonkin, Ivantsov, 2007; Иванцов, 2017; Иванцов и др., 2018а). Такие захоронения интерпретируются как результат переноса и перезахоронения тел и их фрагментов внутри песчаного заполнения палеопромоин (намский стиль) (Narbonne, 2005; Иванцов, Закревская, 2018б, 2019а) (рис. 12, 13; табл. III, фиг. 7).

Ископаемые остатки беломорских проартикулят встречаются в флиндерско-беломорских захоронениях, где они представлены:

- отпечатками и слепками верхней и нижней сторон тела в различных стадиях компрессии и разложения, расположенными на подошвах слоев и линз песчаников (часто подчеркнутыми примазкой органического вещества коричневого цвета) и их естественными противоотпечатками на кровле подстилающих аргиллитов/алевролитов (табл. III, фиг. 2, 3);

- комбинированными остатками, состоящими из отпечатка тела и следов жизненной активности (табл. XI, фиг. 1-4; табл. XIII, фиг. 1-4);

- объемными слепками и минеральными псевдоморфозами внутренних структур (табл. XXI, фиг. 5, 6).



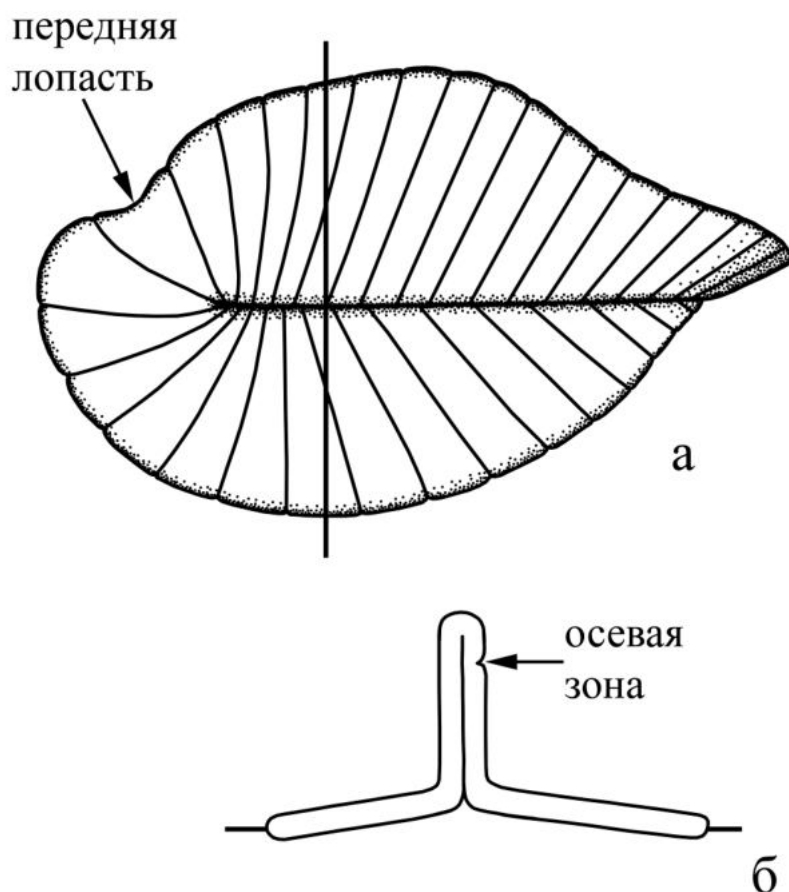


Рис. 14. Реконструкция положения тела дикинсонии на момент фоссилизации (по частично втянутому в перекрывающий осадок экземпляру ПИН, №3993/9918, изображенному на табл. IV, фиг. 6, 7): а – вид с подошвы несущего слоя, б – поперечное сечение по показанной на «а» линии (al – передняя лопасть, az – осевая зона) (Ivantsov, Zakrevskaya, 2022).

В типичных намских захоронениях остатки проартикулят отсутствуют; возможное исключение составляют утерянные отпечатки из песчаных линз Ярнемского местонахождения, определенные как *Dickinsonia* sp. (Чистяков и др., 1984; Иванцов, Закревская, 2018а, 2019а). Вариантом флиндерско-беломорской сохранности могут служить пиритовые псевдоморфозы по телам дикинсоний и ергии, частично или полностью затянутым в песчаный осадок в результате механического отрыва или самостоятельного внедрения спасавшихся от погребения индивидов (рис. 14) (табл. IV, фиг. 4-7) (Evans et al., 2015; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a).

Благодаря тому, что вендские отложения Беломорья практически не претерпели вторичных изменений, на отпечатках проартикулят могут присутствовать остатки веществ, некогда составлявших тела этих организмов (табл. III, фиг. 2; табл. IV, фиг. 3; табл. XV, XVI, XVII; табл. XVIII, фиг. 3) (Иванцов, 2011а, в; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021а, 2022, 2023).

Степень их изменения невелика, что позволяет выделять значимые органические молекулы (Bobrovskiy et al., 2018b).

В процессе захоронения тела дикинсоний могли быть скрученными, смятыми, затянутыми в осадок с плоскости напластования, разорванными, растянутыми или сжатыми (Evans et al., 2019b). Например, крупные экземпляры *D. costata* могут быть сжаты так, что ширина тела становится больше его длины или частично подняты в перекрывающий осадок. Это может объясняться стрессовым сжатием организма и заворачиванием краевых участков тела потоком при захоронении (Evans et al., 2015) или быть следствием попыток животного выбраться из-под слоя засыпавшего его осадка, несколько более результативных у крупных особей (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a). Более того, перечень видов деформаций можно продолжить. В захоронениях Z1(I) и Z11(XXII) часто встречаются экземпляры *D. costata*, сложенные вдоль продольной оси и в месте сложения высоко втянутые в толщу несущего слоя (табл. IV, фиг. 6, 7). Фото похожего по сохранности экземпляра, происходящего из захоронения Z1(I), приведено Е. Дзиков (Dzik, 2003, fig. 5). Преобразование широкого плоского тела дикинсонии в изображенную (рис. 14) трех-лопастную ископаемую фигуру с задранном вертикально задним концом легче всего объяснить воздействием флюидов, исходящих из уплотняющегося осадка. Поднимающиеся вверх жидкие и газообразные продукты уплотнения, а также разложения захороненных органических материалов, неминуемо должны были скапливаться под горизонтально расположенным телом дикинсонии, создавая тем самым избыточное давление под его центральной областью. В каких-то случаях флюиды могли увлекать за собой в перекрывающий осадок и само тело дикинсонии, а затем разгружаться через продольную складку на его более тонком заднем конце (Ivantsov, Zakrevskaya, 2022).

Пиритизация иногда наблюдается на отпечатках проартикулят в областях глубоких складок. Однако в целом процесс формирования беломорских отпечатков, лежащих на плоскостях напластования, не показывает связи с каким-либо видом вторичной минерализации. Но он может быть объяснен резкой разницей в реологических свойствах перекрывшего тело песчаного осадка и подстилавших его микробного мата и глинистого грунта (Bobrovskiy et al., 2019). В отличие от отпечатков на подошве несущего слоя, органическое вещество тел проартикулят или их фрагментов, тем или иным способом попавших внутрь слоя, всегда бывает замещено микрозернистым пиритом или гидроокислами железа (табл. IV, фиг. 7). Это характерно и для других беломорских ископаемых таксонов, например, для вертикально ориентированных в песчанике стеблей и крон чарниодискуса (Иванцов, 2016а).

Дистальные концы изомеров на отпечатках дикинсоний, оставленных телами, которые испытали вертикальное сжатие под грузом осадка, имеют полукруглое очертание. Границы между ними имеют вид узких врезок. Часто изомеры слегка налегают один на другой. Это обуславливает некоторую извилистость линии края отпечатка, а изменчивый рельеф несущей поверхности придает ей дополнительную неровность. Края некоторых отпечатков могут выглядеть слегка нечеткими, словно бы размытыми, что соответствует, вероятно, большей степени разложения тела на момент fossilization (Ivantsov, Zakrevskaya, 2022).

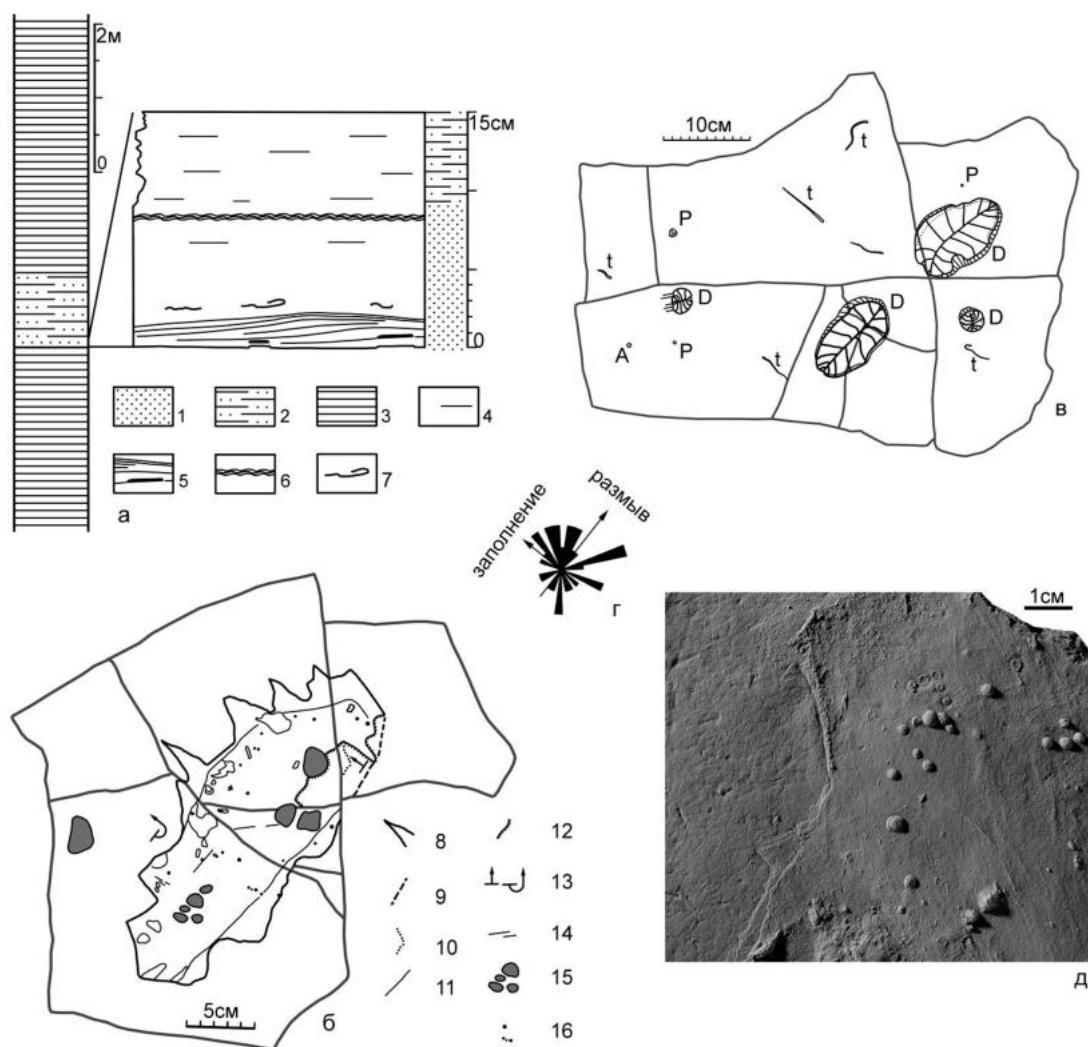


Рис. 15. Ляницкое местонахождение, продуктивный слой захоронения L2(XII) на участке с максимальной мощностью: а – положение слоя в разрезе нижней части ляницкой свиты и его литологические особенности; б – схематическая зарисовка одной из промоин; в – схематическая зарисовка участка поверхности, показывающая расположение ископаемых; г – роз-диаграмма, показывающая ориентацию передних концов 30 экземпляров дикинсоний

относительно направлений размыва и заполнения промоин; д – фрагмент слепка промоины со штрихами волочения и слепками мелких колоний *Beltanelliformis brunsaе*. Условные обозначения: 1 – песчаник, 2 – алевролит, 3 – аргиллит, 4 – параллельная отдельность, 5 – косая слоистость и аргиллитовые окатыши, 6 – несколько уровней знаков ряби, 7 – переотложенные фрагменты микробных матов, 8 – край мата, видимый на поверхности напластования, 9 – внешний край сбитого участка слепка промоины, 10 – край поднятого в осадок участка микробного мата, 11 – центральная область промоины, 12 – внутренний край сбитого участка слепка промоины, 13 – нормальное и завернутое положение участков микробного мата, 14 – слепки борозд волочения, 15 – депрессии под аргиллитовыми окатышами, 16 – слепки колоний *Beltanelliformis brunsaе*; буквами обозначены: А – *Aspidella terranovica*, D – *Dickinsonia cf. menneri*, P – *Parvancorina minchami*, U – неопределенные остатки макроводорослей (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a).

Замечательной особенностью захоронения L2(XII) являются депрессии от глинистых окатышей, видимые на подошве продуктивного слоя (рис. 15 б). Сами окатыши (в настоящее время это линзы аргиллита) залегают внутри слоя на небольшом расстоянии от его подошвы. Депрессии образовались в ходе обезвоживания и контракции окатышей. При этом сокращение объема сопровождалось подъемом вверх преимущественно нижней поверхности окатыша (Bobrovskiy et al., 2019). Можно думать, что явление подъема было ответственно и за необычно большую глубину отпечатков мягких тел эдиакарских организмов. Движение вверх, против силы тяжести, можно объяснить «всплыванием» относительно менее плотных сравнительно с песчаным осадком органических материалов (тела дикинсонии и массы расположенного под ним микробного мата) (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a).

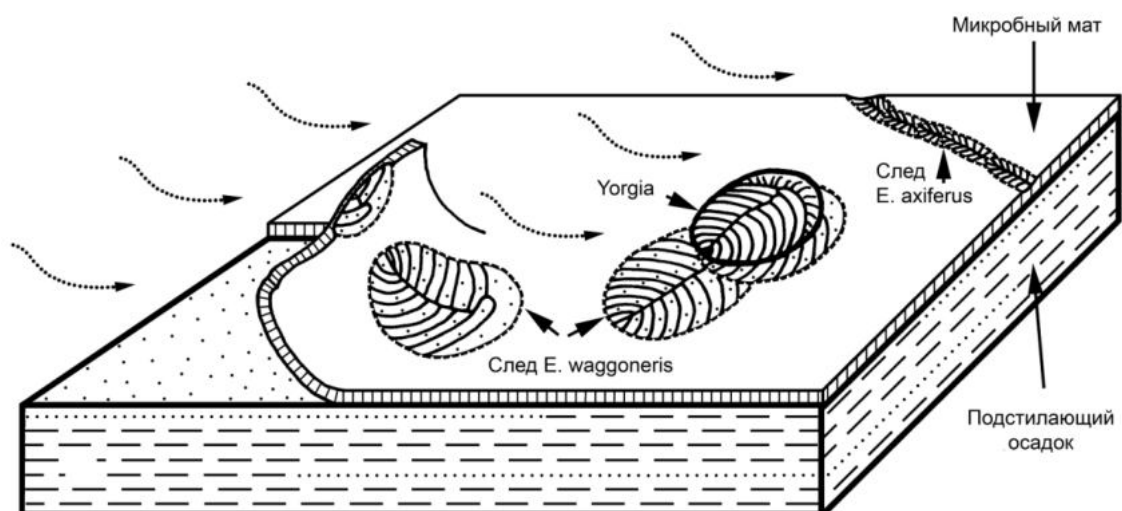


Рис. 16. Зимнегорское местонахождение, захоронение Z2(III); блок-диаграмма, показывающая взаимоотношение осадка, микробного мата, следов проартикулянт и организма-слеодообразователя в начале тафономического события (Иванцов, 2011б).

На то, что TOS, на которых обитали проартикулянты, представляли собой достаточно плотные покровы, указывают особенности их контакта с эрозионными структурами. В захоронении Z2(III) Зимнегорского местонахождения на границах участков, несущих TOS и участков, подвергнувшихся эрозии, края TOS завернуты вверх подобно краям ковра и подняты в несущий слой песчаника, где формируют поверхности отдельности (Иванцов, 2011б, 2013а). Вместе с ними оказываются поднятыми и следы питания проартикулянт. Это означает, что следы данного типа были внедрены в самую структуру мата, но не прорывали его насквозь (рис. 16). Сила потока при формировании ряда беломорских захоронений была значительной, достаточной для срыва кусков микробного мата площадью в десятки квадратных метров, для образования промоин и перемещения крупных глинистых окатышей. Однако дикинсонии вместе с рядом других организмов оставались на поверхности мата. Такое сопротивление переносу вряд ли возможно для свободно лежащих на дне органических тел, плотность которых приближается к плотности воды (Schopf, Baumiller, 1998; Retallack, 2007). Характерно распределение крупных объектов в слое, содержащем захоронение L2(XII) Лямецкого местонахождения (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a). Внизу, на подошве слоя, располагаются отпечатки мягкотелых организмов, выше над ними – глинистые окатыши (исходная плотность которых, очевидно, была выше, чем у органических тел), а еще выше – переотложенные фрагменты микробного мата (плотность вещества которого, вероятно, была того же порядка, что и у организмов) (рис. 15 а). Окатыши и куски микробного мата занимают положение, соответствующее разнице в их плотности, тогда как отпечатки находятся там, где можно ожидать встретить кварцевые гальки, но не тела бесскелетных организмов. Сопротивление дикинсоний и других проартикулянт переносу и подъему вверх в потоке взвеси объясняется прикрепленностью этих организмов к субстрату во время тафономического события (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a).

### Глава 3. Следы жизненной активности проартикулят

#### *Комбинированные эдиакарские ископаемые*

Подвижность – способность к активному перемещению в пространстве целого организма или его частей – одно из фундаментальных свойств животных. В ископаемой летописи это свойство фиксируется в той мере, в какой организмы были способны нарушать естественную текстуру поверхностей напластования и слоистость осадков. Похожие на следы седиментологические структуры известны уже из палеопротерозоя (Albani et al., 2014), но бесспорные следы движения появляются только в позднем эдиакарии (Mangano, Buatois, 2020). Помимо следовых дорожек, в отложениях этого времени находят комбинированные ископаемые, состоящие не только из следа, но и остатка тела существа, его сформировавшего. Такие находки прямо указывают на способность определенного вымершего организма к движению, а также дают основания для обоснованных суждений о его анатомии, функциональной морфологии и поведении. Что в особенности важно для понимания природы своеобразных эдиакарских организмов.

Впервые комбинированные эдиакарские (вендские) ископаемые были обнаружены автором в 1996 г. при проводившихся тогда площадных раскопках захоронения Z2(III) Зимнегорского местонахождения. Через 5 лет их образование было определено как связанное с жизненной активностью животных (Иванцов, 2001б; Иванцов, Федонкин, 2001; Ivantsov, Fedonkin, 2001a, b; Иванцов, Малаховская, 2002; Fedonkin, 2003). Правда, следы из комбинированных ископаемых были известны задолго до этого, но, изолированные, они интерпретировались как телесные остатки. Так, отпечатком тела считал одиночный след питания *Dickinsonia costata* Р. Спригг (Sprigg, 1949, pl. XX. fig. 1); остатками необычно быстро сгнивших тел поначалу интерпретировал следы *Yorgia* и автор (Иванцов, 1996, 1999). Веера следов питания кимбереллы М. Глесснер счел пучками прямых спикул губок (Gehling, Rigby, 1996). И даже в последующем, при понимании слепков парных царапин на субстрате как следов, их связь с кимбереллой не могла быть установлена (Gehling, 1991; Jenkins, 1992) или предполагалась (Seilacher, 1999; Seilacher et al., 2003), но была недоказуема.

Комбинированные ископаемые остатки, состоящие из тела и следов жизненной активности были выявлены у нескольких групп позднеэдиакарских макроорганизмов севера Европейской России и юга Австралии: моллюскоподобной *Kimberella quadrata* (табл. X, фиг. 1-7), представителя трилобозой *Tribrachidium heraldicum* (табл. X, фиг. 8-11), и в особенности, для проартикулят – *Yorgia waggoneri* (табл. XI, фиг. 1-4) и трех видов рода *Dickinsonia* (табл. XII, фиг. 1-7; табл. XIII, фиг. 1-4) (Иванцов, 2001б, 2009, 2010б, 2011б, 2013а; Иванцов, Федонкин, 2001; Иванцов, Малаховская, 2002; Fedonkin, 2003; Fedonkin et al., 2007а, b; Gehling et al., 2005, 2014; Sperling, Winter, 2010; Evans et al., 2019а; Ivantsov et al.,

2019a; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a). Кроме этого, со следами *Helminthoidichnites* связывается гипотетический билатеральный, обладающий целомом и сквозным кишечником, организм *Ikaria wariootia* из южно-австралийской Нильпены (Gehling, Droser, 2018; Evans et al., 2020). Также как комбинированные описываются трехлопастные сегментированные макрофоссилии *Yilingia spiciformis* из свиты Dengying Южного Китая (Chen et al., 2019). Следует отметить, что интерпретация простых овальных депрессий предполагаемого тела *Ikaria* кажется неоправданно смелой, и даже доказать действительную связь этих отдельно лежащих депрессий с находящимися неподалеку следами *Helminthoidichnites* нельзя. Относительно *Yilingia* есть наблюдение, что ее «следовая» часть более похожа на плохо сохранившийся отпечаток тела (Mangano, Vuatois, 2020). В отложениях свиты Mistaken Point острова Ньюфаундленд найдены наиболее древние, возрастом около 565 млн. лет, комбинированные ископаемые, состоящие из похожих на следы горизонтальных и вертикальных структур и округлых прикрепительных дисков рода *Aspidella* (Menon et al., 2013; Vuatois, Mangano, 2016; Mangano, Vuatois, 2020). Однако это морфологически наиболее простые разновидности *Aspidella*, связать которые с каким-то определенным таксоном эдиакарских организмов невозможно.

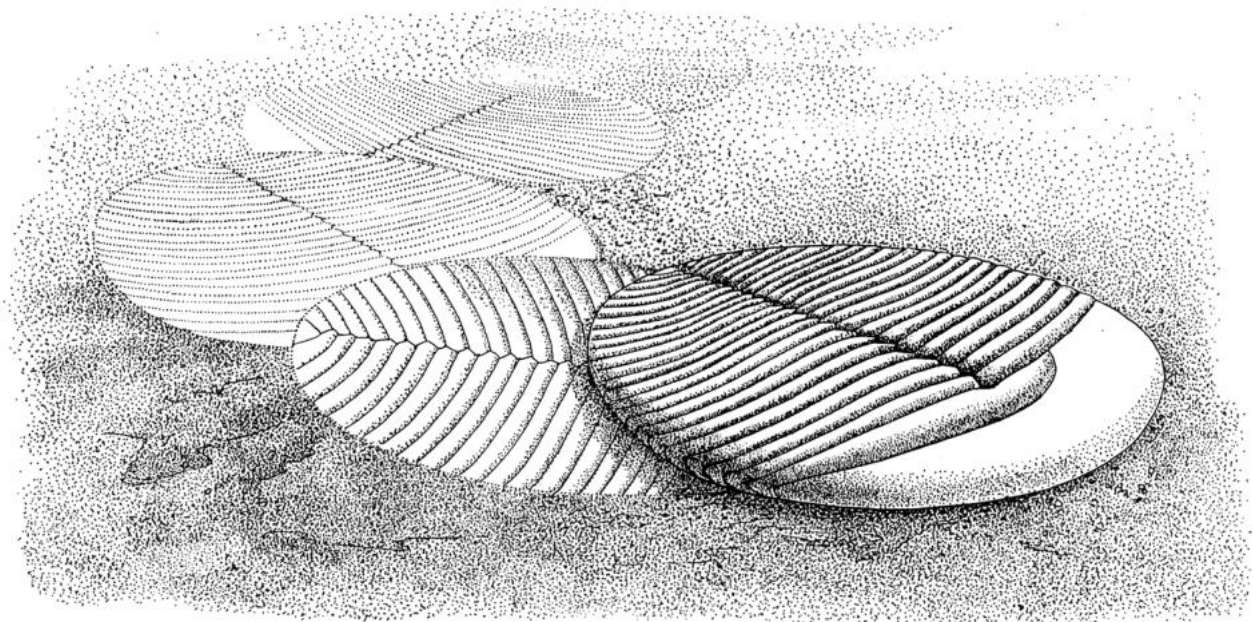


Рис. 17. Реконструкции эдиакарских животных со следами питания: *Yorgia waggoneri* (идея автора, рисунок А.А. Бесединой (Fedonkin, 2003; Иванцов, 2011б)).

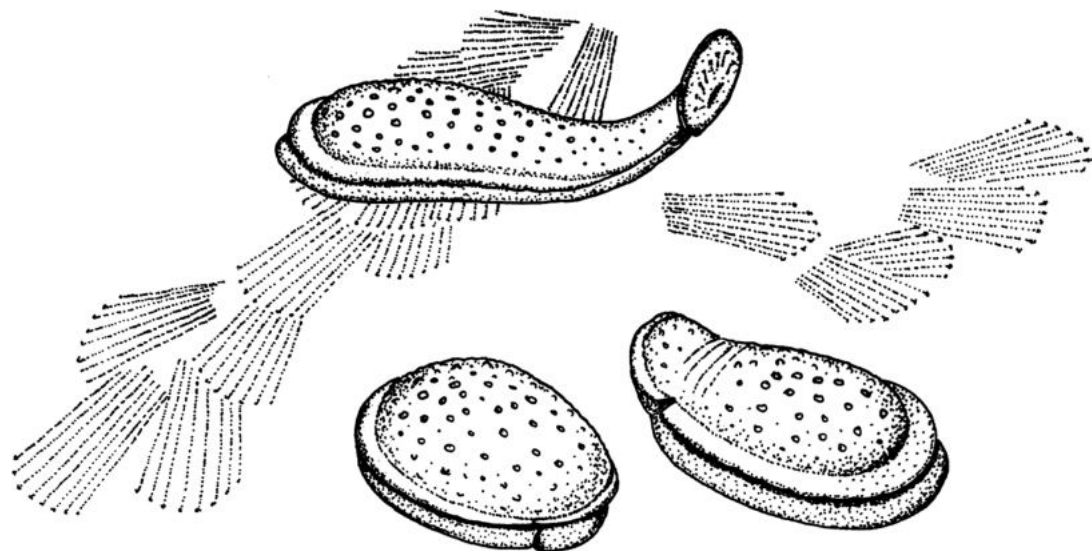
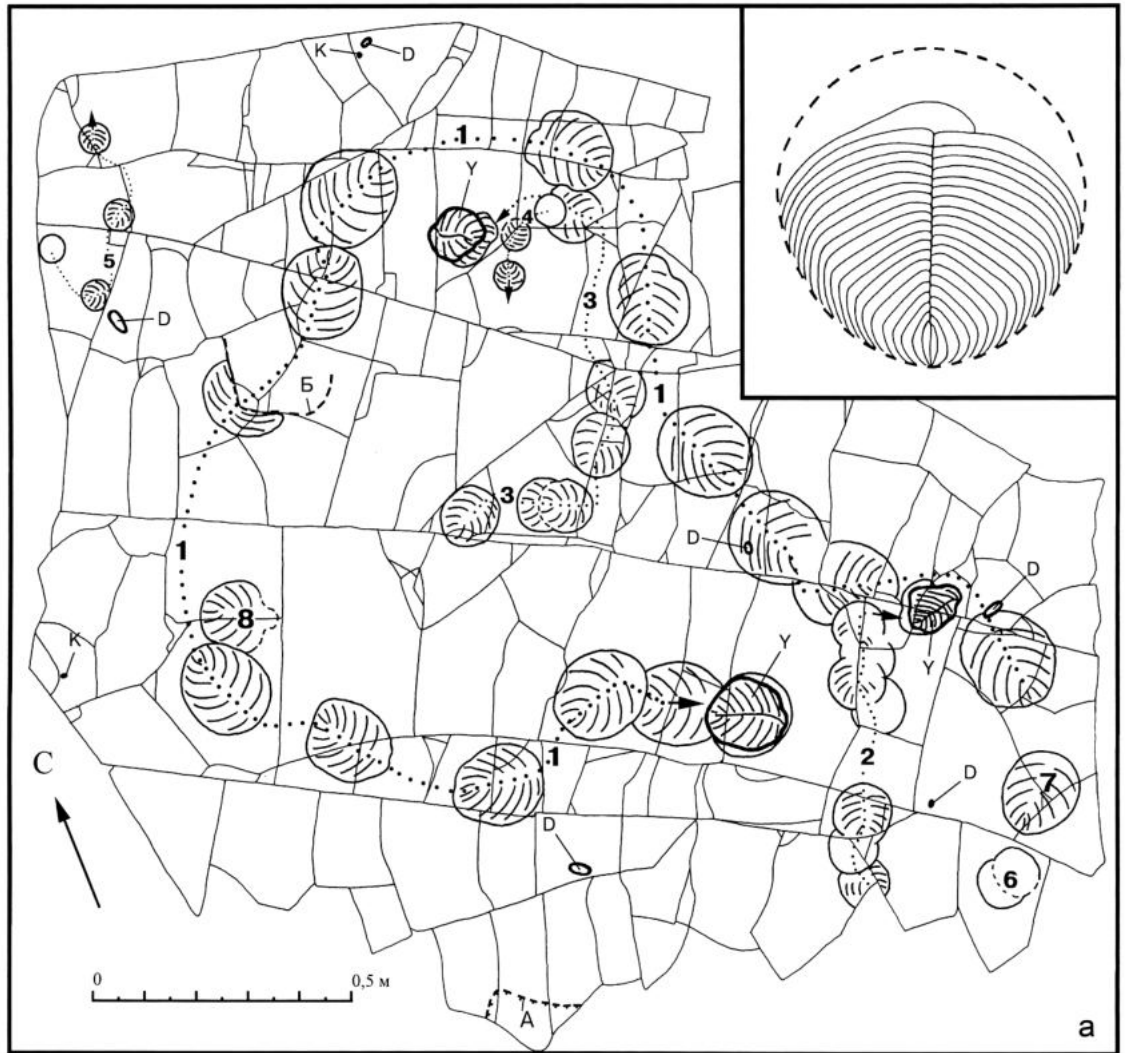


Рис. 18. Реконструкции эдиакарских животных со следами питания: *Kimberella quadrata* (Иванцов, 2013а).

Самые ранние комбинированные остатки дикинсоний происходят из Юго-Восточного Беломорья, где они начинают попадаться с основания охарактеризованной макробиотой части разреза (табл. XIII-XVIII) (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a), располагающегося ниже датированного 557 млн. лет уровня. Многочисленные в Беломорье кимбереллы существенно моложе (Bobrovskiy et al., 2018b). Более молодыми являются *Yilingia* (551–539 млн. лет, Chen et al., 2019), и также, по-видимому, *Ikaria*. Место в Нильпене, откуда происходят комбинированные ископаемые *Ikaria* (Evans et al., 2020), содержит продвинутый комплекс макрофоссилий, включающий *Dickinsonia costata*, *Parvancorina minchami*, *Tribrachidium heraldicum* (Droser et al., 2019), виды, в Беломорском регионе входящие в комплексы, венчающие последовательность эдиакарских ориктоценозов. Таким образом, дикинсонии представляются древнейшими из известных в настоящее время животных, подвижность которых подтверждается ископаемыми остатками (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023). В большинстве известных комбинированных отпечатков эдиакарских макроорганизмов следы жизненной активности интерпретируются как следы питания (рис. 17, 18) (Иванцов, Малаховская, 2002; Fedonkin, 2003; Gehling et al., 2005, 2014; Fedonkin et al., 2007c; Иванцов, 2009, 2010а, б, 2011б, 2013а; Sperling, Winter, 2010; Evans et al., 2019а).





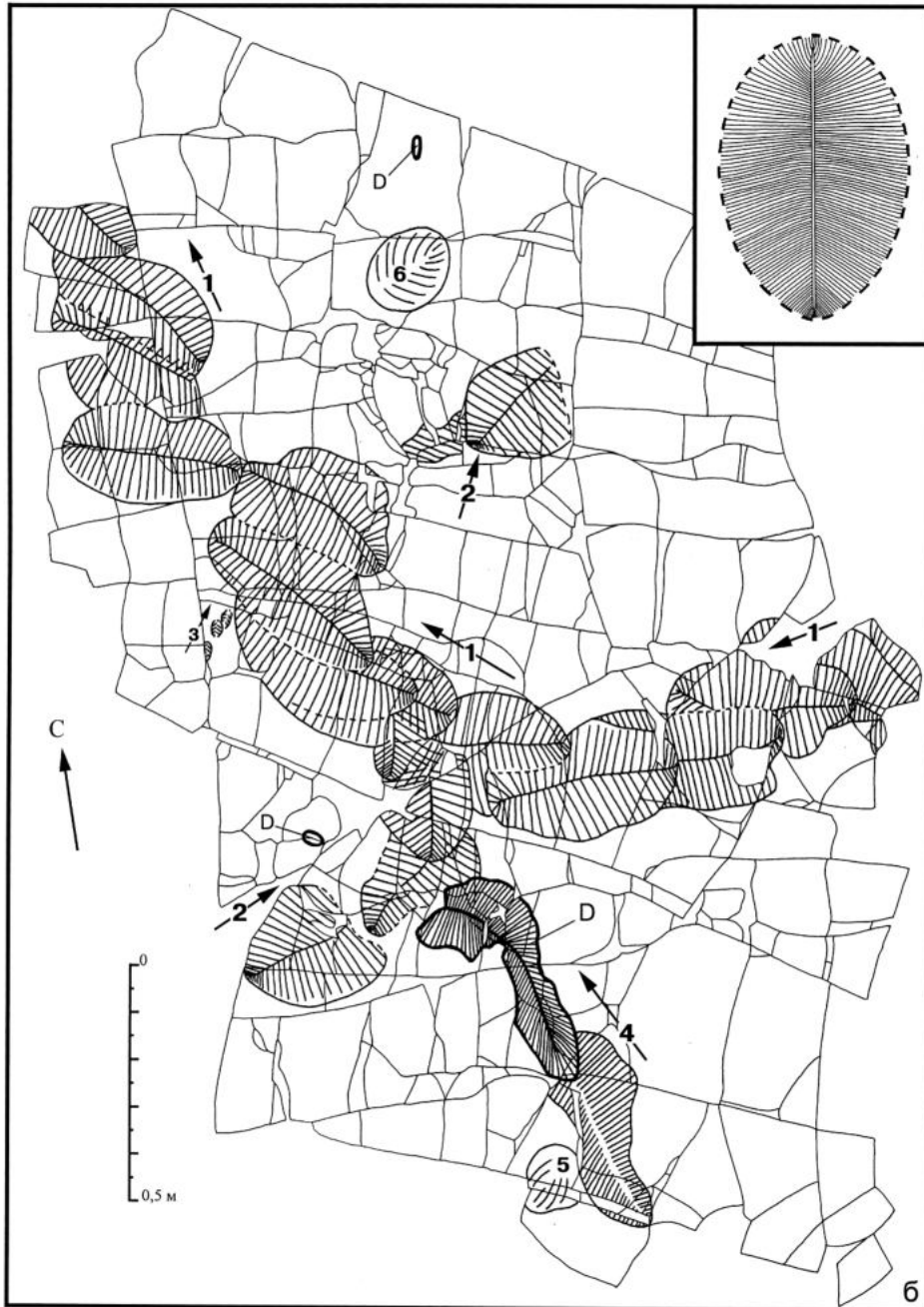


Рис. 19. Фрагменты поверхности скопления Z2(III) со следами питания и отпечатками тел проартикулянт, стрелками показано направление перемещения животных: а – прорисовка по экспонату Архангельского краеведческого музея АКМ, № 44-686 КП (1-8 – следовые цепочки и отдельные платформы *Eriβαion waggoneris*; на концах трех цепочек сохранились отпечатки тел следообразователей *Yorgia waggoneri* (Y); рядом присутствуют отпечатки других животных: *Dickinsonia cf tenuis* (D) и *Kimberella quadrata* (K)); б – прорисовка по экспонату Палеонтологического музея им. Ю.А. Орлова (1-3 – следовые цепочки *Eriβαion axiferus*, 4 – след *D. tenuis*; 5, 6 – отдельные следовые платформы *E. waggoneris*; D – отпечатки тел *D. tenuis* и *Dickinsonia cf. tenuis*) (Иванцов, Малаховская, 2002).

*Следы питания проартикулят (ергии и дикинсоний)*

Следы питания проартикулят представлены естественными слепками вентральной стороны тела животного, и располагаются на подошвах слоев. В типичном случае они состоят из группы элементарных слепков, так называемых следовых платформ (табл. XI, фиг. 1-4). Но нередко встречаются и изолированные платформы. При достаточно большой площади вскрытой поверхности видно, что большинство следовых платформ группируется в вереницы или прерывистые цепочки, иногда состоящие из множества отпечатков и имеющие значительную длину (рис. 19). В таких группах размер следовых платформ одинаков и неизменен на протяжении любого из наблюдавшихся фрагментов. Бугристая текстура TOS в пределах следовой платформы исчезает, сменяясь гладким и почти плоским слепком вентральной стороны тела проартикуляты с тонкими бороздами, оставленными разграничивающими метаизомеры зонами. В отличие от отпечатков тел, имеющих негативный, высокоамплитудный рельеф, следы выражены в позитивном и довольно низком рельефе. Другой характерной особенностью следовой платформы является отсутствие резкой границы с окружающей TOS по всему контуру или на его отдельных участках (табл. XI, фиг. 4, правые края следовых платформ; табл. XII, фиг. 1, 3, 4, 6). Нередко отпечатывается только центральная (вокруг продольной оси) или задняя области тела. Передняя же область никогда не образует отдельного слепка. Третьей особенностью является частое пересечение одних следов другими. При наложении нескольких следовых платформ друг на друга всегда лучше выражена последняя из них по времени образования. Обычно она полностью стирает предыдущую, но иногда на месте наложения сохраняется рельеф обеих платформ, и тогда перекрестное расположение структур дает четкий сетчатый рисунок (табл. XII, фиг. 4). В противоположность следам, «телесные» отпечатки вендских организмов, из числа захороненных на TOS, крайне редко встречаются наложенными друг на друга. Характерной чертой следов питания является полное отсутствие признаков движения тела вдоль поверхности субстрата: слепки похожи на аккуратно выполненные оттиски с телом в качестве штампа. Следовая платформа образована животным, разрушившим каким-то способом верхний слой субстрата своего обитания – микробного мата. Распластавшись по поверхности TOS, проартикулята «вытравливала» мат на небольшую глубину, а затем перемещалась на новое место (рис. 17, 19). При этом дезинтеграции подвергались только верхние слои мата, отчего он не терял упругости и сохранял следы даже при разрыве и перемещении в осадке (рис. 16).

В настоящее время признано, что микробный мат являлся объектом питания для некоторых проартикулят, в частности для дикинсоний и ергии (например, Evans et al., 2019a).

Эта гипотеза впервые была предложена автором (Иванцов, Малаховская, 2002; Иванцов, 2006б, 2008, 2010б, 2011б, 2013а; Ivantsov, 2004, 2008). В свое время она была революционной, поскольку впервые давала четкие доказательства животной природы ряда эдиакарских организмов и позволяла прямо изучать особенности их поведения и пищевые предпочтения. Альтернативные объяснения, например, что следовые платформы образовались вследствие пассивного переноса мертвых тел с чередой касаний им грунта (Dzik, Ivantsov, 1999) или разложения особых групп (ведьминых колец) грибоподобных организмов (Retallack, 2007) не получили дальнейшей поддержки. Е. Дзик предположил, что ергии, оставаясь на одном месте длительное время, затеняли и сдерживали рост мата (Dzik, 2003). По гипотезе Д. Гелинга, угнетая мат, дикинсонии вызывали отмирание его верхнего слоя, а затем всасывали своей вентральной поверхностью продукты разложения. В качестве косвенного свидетельства длительности этого процесса указывалось ухудшение сохранности первого по времени образования отпечатка в каждой группе следовых платформ *D. costata*, наблюдаемое на австралийском материале (Gehling et al., 2005). Плохая сохранность некоторых следовых платформ интерпретировалась нами как следствие регенерации уничтоженного проартикулятой верхнего слоя мата (Иванцов, Малаховская, 2002). Однако на больших фрагментах следовых цепочек в скоплении Z2(III) (рис. 19), даже самых длинных, регенерация не наблюдается. Это означает, что как питание, так и перемещение вдоль дна этих животных могло происходить достаточно быстро. Кроме того, тенденция образовывать сокращенные платформы, соответствующие только центральной и задней части тела без участия краев и переднего конца, противоречит гипотезе долгого спокойного лежания на одном месте. Составляющие след питания бороздки и гребни обычно очень четкие, даже если изомеры тела животного были узкими. При наложении этих следов друг на друга четкость их выражения не уменьшается, в результате чего создается сетчатый рисунок. Подобное было бы невозможно при образовании следа за счет раствора пищеварительных ферментов, если бы животное выделяло их во внешнюю среду, а затем поглощало питательные вещества брюшной подошвой (гипотеза Sperling, Vinther, 2010). На поверхности следов ергии иногда присутствует тонкая V-образная штриховка (табл. XII, фиг. 2). Предположено, что вентральная сторона тела проартикулят была покрыта ресничками, захватывавшими и перемещавшими частицы пищевого субстрата (Иванцов, 2006б, 2008). У ергии эти реснички, возможно, образовывали агрегаты, результатом действия которых и стала отмеченная штриховка (Иванцов, 2006б, 2008, 2011б, 2013а; Ivantsov, 2004, 2008). Судя по ориентировке штрихов, гипотетические реснички двигались от оси изомера в сторону его ближайших краев; половина – к его переднему краю, половина – к заднему. Кажется наиболее вероятным предположение о механическом способе образования следа

проартикуляты – путем расчесывания верхнего слоя микробного мата ресничками (Ivantsov, 2004, 2008; Иванцов, 2006б, 2008, 2011б, 2013а), или за счет фагоцитоза клетками нижней стороны тела. Фагоцитозом легче объяснить состав реликтового органического вещества, сохранившегося на отпечатках беломорских дикинсоний (Bobrovskiy et al., 2018b; Runnegar, 2021). Тем не менее, ресничное расчесывание с перемещением добытых частиц в специальные пищевборные/пищеварительные полости (Иванцов, Малаховская, 2002; Иванцов, 2008, 2011б, 2013а) лучше согласуется с наличием вентральных карманов. Объединяющее предположение состоит в том, что фагоцитоз происходил именно внутри вентральных карманов. Следы направленного движения и расчищенные от наилка площадки временного прикрепления также более адекватно могут быть объяснены как результат воздействия на субстрат слизистых выделений поверхности тела и ресничных движений (Ivantsov et al., 2019а; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021а). Таким образом, можно реконструировать наличие у проартикулят покровного эпителия, способного выделять слизь и несшего, по крайней мере, на вентральной стороне тела реснички (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023).

Следы питания дают мало информации о способе и характере передвижения проартикуляты, поскольку TOS зафиксировала лишь результат глубокого воздействия на нее, разрушившего структуру верхних слоев мата. Во время акта питания животное оставалось на месте, а потому какие-либо знаки скольжения вдоль субстрата или отталкивания от него на следовой платформе отсутствуют (Иванцов, Малаховская, 2002; Иванцов, 2006б, 2008, 2010б, 2011б, 2013а; Ivantsov, 2004, 2008; Brasie, Antcliffe, 2008). И хотя между платформами, то есть от одного места питания к другому, животное, очевидно, перемещалось, но и там признаки движения отсутствуют, поскольку целостность TOS при этом не нарушалась (Иванцов, 2006б, 2008, 2010б, 2011б, 2013а). На то, что движение было направленным, указывает стойкая ориентация отпечатков в цепочках тупым концом (тем, на котором у многих проартикулят располагалась нерасчлененная лопасть) вперед по ходу движения (табл. XI, фиг. 1, 3, 4) (Иванцов, 2001б, 2011б, 2013а; Gehling et al., 2005; Evans et al., 2019а). Локализация скоплений, наличие одиночных платформ, отпечатков тела без следов и групп следов без оставившего их тела, – все это может быть объяснено тем, что животное могло достаточно долго передвигаться, не питаясь, а возможно, подниматься над дном и перемещаться, плавая (Иванцов, 2013а).

В настоящее время известны следы питания, принадлежащие двум родам проартикулят – *Yorgia* и *Dickinsonia*. Эти следы описаны автором под родовым названием *Eribaion* (Иванцов, Малаховская, 2002). В составе ихнорода объединены три вида: *E. costatus* Ivantsov, 2011 (образованный *Dickinsonia costata*), *E. waggoneris* Ivantsov, 2011 (образованный

*Yorgia waggoneri*), *E. axiferus* Ivantsov, 2002 (соотносимый с *D. tenuis* и *D. cf. menneri*) (Иванцов, 2011б, 2013а, Ivantsov, Zakrevskaya, 2021а).

Наилучшим по сохранности следов *Eriβαιον* является локальное скопление отпечатков Z2(III) Зимнегорского местонахождения. Здесь найдено множество следов питания проартикулят, причем один фрагмент следовой цепочки *E. waggoneris* имеет протяженность 4,3 м (при длине тела создавшего его индивида 19 см) (Иванцов, Малаховская, 2002). Также следы *Eriβαιον* найдены в захоронениях Z1(I), Z6(XVI), Z7(XVII), где они являются массовыми остатками, L2(XII) и в осыпи Солзинского местонахождения.

#### *Следы подвижности дикинсоний*

В захоронениях флиндерско-беломорского стиля ископаемые остатки дикинсоний и многочисленных других макроорганизмов сохраняются *in situ* под покровами алевро-песчаных осадков (Grazhdankin, Ivantsov, 1995, 1996; Grazhdankin, 2004; Narbonne, 2005; Droser et al., 2006, 2020; Droser, Gehling, 2015; Иванцов, Закревская, 2018б). Высокая активность среды и небольшая плотность мягкотелых организмов сравнительно с минеральным осадком теоретически должны были приводить к отрыву тел от субстрата, переносу и захоронению их внутри более тонкозернистой части осадочного ритма, что, по-видимому, и происходило с частью сообщества (Иванцов, Закревская, 2018б; Droser et al., 2020). Однако захоронение большинства макрофоссилий протекало здесь строго наоборот, в наиболее грубозернистой части ритма, непосредственно на подошве слоя. Это является свидетельством прикрепленности флиндерско-беломорских макроорганизмов и в том числе дикинсоний к субстрату на момент захоронения (Schopf, Baumiller, 1998; Retallack, 2007; Иванцов, 2011б; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021а).

Четко выраженные следы движения дикинсоний, образованные при перемещении по субстрату, временном прикреплении к нему, сдвиге и заворачивании краев тела, а также побеге с места захоронения были обнаружены лишь совсем недавно в захоронении L2(XII) Лямецкого местонахождения (рис. 9) (Иванцов и др., 2019а, б; Ivantsov et al., 2019а, 2020а, б; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021а). При проведении этого исследования было просмотрено более 200 отпечатков дикинсоний захоронения L2(XII), четверть из которых (64 экз.) представлена индивидами среднего и крупного размера. Разделение на две размерные группы, в данном случае на группу особей небольшой величины с длиной тела от 4,1 до 13,2 мм, и группу средних и крупных особей с длиной от 18,3 до 122 мм, может означать, что в местонахождении присутствует две или более разновозрастные генерации дикинсоний (Zakrevskaya, 2014; Ivantsov et al., 2020б). Описанные следы и структуры более или менее развиты у всех экземпляров среднего и крупного размера; и именно они изучались. Хотя

некоторые из структур, например, алевритовое кольцо, присутствуют и на маленьких экземплярах, но размеры их не позволяют проводить детального исследования.

Таблица 4. Содержание остатков дикинсоний разных размерных групп на пробных площадках захоронения L2(XII).

№ раскопа		1		2		3	
Вскрытая площадь (в м <sup>2</sup> )		5,7		4,9		5,6	
Мощность продуктивного слоя (в см)		3		15-17		15-17	
Количество дикинсоний (концентрация; % от общего количества)	Большие и средние (длина тела от 18,3 до 122 мм)	18 (3,16 экз./м <sup>2</sup> )	4 (0,7 экз./м <sup>2</sup> ; 22,2%)	62 (12,65 экз./м <sup>2</sup> )	11 (2,24 экз./м <sup>2</sup> ; 17,7%)	18 (3,21 экз./м <sup>2</sup> )	10 (1,79 экз./м <sup>2</sup> ; 55,6%)
	Маленькие (длина тела от 4,1 до 13,2 мм)		14 (2,46 экз./м <sup>2</sup> ; 77,8%)		51 (10,41 экз./м <sup>2</sup> ; 82,3%)		8 (1,43 экз./м <sup>2</sup> ; 44,4%)
Следы питания		2 (0,35 экз./м <sup>2</sup> )		0		3 (0,54 экз./м <sup>2</sup> )	
Полностью сформированные следы бегства		2 (0,35 экз./м <sup>2</sup> )		0		0	

Концентрация ископаемых остатков дикинсоний была подсчитана на трех специальных пробных площадках, которыми было вскрыто в совокупности 16,2 м<sup>2</sup> продуктивной поверхности, что составляет лишь около четверти всего исследованного участка. Одна площадка была заложена в секторе с минимальной мощностью несущего отпечатки слоя, и две – в секторе с максимальной мощностью (таблица 4).

У 30 экземпляров дикинсоний из раскопов №2 и №3 удалось приблизительно замерить ориентировку переднего конца тела относительно продольной оси эрозионного вреза, распределение которой оказалось достаточно хаотичным. Причем наблюдались случаи диаметрально противоположного расположения близко соседствующих экземпляров (рис. 15

в). Несмотря на малую выборку и, соответственно, невысокую достоверность, можно предполагать отсутствие определенной ориентировки у отпечатков дикинсоний захоронения L2(XII). Распределение структур по секторам тела было определено на 32 крупных экземплярах дикинсонии.

#### *Длинные борозды деформированных экземпляров*

Данные ископаемые структуры представлены группами борозд различной ширины, тянущимися по поверхности несущего слоя от заднего конца отпечатка дикинсонии (Fig. 3). Часть борозд подходит непосредственно к отпечатку, часть прерывается на некотором расстоянии от него. Борозды могут быть более или менее прямыми или сильно изогнутыми, но при этом они остаются параллельными друг другу (табл. XIII). Общая длина группы борозд близка к длине находящегося рядом отпечатка. Подобных групп борозд, которые располагались бы отдельно от отпечатков тел, мы не наблюдали. Очевидно, что борозды являются отпечатками неких тонких, и достаточно плотных образований, лежавших на поверхности TOS. Способностью формировать отпечатки и в то же время отсутствием остатков материала, который послужил матрицей для этих отпечатков, данные образования схожи с телами макроорганизмов. Это позволяет предположить, что матрица, с которой были сформированы борозды, как и тело, были образованы материалом одного рода – органическим веществом. В описываемом случае таким веществом могла быть выделяемая организмами слизь. Ранее такое предположение было сделано автором по отношению к следам передвижения кимбереллы (Иванцов, 2009, 2010a; Ivantsov, 2010, 2012), а после было распространено на следы трибрахиидума и дикинсонии (Ivantsov et al., 2019a). Достаточную плотность слизи могли придавать включения мелких минеральных частиц, осаждавшихся на начальной стадии тафономического события. Минеральная компонента этой смеси, вероятно, сохранилась до настоящего времени в глубине борозд. Однако ее невозможно отличить от глины из подстилающего слоя, которую трудно удалить с помощью применяемого нами метода отмывки. Изогнутость борозд, наблюдаемая у ряда экземпляров, снимает подозрения в том, что они могли иметь абиогенное происхождение (например, что либо сами тела, либо осадок позади них перемещался вследствие направленного бокового давления). Таким образом, мы интерпретируем борозды как отпечатки групп валиков слизи, оставленных дикинсонией, двигавшейся по поверхности TOS, то есть как своеобразные следы локомоции (рис. 20 а) (Ivantsov et al., 2019a; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a). Поскольку наиболее резко выраженные валики связаны с сильно деформированными особями, предполагается, что они образовывались преимущественно вследствие потери вещества через поврежденные участки тела (Ivantsov et al., 2019a). Однако слабо проявленные эти



структуры могут сопровождать и неповрежденные участки (табл. XV, фиг. 3). Поэтому следует признать, что причина избирательного образования валиков пока остается непонятной.

Тесный контакт с телами и небольшая протяженность следов свидетельствуют о том, что они сформировались непосредственно перед гибелью организмов-следообразователей. По-видимому, их сохранение каким-то образом связано с тафономическим событием, приведшим к образованию захоронения. Можно предположить, что следы локомоции сохранились потому, что создавались во время самого тафономического события, в промежутке между эпизодом размыва (когда из-за частичного вскрытия подстилающего минерального грунта поверхность мата оказалась покрыта тонкой присыпкой алевритовых частиц) и финальным эпизодом захоронения (Ivantsov et al., 2019a; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a).

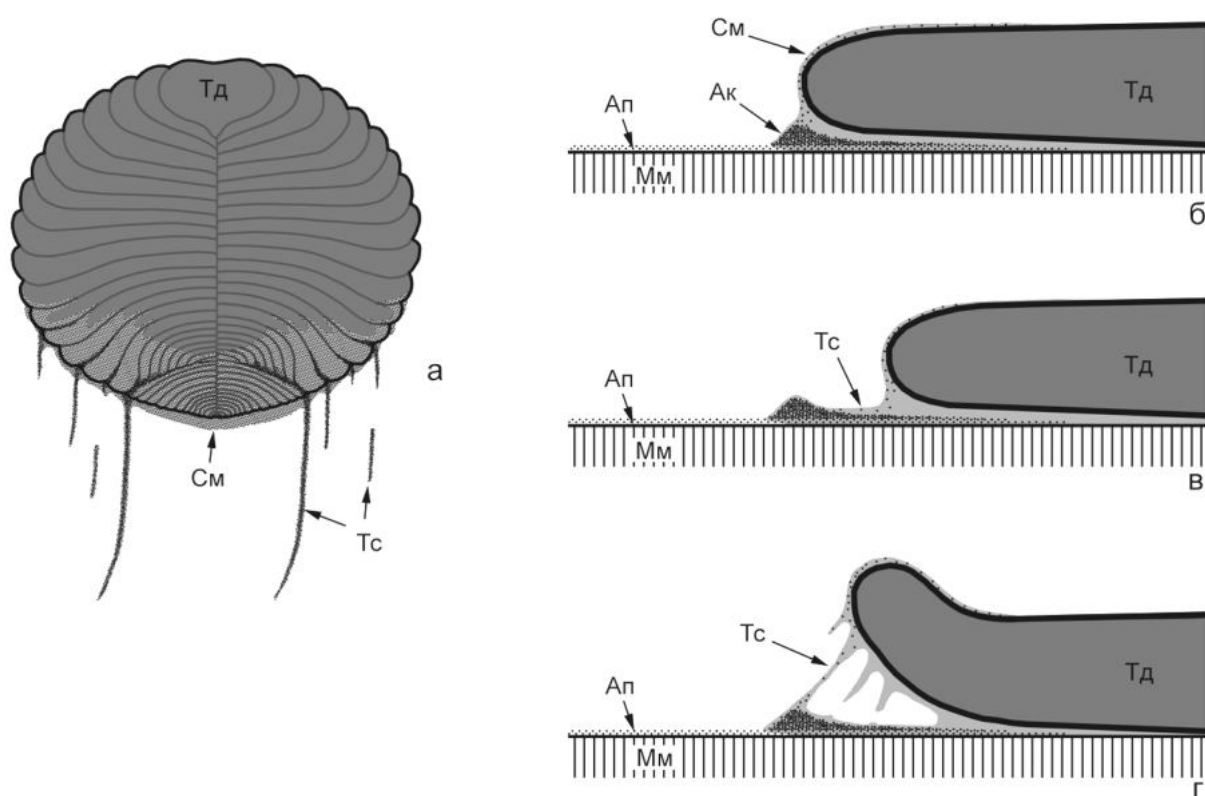


Рис. 20. Схематическая реконструкция механизма образования различных структур, демонстрирующих подвижность дикинсоний: а – следов направленного движения, б – алевро-песчаной каймы (следа прикрепления), в – структур протягивания, г – структур отрыва (Мм – микробный мат, См – смесь слизи и минеральных частиц, Ап – алевритовая присыпка, Тд – тело дикинсонии, Ак – алевритовое кольцо, Тс – тяжи смеси слизи и минеральных частиц) (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a).

### *Ореол коротких борозд*

Многие отпечатки дикинсоний среднего и крупного размера захоронения L2(XII), как стандартной морфологии, так и прижизненно деформированные, окружены ореолом коротких борозд разной ширины и формы (табл. XIII-XVII) (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a). По внешнему краю такой ореол ограничен извилистым уступом, за которым с возвышением распространяется основная поверхность слоя. В изгибах уступа можно наблюдать отпечатки концевых участков изомеров (табл. XIV, фиг. 1, 2). Ореол обычно асимметричен, сильнее развит около одного края отпечатка тела и слабее развит или отсутствует у противоположного ему края (табл. XIV, фиг. 4, 5). Среди борозд ореола встречаются прямые и искривленные, Y-образные и более сложной формы, часто косо расположенные по отношению друг к другу и пересекающиеся (табл. XIV, фиг. 1-3). Иногда сохраняется только край и сама депрессия ореола, а борозды отсутствуют (табл. XV, фиг. 2); иногда ореол можно обнаружить только по еле заметному изменению оттенка породы (табл. XV, фиг. 3, верхняя часть фотографии).

Некоторые экземпляры лямических дикинсоний демонстрируют отсутствие одного или нескольких своих участков. «Потерянные» части различаются размерами: иногда это небольшая вырезка, занимающая лишь несколько процентов площади отпечатка (табл. XVI, фиг. 1, 2; табл. XVII, фиг. 1, 2), а иногда отсутствует почти половина отпечатка (табл. XIV, фиг. 1, 2). Часто это лишь глубокая складка, по которой в вышележащий слой втянут край тела дикинсонии (табл. XIV, фиг. 4). Такие образования Эванс с коллегами (2015) интерпретируют как результат заворачивания вверх части тела дикинсонии. То, что участок тела был именно завернут и поднят в несущий слой песчаника, а не оторван каким-либо образом, очевидно на беломорских образцах, у которых этот участок сохраняется в толще слоя в виде пиритовой псевдоморфозы (табл. IV, фиг. 5, 7) (Bobrovskiy et al., 2019). На подошве слоя, на месте исчезнувшей части отпечатка в австралийском местонахождении отсутствуют какие-либо структуры или появляется песчаный бугор, сформированный в результате занесения потоком песка под тело дикинсонии (Evans et al., 2015). У большинства лямических отпечатков место исчезнувшей части занимают борозды ореола, которые здесь становятся более глубокими (табл. XIV, фиг. 1, 2; табл. XV, фиг. 1). Иногда, в случае если ореол вокруг всего отпечатка не был четко проработан, борозды заметны только в этом месте (табл. XVII, фиг. 1, 2).

То, что ореол и его разновидность, сформированная на месте завернутого участка тела, погружены в слой, свидетельствует о том, что они, как и основной ископаемый остаток, являются отпечатками. Но не самого тела животного. Автор предполагает, что эти структуры

лишь косвенно связаны с телом дикинсонии, являясь отпечатками слизистой пленки, образовавшейся под телом во время тафономического события. Сдвинувшиеся края тела или завернутые вверх его части открыли эту пленку. Ореол борозд еле заметно отличается от окружающей поверхности зеленоватым и несколько более светлым оттенком породы (табл. XV, фиг. 3; табл. XVI, фиг. 1), что в данном случае является признаком незначительного повышения примеси глинистых или алевритистых частиц. Согласно авторской интерпретации, эта дополнительная примесь осталась от основного материала, из которого создавались следы – смеси слизи и алевритистых частиц – после разложения его органической составляющей. Морфология ореола отражает скульптуру поверхности слизистой пленки, составленную валиками – отпечатками борозд вентральной стороны, и различными выпуклостями, образовавшимися при протягивании по пленке края тела и отрыве тела от этой пленки (рис. 20 г, д).

Протягиванию могло быть подвержено не все тело дикинсонии, а только отдельные его части, и все эти части – в разной степени. При смещении края тела, уже имеющего поднятый участок, на отпечатке образовывалась характерная глубокая и прямая борозда, резко ограничивающая структуру протягивания (табл. XV, фиг. 1, 3).

Структура отрыва отличается от структуры протягивания большей грубостью борозд; именно к ней приурочены петляющие, разделяющиеся и ветвящиеся борозды. Борозды на структуре протягивания более многочисленные, параллельные друг другу и обычно прямые. В случае аркоподобного заворота борозды на структуре отрыва могут располагаться радиально (табл. XVI, фиг. 1, 2). Однако отрыв края часто сопровождался его протягиванием и оттого сформировавшиеся структуры могут переходить друг в друга (табл. XIV, фиг. 6; табл. XVII, фиг. 1, 2). При этом в случае изменения направления движения края тела, образовывались изогнутые борозды (табл. XIV, фиг. 6).

#### *Кайма минеральных зерен*

Основу этой структуры составляет тонкая присыпка алевритовых или песчаных зерен, светлой зеленовато-серой полосой окаймляющая отпечаток дикинсонии (табл. XIII, XV, XVI) (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a). На поверхности серого мелкозернистого песчаника несущего слоя она видна довольно слабо. Однако на темно-коричневом фоне органического вещества, пропитывающего отпечаток тела, она выделяется достаточно отчетливо. Кайма тянется вдоль края отпечатка и в основном находится внутри него, но может частично выходить наружу, на поверхность несущего слоя. Полностью сформированная кайма минеральных зерен, имеющая вид кольца, повторяющая контуры тела дикинсонии, представляется единичным явлением (табл. XVIII, фиг. 1, 2). Обычно наблюдаются лишь ее

фрагменты, представленные более или менее протяженными дугами. Алевро-песчаные дуги располагаются на конце отпечатка, противоположном следам локомоции и широким структурам протягивания (табл. XIII, фиг. 1, 2; табл. XVI, фиг. 4). Ширина каймы у различных экземпляров разная и может изменяться на протяжении отпечатка. Так у экз. ПИН, № 4716/5165 и экз. ПИН, № 4716/5272 она последовательно утоньшается от середины тела к заднему концу, но при этом сохраняет свою относительную ширину, составляющую около 0,4 и 0,2 от длины изомеров (измеряемой в направлении поперек тела) соответственно для первого и второго образца. Песчаный материал каймы несет четкие признаки биогенной обработки. Так, у экз. ПИН, № 4716/5289 минеральные зерна собраны в стержни, ширина которых близка к ширине изомеров, но ориентировка не совпадает с ориентировкой изомеров, видимых на отпечатке тела (табл. XVI, фиг. 3). Похожие стержни ранее были описаны нами у *Dickinsonia costata* и *D. tenuis* и интерпретированы как песчаное заполнение пищесборных карманов (табл. XXI фиг. 5) (Иванцов, 2011б, 2013а; Ivantsov Zakrevskaya, 2022, 2023). Можно думать, что и в случае *D. cf. menneri* песчаные стержни представляют собой слепки с дистальных окончаний пищесборных карманов.

Кайма не является результатом нагнетания минеральных частиц под тело дикинсонии под действием какого-то внешнего агента. Она не могла образоваться также вследствие только простого перемещения организма на засыпанную частицами поверхность. Об этом свидетельствует закономерное изменение ее ширины вдоль отпечатка, сокращающейся с уменьшением длины изомеров, а также частичная переработка минерального материала и оформление его в виде валиков. Мы предполагаем, что эта кайма сформировалась в результате взаимодействия дикинсонии с тонкой присыпкой алевритовых частиц, выпавшей на начальной стадии тафономического события. Выделяя слизь и сдвигая ее в радиальных направлениях, животное перемещало и минеральные частицы – от оси тела к его краям (рис. 20 б). Чем короче изомеры и, соответственно, площадь очищаемой от минеральных частиц поверхности, тем меньше была ширина участка каймы. Часть минерального материала могла пройти через вентральные карманы или подводящие к ним щели. Таким способом у края дикинсонии происходила концентрация смеси слизи и минеральных частиц. Именно слизь не позволила водным потокам смыть минеральный материал во время тафономического события. Многие экземпляры лямицкого захоронения лишены минеральной каймы, у других она присутствует только на одном крае или на заднем конце (экз. ПИН, № 4716/5191). И лишь у некоторых, похоже, было сформировано более или менее полное кольцо (экз. ПИН, № 4716/5272, экз. ПИН, № 4716/5175). Найден также экземпляр, связанный сразу с несколькими алевролитовыми кольцами и дугами (экз. ПИН, № 4716/5252, табл. XVII). Эти различия можно объяснить, предположив, что переработка минеральной присыпки

происходила под телом дикинсонии, и что животные в этот момент еще имели возможность перемещаться. Часть особей оставалась на одном месте с самого начала тафономического события и вплоть до выпадения основной массы песчаного осадка. Поэтому алевритовая взвесь не попала под их тела. Другие же перемещались на различные расстояния, наполняя на присыпанную алевритовыми или песчаными зернами поверхность TOS. Перемещение было либо незначительным, на небольшую часть корпуса, что привело к формированию фрагментарной каймы на одном крае отпечатка, либо на всю его длину и дальше, в результате чего образовались более или менее полные кольца. Нахождение каймы или ее части за пределами отпечатка тела дикинсонии объясняется смещением всего тела или только соответствующего участка его края по плоскости напластования. При этом на поверхности каймы могли появляться различные бороздки и валики (экз. ПИН, № 4716/5272) – описанный выше ореол неоднородностей, вероятно, сформированный при протягивании по слизи тела дикинсонии.

Алевритовые кольца и дуги у экз. ПИН, № 4716/5252 (табл. XVII) развернуты веером и образуют последовательность, отражающую минимум пять эпизодов формирования этих структур в ходе перемещения животного. Судя по тому, что первые два кольца достаточно четкие и полные, дикинсония начала их создавать, попав на уже присыпанную алевритом поверхность (табл. XVII, фиг. 1, 2). От места создания первого кольца до финального места захоронения животное перемещалось, поворачивая свой передний конец сначала против, а затем по часовой стрелке, и сдвинулось примерно на половину своей ширины. Левые части третьего и четвертого колец бледные и слабо заметные, поскольку здесь был дефицит алевритового материала, счищенного с TOS при формировании первого и второго кольца. По той же причине левая половина и центральная часть отпечатка тела вообще лишены алевритовых частиц, поскольку подверглись очистке минимум пять раз. На контрасте, в правой части отпечатка концентрация минеральных частиц повышенная, поскольку при каждом сдвиге тела к вновь собираемым частицам добавлялись такие же из предыдущих сборов. При этом между третьей и пятой, последней остановками к алевритистому материалу добавились песчаные зерна, которые уже не собраны в ленты, но образуют сгустки и тонкие валики, вытянутые вдоль изомеров (табл. XVII, фиг. 3). К заднему концу отпечатка тела подходит слепок следа питания, который, судя по ширине метаизомеров (структурных единиц следа питания), мог принадлежать той же особи дикинсонии (табл. XVII, фиг. 4). След слабо проработан. Судя по другим, более четким следам из того же захоронения, он относится к виду *Eriβαιον axiferus* (Иванцов, Малаховская, 2002) (табл. XVII, фиг. 5). По-видимому, дикинсония от этого, последнего в своей жизни места питания, переместилась к тому месту, где начала создавать алевритовые кольца. Поскольку передний конец следа

питания закрыт отпечатком тела, дистанция, которую преодолело животное, также была короткой и не превышала длину его тела.

### *След бегства*

Исследованные образцы показывают, что протягивание различных участков тела дикинсоний происходило по своим, иногда криволинейным траекториям и на разные расстояния. Совокупность разнонаправленных структур протягивания и отрыва могло образовывать особое компактное ископаемое. Его слепок, сохранившийся на подошве слоя, выглядит как неглубокая депрессия и в целом имеет овальную форму, соответствующую первоначальному положению тела дикинсонии на поверхности TOS (табл. XVIII). Завершенное, полностью сформированное, это образование не сопровождается отпечатком тела, по крайней мере, в той его части, которая располагается на подошве слоя. Составляющие его фрагменты структур протягивания и отрыва разделены более или менее глубокими бороздами. Одна из них продолжается в толщу перекрывающего песчаника, где переходит в поверхность отдельности, секущую естественную микрослоистость осадка (табл. XVIII, фиг. 2) и фиксированную тонкой примазкой глины. По-видимому, борозда и продолжающая ее поверхность отдельности маркируют место вхождения дикинсонии в осадок и трассируют продвижение через него. В целом весь этот комплекс ископаемых структур можно классифицировать как след бегства (*fugichnia*) дикинсонии (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a).

Завершенные следы бегства в захоронении L2(XII) найдены лишь на участке с минимальной мощностью песчаного слоя. Отпечатки тел среднего и крупного размера там встречаются крайне редко (таблица 4). Можно предположить, что лямиицие дикинсонии с длиной тела более 18 мм при захоронении под слоем осадка около 3 см (без учета диагенетической усадки) сохраняли способность двигаться и могли выбираться на поверхность дна, но при толщине слоя около 15 см и более они теряли эту способность. Дикинсонии с длиной тела менее 14 мм не имели возможности двигаться уже при толщине слоя осадка в 3 см.

### *Обсуждение*

Сила потока при формировании захоронения L2(XII) была значительной, в начале достаточной для локального разрыва микробного мата с образованием промоин, а несколько позже – для переноса крупных глинистых галек (см. главу 2). И это не единичное наблюдение. При формировании захоронения Z2(III) Зимнегорского местонахождения потоком срывало огромные куски микробного мата площадью в десятки квадратных метров,

а у оставшихся участков мата задирало вверх и заворачивало края (Иванцов, 2010б, 2011б). Однако и в этом случае дикинсонии вместе с рядом других организмов оставались на поверхности TOS. Известны случаи, когда поток, не сдвигая с места самих дикинсоний, заворачивал вверх части их тел и намывал осадок под поднятые участки (Evans et al., 2015). Такое сопротивление переносу вряд ли возможно для свободно лежащих на дне органических тел, плотность которых приближается к плотности воды (Schopf, Baumiller, 1998; Retallack, 2007). Способность дикинсоний и других макроорганизмов флиндерско-беломорского ископаемого сообщества сопротивляться переносу и подъему вверх в потоке взвеси ничем, кроме прикрепленности объяснить нельзя (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023).

На каждом изученном образце среднего и крупного размера из захоронения L2(XII) в качестве составляющего элемента, в добавление к отпечатку тела, входит отпечаток некоего тонкого образования, которое возвышалось над субстратом. Принадлежность его и связанных с ним структур каждому конкретному экземпляру дикинсоний сложно оспорить. По заключению автора все они сформировались благодаря собственным слизистым выделениям дикинсонии (рис. 20). Трудно представить, что такой «эфемерный» нестойкий и пластичный материал, как слизь мог быть источником для образования достаточно четких отпечатков с глубокими и резко-очерченными деталями. Именно поэтому автором было высказано предположение о том, что в случае формирования ископаемых следов движения различных эдиакарских организмов к слизи добавились минеральные частицы (Иванцов, 2009, 2010а; Ivantsov, 2010, 2012; Ivantsov et al., 2019а). Присутствие таких минеральных частиц, а именно зерен алевритовой и песчаной размерности, теперь выявлено на лямийских отпечатках, что стало возможным благодаря применению методики щадящей отмывки образцов. Какие-либо другие гипотезы о первичном составе материала, из которого могли быть созданы эти структуры, автору не известны.

Слизь используется многими современными беспозвоночными, в том числе достаточно просто устроенными, при движении и прикреплении как материал-посредник на контакте с субстратом (Smith, 1991, 1992; Davies, Case, 1997; Whittington, Cribb, 2001). Поэтому не будет большой натяжкой предположить, что и дикинсонии были способны выделять слизь и применяли ее в тех же целях. Ископаемые структуры, похожие на отпечатки слизистой пленки и структуры протягивания, описывались в литературе по дикинсониям и близким к ним организмам как след контракции, и как последний из следов питания (Wade, 1968; Seilacher, 1989; Иванцов, 2011б, 2013а; Evans et al., 2019а). И тот, и другой были образованы телом дикинсонии, находившемся в положении, несколько отличавшемся от финального, либо имевшего большую площадь. Показано, что след питания был создан живым организмом, расширившимся по поверхности TOS, а след

контракции предположительно был оставлен мертвым телом, сжавшимся в ходе посмертной дегидратации (Wade, 1968; Seilacher, 1989; Иванцов, 2011б, 2013а; Evans et al., 2019а, б). Каждый из этих двух видов следов является слепком с отпечатка на TOS вентральной поверхности организма. Оба они представлены на подошве несущего слоя в позитивном и слабо выпуклом рельефе. Имеющиеся на них борозды являются слепками тех борозд тела дикинсонии, по которым проходят границы изомеров, и продолжают вовне эти границы. В отличие от двух этих следов, отпечаток предполагаемой пленки с ореолом борозд вдавлен в поверхность несущего слоя, то есть имеет вогнутый и негативный рельеф. Ореол часто развит лишь у одного края отпечатка тела, тогда как следы питания и контракции окружают тело со всех сторон. В случае полностью развитого следа бегства около группы структур протягивания и отрыва отпечатка тела вовсе нет, что, конечно, несовместимо с контрактционным механизмом образования. Ориентировка у борозд ореола и у границ, разделяющих изомеры на отпечатке тела, часто резко различается (табл. XIV, фиг. 4, 5). Это подразумевает, что тело изменило свое положение после формирования структур. Борозд на структурах протягивания может быть существенно больше, чем количества соответствующих изомеров, находящегося рядом участка тела. Кроме того, лишь некоторые из линейных депрессий ореола могут быть сопоставлены с границами изомеров. Петлеобразные, Y-образные, и более сложной формы борозды и депрессии, часто косо расположенные по отношению друг к другу, искривленные и пересекающиеся, не находят прямого соответствия в известной нам морфологии вентральной стороны дикинсонии. Но такие борозды (напомним, что исходные образования являлись валиками на поверхности TOS) могли представлять собой нити слизи, тянувшейся за различными элементами рельефа края тела дикинсонии, а также вентральной и даже дорзальной его сторон.

М.А. Федонкин интерпретирует след контракции как отпечаток мягкого тела, выступающего за пределы панциря, каким он представляет основную часть ископаемого остатка дикинсонии (Fedonkin, 2002). Структуры протягивания и отрыва даже в большей степени подходят под отпечаток тела, поскольку, в отличие от следа контракции, сохранены в таком же негативном рельефе. Мы не можем предложить критерия, позволяющего по отпечатку надежно отличить слизистую пленку от тонкого выроста мягкого тела. Косвенные признаки различия, такие как преимущественное расположение структур у одного какого-либо края тела, разнообразие рельефа поверхности, четкое соответствие внешнего контура деформированного участка тела и контура структуры протягивания, могут быть оспорены. Даже след бегства может быть интерпретирован как отпечаток тела, с которого был сорван панцирь. Однако по нашим данным расчлененное образование дикинсонии не представляло собой щит или панцирь. Оно имело форму тонкостенного мешка, и было покрыто снаружи



слоем ткани (Ivantsov et al., 2018b, 2019c). При такой конструкции, наличие обширных выростов, способных втягиваться под тело маловероятно.

Заворот края тела австралийских дикинсоний Эванс с коллегами (Evans, 2015) объясняют механическим воздействием на него бокового давления потока воды. При исследовании лямического захоронения мы не проводили замеров ориентировки поднятых участков относительно направления палеопотока. Однако заворот двух противоположных краев тела, который демонстрирует, например, образец ПИН, № 4716/5165 (табл. XV, фиг. 1), заворот края тела в одном направлении, сопровождающийся протягиванием другого края в противоположном направлении как у образца ПИН, № 4716/5209 (табл. XIV, фиг. 4) или щелевидную форму заворота того же экземпляра трудно объяснить одним лишь воздействием потока. На материале захоронения L2(XII) мы не обнаружили признаков, подтверждающих постороннее воздействие на тело дикинсонии. При этом мы не утверждаем, что заворот края тела не мог быть сделан потоком. Ведь сила его давления была достаточной для разрыва участков мата, формирования промоин и перемещения илистых галек. Например, то, что дикинсония продолжала перемещаться, имея один край завернутым, может быть указанием на внешнее воздействие на этот край. Однако по нашему предположению большая часть структур протягивания и отрыва, зафиксированных на образцах из захоронения L2(XII), образовалась в результате самостоятельных движений живых дикинсоний. Эти движения могли осуществляться животным в ходе попыток избежать захоронения. Таким же образом, именно как следствие попыток избежать захоронения, ранее нами интерпретировались грубые складки, покрывающие отпечатки тел ергий (Иванцов, 2010б, 2011б).

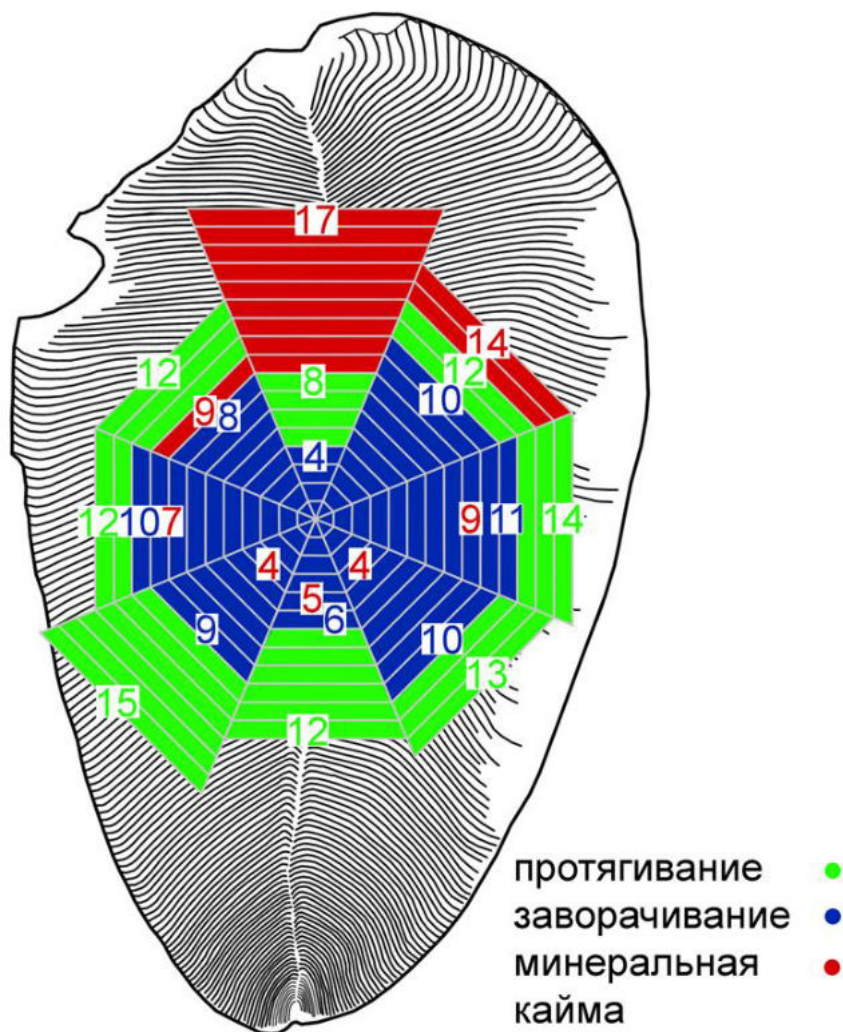


Рис. 21. Распределение структур по секторам тела дикинсонии. Цифры отвечают количеству выявленных случаев (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a).

Завернутые участки наиболее характерны для передних секторов тела дикинсонии (рис. 21). Структуры протягивания распределены более равномерно, с небольшим преобладанием задних секторов над передними. На ряде образцов четко прослеживается противоположность расположения дуг минеральной каймы и широких полос структур протягивания (табл. XVI, фиг. 4). По-видимому, передняя часть тела дикинсонии была более подвижной, способной совершать движения в различных направлениях и плоскостях, тогда как задняя часть была более подвержена пассивному перемещению вдоль поверхности субстрата. Это согласуется с очевидной передне-задней асимметрией тела дикинсоний и близких к ним организмов, и с данными о предпочтительной ориентировке этих животных при движении (Gehling et al., 2005; Иванцов, 2010б, 2011б, 2013а; Evans et al., 2019а).

Образование каймы алевро-песчаных частиц вокруг тела дикинсонии, вероятно, явилось побочным результатом прикрепления организма к субстрату обитания – TOS.

Причем этот процесс также был обусловлен слизью. Современными организмами в процессе прикрепления слизь используется как клей, усиливающий сцепление с субстратом, или как герметик, позволяющий поддерживать разряжение под подошвой (Smith, 1991, 1992; Davies, Case, 1997; Whittington, Cribb, 2001). При этом разряжение создается мышцами, усиливающими кривизну свода подошвы (Smith, 1991; Davies, Case, 1997). Мы предполагаем, что дикинсония тоже использовала слизь как герметик. Однако разряжение создавалось ею своеобразным способом – центробежным разгоном пленки слизи. Минеральные частицы перемещались попутно, вместе со слизью и концентрировались у краев тела. Ритмичное чередование концентрических полосок, которое можно разглядеть на образце № 4716/5252 (табл. XVII, фиг. 3), широких светлых, обогащенных алевритовыми частицами и узких темных, обедненных ими, возможно, отражает волнообразный характер центробежного движения материала под телом дикинсонии. Минеральная кайма наиболее четко проявляется у боковых краев тела (рис. 21). Это может объясняться большей длиной изомеров в средней части тела и, соответственно, большей площадью, с которой собирались минеральные частицы.

Таким образом, минеральные кольца и дуги, а также отпечатки гипотетической слизистой пленки, являются следами прикрепления дикинсонии к субстрату обитания. По-видимому, они смогли fossilizироваться лишь в исключительном случае захоронения L2(XII). Экземпляр ПИН, № 4716/5252 демонстрирует не менее четырех незавершенных попыток прикрепления, первые из которых были совершены в то время, когда поверхность TOS была присыпана алевритистыми частицами. Наличие в последних каймах небольшого количества песчаного материала, по-видимому, свидетельствует о том, что к моменту их формирования в течение тафономического события произошли изменения и к выпадающему алевритовому материалу начали добавляться песчаные зерна, что впоследствии закончилось массовым выпадением песка и окончательным погребением дикинсонии. Иллюстрацией эффективности прикрепления дикинсонии к субстрату может служить экз. ПИН, № 4716/5268 (табл. XVIII, фиг. 3), у которого все краевые участки подняты в перекрывающий осадок, а центральная часть тела, тем не менее, удержалась на плоскости напластования.

Валики, описанные как след локомоции прижизненно поврежденных особей дикинсонии, похожи на валики структуры протягивания, сформированной позади недеформированных экземпляров. Только они более высокие и широкие вследствие концентрации слагающего их материала у деформированных частей тела. Структура отрыва часто переходит в структуру протягивания, а та не менее часто ограничивается завернутым краем тела. Эти структуры могут фиксировать один процесс передвижения дикинсонии. Многие отпечатки дикинсоний в той или иной степени асимметричны: один или несколько

их секторов оказывается шире или длиннее секторов, противоположащих им через продольную ось. Например, передняя правая часть экземпляра ПИН, № 4716/5252 растянута по сравнению с передней левой частью. Причем направление, в котором произошло растяжение, совпадает с направлением перемещения этой особи (табл. XVII, фиг. 1, 2). Можно предположить, что дикинсония при своем движении по поверхности TOS выносила вперед определенный участок тела (в основном, из передне-боковых секторов), каким-то образом закрепляла его на новом месте, а потом подтягивала к нему остальную часть тела. Видимые на экземпляре ПИН, № 4716/5290 (табл. XVI, фиг. 4) серия близко расположенных минеральных дуг у одного конца тела и сопряженная серия структур протягивания у противоположного конца, могут быть отражением импульсного характера движения. Хотя в авангарде движения находился конец, несущий субтреугольную лопасть, каждый конкретный импульс мог осуществляться не только передним, но и любым из передне-боковых секторов. В нашей коллекции имеется один в крайней степени деформированный экземпляр, у которого при жизни была потеряна значительная часть плоти. Судя по траектории оставленных им следов, передний по ходу движения конец находился у него в левом передне-боковом секторе тела (табл. XIII, фиг. 4).

Таким же способом, вероятно, осуществлялся и подъем в перекрывающий несцементированный осадок: засыпанная дикинсония поджимала какой-то из участков своего тела, а затем проталкивала его вверх, где закреплялась и подтягивала оставшуюся часть тела. Возможно, что и участок, поднятый потоком, мог давать начало этому движению. Эта гипотеза связывает вместе все описываемые структуры.

Мало кто из исследователей эдиакарской биоты в настоящее время сомневается в подвижности дикинсоний. Пожалуй, только Г. Реталлак остается верным рыцарем гипотезы их прикрепленности, до сих пор продолжая считать эти организмы наземными грибами или лишайниками, обрастателями гипотетических эдиакарских палеопочв (Retallack, Broz, 2020; Retallack, 2022), несмотря на регулярную критику своих взглядов (Waggoner, 1995; Sperling, Vinther, 2010; Callow et al., 2013; Evans et al., 2015, 2019a; Tarhan et al., 2015; Lücking, Nelsen, 2018). Тем не менее, дикинсонии явно были прикрепленными в момент своего захоронения, о чем свидетельствует место расположения их ископаемых остатков на подошве слоя и способность сопротивляться потоку (Retallack, 2007; Иванцов, 2011б; Evans et al., 2015). Вместе с тем, дикинсонии были подвижными животными. Массив данных по следам питания (Иванцов, Малаховская, 2002; Иванцов, 2010б, 2011б; Gehling et al., 2005; Evans et al., 2019а), дополненный структурами, интерпретируемыми как следы передвижения, протягивания тела по поверхности субстрата и следы бегства, а также отмечаемые последовательные попытки прикрепления, дают убедительные доказательства этого.

Получается, что дикинсонии и близкие к ним организмы временами были подвижными, а временами – прикрепленными.

Способность дикинсоний проталкивать свое тело сквозь неуплотненный осадок может служить новым доводом в пользу предположения о наличии у этих животных мускулатуры. Ранее такое предположение было сделано после анализа морщин сжатия, иногда наблюдаемых на отпечатках, и сформированных дикинсониями протяженных цепочек следов питания (Gehling, 1991; Gehling et al., 2005; Evans et al., 2019a). Однако эта мускулатура, по-видимому, была достаточно слабой, и при толщине захоранивающего осадка более полутора десятков сантиметров даже сравнительно крупные экземпляры дикинсоний теряли возможность освободиться и выбраться на поверхность (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a).

## Глава 4. Реконструкция анатомического строения проартикулят

Анатомическое строение проартикулят будет рассмотрено на примере беломорских видов рода *Dickinsonia*, которые представлены в коллекции ПИН наибольшим числом экземпляров различных форм сохранности. Все анатомические особенности *Dickinsonia* выявлены и у проартикулят других родов, но, в основном, на меньшем по объему материале.

### *Форма тела и размеры*

Дикинсонии имели овальную форму тела, в норме со слегка различающимися концами: одним несколько притупленным, а другим чуть зауженным (рис. 1; табл. VI, фиг. 5; табл. VII, фиг. 5, 6; табл. VIII, фиг. 3). У них отсутствовали какие-либо постоянные придатки или временные выросты, как и у других проартикулят, за исключением *Cephalonega*, на спинной стороне которой иногда бывают заметны длинные нитевидные отростки (табл. I, фиг. 7) (Иванцов и др., 2019а). Минимальные различимые экземпляры дикинсоний имеют длину 1-2 мм (табл. V, фиг. 1, 2) (Ivantsov, Zakrevskaya, 2022). Средняя длина тела составляет первые сантиметры, хотя известны экземпляры длиной около 1 метра (Jenkins, 1992; Gehling, 1991; Gehling et al., 2005; Gehling, Runnegar, 2021) и, восстановленные по фрагментам, возможно, более (Jenkins, 1996). Длина самого крупного беломорского экземпляра *D. tenuis*, не полностью видимого на поверхности несущего слоя, превышает 55 см (табл. VI, фиг. 9). Ширина дикинсоний колеблется в весьма обширных пределах, составляя от примерно 1 длины у *D. costata* до 1/5 у *D. lissa* (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023).

Широко распространенное представление об экстремальной тонкости тела дикинсоний нуждается в уточнении. Глубина большинства отпечатков действительно невелика. Например, у самого крупного экземпляра беломорской *D. costata* она составляет не более 3,5 мм при ширине отпечатка 350 мм (отношение 1/100) (Ivantsov, Zakrevskaya, 2022). Однако у небольших экземпляров *D. cf. tenuis* из Зимнегорского местонахождения, которые испытали экстремальное сжатие перед гибелью, относительная глубина отпечатка гораздо больше (табл. IX, фиг. 4, 5) (см. также Dzik, Ivantsov, 2002; Zang, Reitner, 2006) и достигает до 1/5. А это сопоставимо и даже превышает предельные значения соответствующего показателя отпечатков таких известных эдиакарских организмов как кимберелла или трибрахидиум (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021b), которые не считаются тонкотельными. Однако насколько высоким в реальности было тело дикинсонии установить невозможно в отсутствие данных о степени коллапса тканей этих животных на момент литификации формирующего отпечатки песчаника.

Характерные отпечатки дикинсоний демонстрируют расчленение на множество узких поперечных элементов, названных автором изомерами (Иванцов, 2001в). Обычно изомеры

достигают максимальной длины (здесь измеряется в направлении поперек продольной оси тела) в средней части тела и уменьшаются к его концам (рис. 1). На притупленном, переднем, конце тела выделяется особая лопасть. У ювенильных особей она имеет полукруглую форму и составляет более половины площади тела (табл. V, фиг. 2, 3); затем в ходе онтогенеза вытягивается, становясь округло-треугольной, а затем почти лентовидной (табл. V, фиг. 6-12), а ее относительные размеры многократно сокращаются (Ivantsov, Zakrevskaya, 2022). Судя по ориентировке относительно следов питания и движения, эта лопасть располагалась на переднем конце тела дикинсонии (Иванцов, 2001а, 2010б, 2011б, 2013а; Gehling et al., 2005; Evans et al., 2019а). На противоположном, заднем, конце изомеры могут быть крошечными, и настолько приближаются по величине к зернам несущей породы, что становятся практически неразличимыми (табл. XIX, фиг. 7; табл. XXV, фиг. 11). Очевидно, здесь находилась зона их образования (Runnegar, 1982; Gold et al. 2015), что подтверждается наблюдением над динамикой обычного роста и отклонениям при регенерации дикинсоний (Ivantsov et al., 2020b; Evans et al., 2021a). Многочисленные наблюдения, описанные ниже, позволяют утверждать, что дикинсонии имели сложное, тканевое внутреннее строение.

#### *Расчлененное образование*

Большинство известных отпечатков тела дикинсоний сформировано неким расчлененным образованием. Оно окружало тело со всех сторон и, по-видимому, изначально имело форму мешка (рис. 22), который в ходе фоссилизации и разложения заключенного внутри него органического вещества складывался до двухслойной лепешки (Ivantsov et al., 2019 с, 2020b; Ivantsov, Zakrevskaya, 2023). Слои расчлененного образования состояли из пластин, разделенных узкими складками. В зависимости от нюансов тафономии складки на отпечатках могут отражаться по-разному: иногда в виде борозд, а иногда – гребней (табл. XXI, фиг. 1-3). Также они могут быть представлены бороздами, зажатыми между тонкими гребнями (табл. XIX, фиг. 5). Каждому поперечному элементу соответствовало по одной пластине из верхнего и нижнего слоев. Это хорошо видно на образце, у которого пластины, принадлежащие одному поперечному элементу, разделились и сместились друг относительно друга (табл. XIX, фиг. 5). Анализ тафономических особенностей показывает, что расчлененное образование дикинсоний состояло из достаточно прочного механически и устойчивого к биохимической деструкции материала (табл. V, фиг. 18). Этот материал мог содержать в своем составе биополимеры наподобие коллагена, кератина или эластина (Bobrovskiy et al., 2019; Evans et al., 2019b, 2023). Дополнительным свидетельством высокой эластичности материала, слагавшего расчлененное образование, могут быть встречающиеся у зимнегорских дикинсоний резкие локальные раздувы (разрастания?) участков поперечных

элементов (табл. XXV, фиг. 10, 12). У представленных на фото экземпляров два из них испытали локальное трехкратное увеличение ширины. При этом явных признаков разрыва материала расчлененного образования не наблюдается.

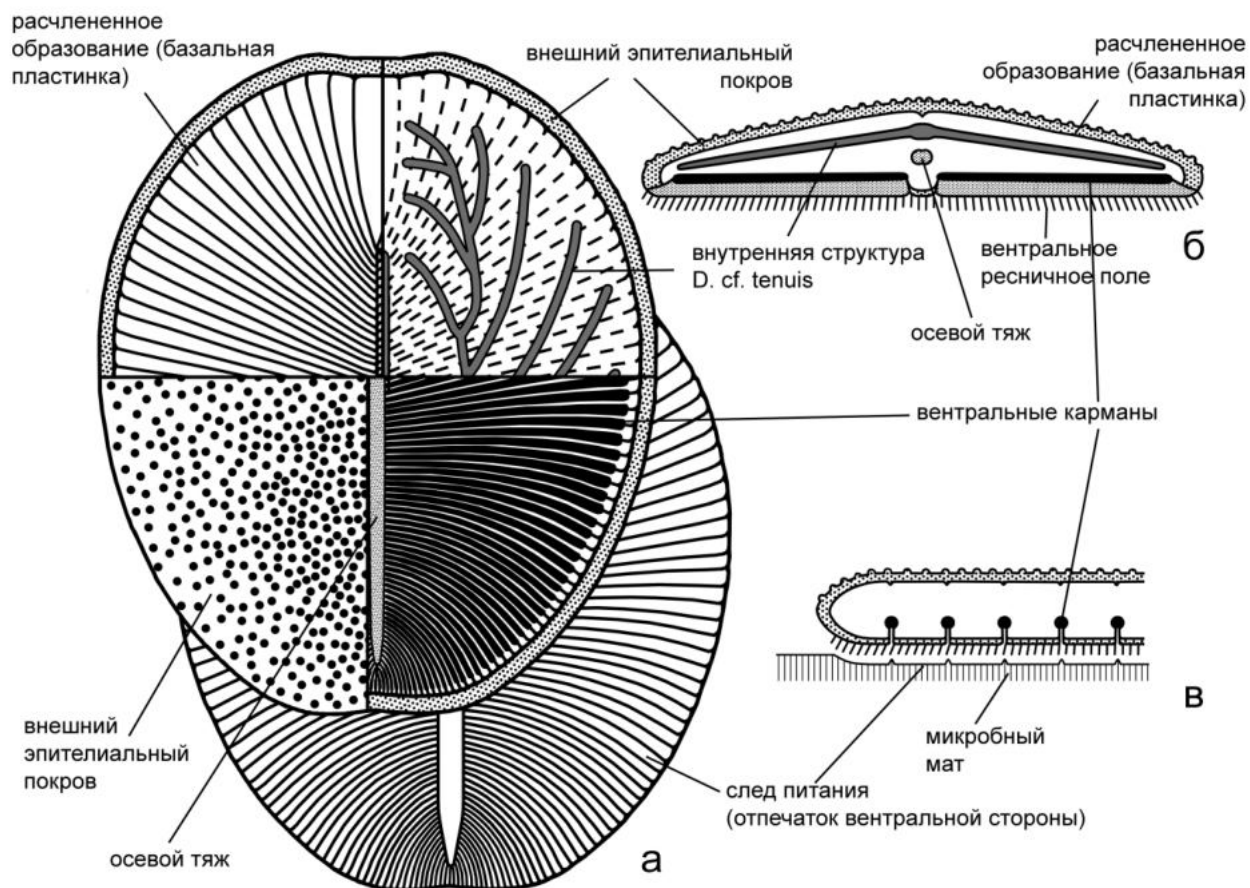


Рис. 22. Обобщенная схема строения тела дикинсонии: а – вид сверху, б – в поперечном сечении, в – в продольно-тангенциальном сечении (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023).

Связи между верхним и нижним слоями расчлененного образования были весьма непрочными, и в ходе складывания слои могли смещаться друг относительно друга. Поэтому на образцах, на которых зафиксированы одновременно оба слоя, например, у которых верхний слой сохранился в виде отпечатка, а нижний – только в виде примазки органического вещества, часто можно наблюдать резкое несоответствие ориентировки выраженных на них границ поперечных элементов (табл. IV, фиг. 2, 3; табл. XXI, фиг. 4) (Ivantsov et al., 2019c). Можно также наблюдать разделение и смещение пластин, принадлежащих одному поперечному элементу (табл. XIX, фиг. 5). Прочность горизонтальных связей между поперечными элементами в каждом из слоев расчлененного образования различалась. В нижнем слое эти связи были достаточно слабыми. Поэтому на



многих образцах можно видеть изгибы, наложение поперечных элементов друг на друга и их фрагментацию (отмечены стрелками на табл. XXI, фиг. 1). В противовес этому, в верхнем слое связи были существенно более прочными. Здесь никогда не наблюдается разрывов между поперечными элементами. Однако вдоль продольной оси тела протягивается борозда, делящая поперечные элементы надвое с формированием двух рядов «полусегментов», которых автор называет изомерами (Иванцов, 2001б). Борозды, ограничивающие изомеры с боков, обычно резкие и глубокие. Продольная борозда спинной стороны может быть выражена по-разному; чаще всего она тонкая, прямая или зигзагообразная, более глубокая вблизи передней лопасти, кзади выполаживающаяся (рис. 23 в, г). Часто на отпечатках и слепках ее вовсе невозможно различить. При этом может создаваться видимость попарного сближения и даже соединения межизомерных границ и, соответственно «слияния» правых и левых изомеров. Интересно, что при различном освещении одного и того же образца изомеры «сливаются» в разном порядке. Так у изображенного экземпляра, при освещении отпечатка справа сверху (угол  $30^{\circ}$ ) наблюдается видимое «слияние» 1-4, 3-6, 5-8, 7-10, 9-12 изомеров (рис. 23 а), а при освещении справа снизу (угол  $120^{\circ}$ ) 3-4, 5-6, 7-8, 8-10 изомеров (рис. 23 б). На латексном слепке с того же отпечатка разделяющие борозды, особенно передняя часть продольной борозды, видны более отчетливо (и в целом, все структурные элементы лучше видны на слепках, особенно если при подготовке к фотографированию он будет покрыт хлористым аммонием). При освещении слепка слева (угол  $270^{\circ}$ ) можно видеть «слияние» 5-6, 7-8, 9-10, 11-12 изомеров (рис. 23 в), а при освещении слева и сверху (угол  $315^{\circ}$ ) 7-10, 9-12, 11-14 изомеров (рис. 23 г).

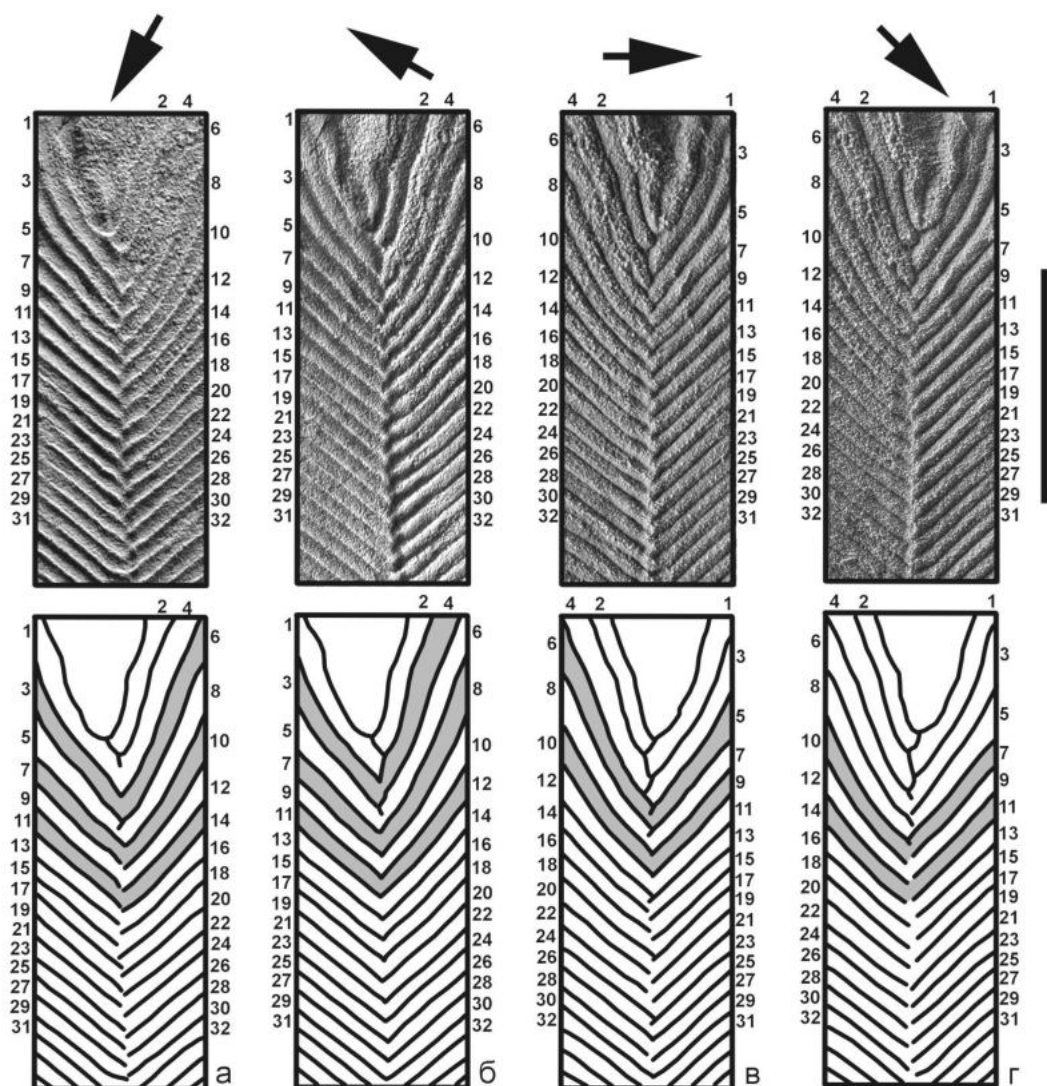


Рис. 23. Варианты кажущегося попарного соединения межизомерных границ и «слияния» противоположащих изомеров на верхней стороне расчлененного образования дикинсонии при различном направлении освещения (стрелки вверх): а –  $30^{\circ}$ , б –  $120^{\circ}$ , в –  $270^{\circ}$ , г –  $315^{\circ}$ ; *D. cf. menneri*, экз. ПИН, №4716/5170; Ляницкое местонахождение, захоронение L2(XII); а, б – естественный отпечаток, в, г – латексный слепок; все снято с напылением хлористым аммонием.

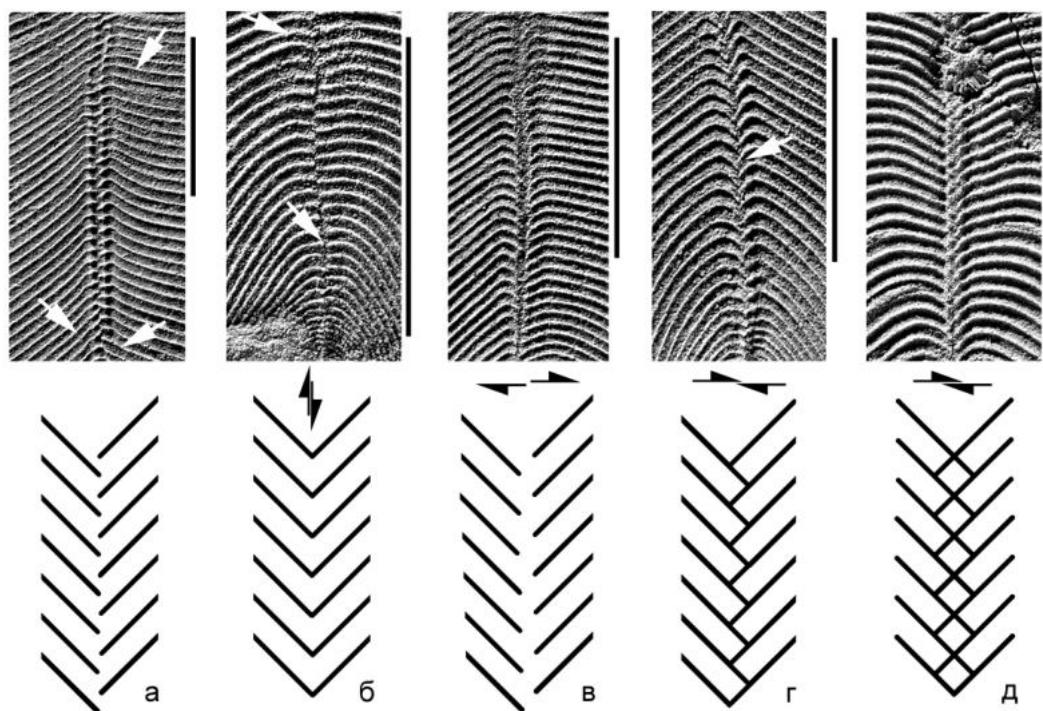


Рис. 24. Варианты взаимного расположения правого и левого рядов изомеров на верхней стороне расчлененного образования *D. cf. menneri*; Лямыцкое местонахождение, захоронение L2(XII); естественные отпечатки; все образцы сняты с напылением хлористым аммонием: а – чередующееся расположение гребней – межизомерных границ (экз. ПИН, №4716/5272); на отдельных участках создается видимость попарного соединения гребней из противоположащих рядов, однако они «соединяются» беспорядочно, вследствие чего появляются «лишние», не имеющие себе пары гребни (стрелки); б – супротивное расположение с созданием видимости «сегментов» (стрелки), экз. ПИН, №4716/5191; в – раздвижение рядов гребней в поперечном направлении, экз. ПИН, №4716/5252; г – небольшой поперечный надвиг рядов гребней друг на друга (стрелка), экз. ПИН, №4716/5271; д – более интенсивный поперечный надвиг, совмещенный с небольшим продольным сдвигом, тот же экземпляр.

При захоронении тела дикинсонии был возможен вторичный сдвиг рядов изомеров друг относительно друга и надвиг рядов друг на друга в поперечном направлении. На примере отпечатков *D. cf. menneri* можно видеть, что расположение гребней – границ изомеров – в результате продольного сдвига может меняться от чередующегося до супротивного, с созданием видимости непрерывности границ изомеров на оси тела (рис. 24 а, б). Раздвижение рядов формирует продольную ложбину (рис. 24 в). Небольшой поперечный надвиг одного ряда на другой приводит к возникновению зигзагообразного рисунка (рис. 24 г), а более глубокий надвиг, совмещенный с небольшим продольным сдвигом – решетчатого рисунка (рис. 24 д). Эта черта ископаемых остатков, вместе с тенденцией к выполаживанию и исчезновению продольной борозды, стала причиной для дискуссии о характере поперечного расчленения дикинсоний. Примеры супротивного расположения изомеров

многочисленны, особенно для небольших по размеру экземпляров *D. costata*. Они подробно иллюстрируются в печати и используются как доказательство первичной зеркальной симметричности тела всех дикинсоний вообще (например: Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972; Runnegar, 1982; Gehling et al., 2005; Gold et al., 2015; Evans et al., 2017, 2023; Hoekzema et al., 2017; Dunn et al., 2018; Reid et al., 2018). Но именно непостоянство взаимного расположения половин «сегментов», делает гипотезу полной билатеральности тела дикинсоний несостоятельной (Иванцов и др., 2019б).

На брюшной стороне у *D. costata* также имелась продольная борозда, возможно даже более глубокая, чем на спинной стороне. Судя по следам питания *E. costatus*, при жизни животного изомеры относительно нее также располагались в чередующемся порядке (табл. XII, фиг. 6, 7). Тем не менее, строение загадочной внутренней структуры зимнегорской *D. cf. tenuis* (см. ниже), боковые ветви которой располагались вкрест простираения изомерных границ, а их число было многократно меньше, чем число изомеров, указывает на то, что внутренние области тела дикинсоний могли не иметь расчленения или были поделены иначе, чем покровы. Однако нет никаких свидетельств того, что дикинсонии обладали двумя пластинами (верхним и нижним) изомеров и вообще, наличия каких-либо горизонтально ориентированных септ. При сжатии или расширении отдельных участков тела ширина изомеров испытывала существенные изменения. Например, у зигзагообразно изогнутого экземпляра *D. lissa* (табл. VII, фиг. 7, 8) изомеры, находящиеся на внешней стороне изгиба по крайней мере вдвое шире, чем на внутренней. Но их длина или высота явных изменений не демонстрируют. Это означает, что внутреннее пространство каждого изомера не было изолировано от остального тела.

В отличие от дикинсоний, на ископаемых остатках других проартикулятов не наблюдается сдвигов верхнего и нижнего слоев коллапсировавшего расчлененного образования друг относительно друга. Очевидно, связи между дорзальной и вентральной сторонами у них были прочнее, возможно, сильнее были развиты межизомерные перегородки. Чередующееся расположение изомеров вдоль продольной оси тела у проартикулятов обычно явно выражено. Особенно отчетливо, без каких-либо исключений, оно наблюдается у вендиаморф (табл. I, фиг. 1-6). Тем не менее, на ископаемых остатках ряда видов цефалозой вторичное попарное слияние противоположащих изомеров также распространено, как и у дикинсоний. Такое «слияние» можно видеть на большинстве отпечатков *Archaeaspinus* (табл. II, фиг. 8, 9; табл. XX, фиг. 5). Однако, как и в случае дикинсоний, оно имеет хаотический характер. Так, на экз. ПИН, №3993/5053 и 5131 (табл. II, фиг. 8, 9), «сливаются» первые правый и левый изомеры, а у экз. ПИН, № 3993/5633 (табл. XX, фиг. 5) передний правый (на слепке) изомер «сливается» с левой частью передней

лопасти, а правая часть передней лопасти переходит в край характерной для рода асимметричной структуры.

Автор интерпретирует расчлененное образование проартикулят как базальную пластинку (Ivantsov et al., 2019c, 2020b; Ivantsov, Zakrevskaya, 2023).

#### *Наружный эпителиальный покров*

Расчлененное образование, формирующее стандартный отпечаток дикинсонии, по интерпретации автора располагалось на некотором расстоянии от поверхности тела (Иванцов и др., 2018в; Ivantsov et al., 2018b, 2019c) (рис. 22). Косвенное свидетельство присутствия у живого организма некой связующей изомеры структуры предоставляют экземпляры с сильнейшими прижизненными повреждениями. Несмотря на то, что их тела были разделены практически надвое так, что изомеры передней части утыкались своими концами в бока изомеров задней части, ни к какой свободе во взаимном расположении частей это не приводило (Ivantsov et al., 2020b). Наоборот, изомеры в зоне повреждения, продолжавшие расти, испытывали сильные деформации, как будто они не имели достаточного пространства для нормального расширения (табл. XXII, фиг. 3). Вывод о наличии некой «мембраны», скреплявшей поперечные элементы тела дикинсонии, делают также Эванс с коллегами (2017). Прямым указанием на присутствие особого внешнего покрова являются отпечатки, на которых изомерная структура исчезает под нерасчлененной бугорчатой поверхностью (табл. XIX, фиг. 2, 3). Яснее аналогичный покров бывает выражен на отпечатках других видов проартикулят (табл. IX, фиг. 7, 8; табл. XX, фиг. 1-3, 5-7), и это дало основание предположить, что покров на верхней стороне тела проартикулят (и дикинсоний в их числе) не был расчленен, а его внешняя поверхность несла многочисленные, тесно расположенные бугорки (Иванцов и др., 2018в; Ivantsov et al., 2018b, 2019c). Данных о строении нижней стороны проартикулят существенно больше. Их поставляют следы питания, которые создавались животным в спокойной обстановке кормления (Иванцов, Малаховская, 2002; Gehling et al, 2005; Иванцов, 2010б, 2011б, 2013а; Evans et al., 2019а). Полностью развитый след представляет собой, по сути, прямой слепок вентральной поверхности животного. Судя по нему, нижняя сторона тела дикинсоний и ергии была поделена на поперечные элементы так же, как лежащее глубже в теле расчлененное образование (табл. XI, фиг. 2; табл. XII, фиг. 1). Однако имеется и одно существенное отличие. След *Eriphaion axiferus*, сопоставляемый с *D. cf. menneri* (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a) и *D. tenuis* показывает, что на нижней стороне у этих видов имелась широкая осевая нерасчлененная лопасть (табл. XII, фиг. 3-5; табл. XVII, фиг. 5) (Ivantsov, Malakhovskaya, 2002; 2010б, Иванцов, 2011б). Это контрастирует не только с морфологией верхней поверхности тела дикинсоний, но и со строением верхней стороны

расчлененного образования, где у всех дикинсоний изомеры сходятся друг с другом непосредственно на продольной оси. Другое важное следствие из строения следа питания *Eribaion* – это отсутствие у проартикулят вентрально ориентированных ротового и анального отверстий, предполагавшихся у австралийских дикинсоний и *D. cf. tenuis* Зимнегорского местонахождения (например, Wade, 1972; Dzik, Ivantsov, 2002).

Выше, при описании следов проартикулят, был сделан вывод о наличии у этих организмов, по крайней мере, на вентральной стороне тела, ресничек и о развитии у них способности к выделению слизи. Обе эти черты связаны с покровным эпителием. Таким образом, можно предположить наличие у дикинсоний и других проартикулят покровного слизевыделяющего ресничного эпителия (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023).

### *Вентральные карманы*

На отпечатках дикинсоний изредка обнаруживаются удлиненные песчаные валики, которые интерпретируются как слепки неких внутренних полостей (Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972; Jenkins, 1992). Иллюстрировано минимум два таких отпечатка из Южной Австралии и три из Беломорья (Иванцов, 2008, 2011б, 2013а; Ivantsov, Zakrevskaya, 2022). Хотя в действительности такие валики в той или иной степени развития можно видеть на многих отпечатках (например, Ivantsov, Zakrevskaya, 2021а, fig. 5 d, fig. 6 a, fig. 7 c, fig. 8 c). Валики могут иметь переменную ширину и длину, встречаться небольшими группами или покрывать половину и более площади отпечатка, распадаться на цепочки фрагментов и отделяться от отпечатка в виде песчаных стержней (Иванцов, 2006б, 2008, 2011б, 2013а). Расстояние, разделяющее оси соседних валиков соответствует ширине изомеров (табл. XXI, фиг. 5). Но направление их простираения не совпадает с положением границ изомеров верхней пластины расчлененного образования, а коррелирует с границами изомеров сдвинутой нижней пластины. Из чего был сделан вывод о приуроченности структуры к вентральной стороне тела дикинсонии (Иванцов, 2011б). Предполагается, что стержни и валики образовались в результате попадания песчаного осадка в некие удлиненные полости, произошедшего во время тафономического события. В то же время равномерное распределение песка в тонких и длинных полостях принимается за свидетельство связи этих полостей, названных вентральными карманами, на всем их протяжении с внешней средой (Иванцов, 2011б). Подобно ископаемым намского стиля сохранности, вентральные карманы дикинсоний фоссилизуются не только как выполненные песчаником слепки, но и как железистые, исходно пиритовые псевдоморфозы и инкрустации (табл. XXI, фиг. 6) (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023). На КТ изображениях видно, что ожелезненные карманы имеют вид трубок, тянущихся вдоль вентральной стороны тела (табл. XXI, фиг. 8). С внешней средой

каждая трубка была связана щелевидным просветом, выходящим на вентральную сторону (рис. 22). Инкрустированные пиритом стенки щели иногда выступают на слепках нижней стороны дикинсонии в бороздах между изомерами в виде невысоких даек (табл. XXI, фиг. 6, 7). Слабость связей между изомерами на нижней стороне разлагающегося тела может объясняться наличием разделяющих их глубоких щелей. Все трубки ориентированы поперек тела дикинсонии. Нами не обнаружено продольных трубок в районе оси тела, а также каких-либо структур, которые могли бы соединять трубки друг с другом (рис. 22).

Относительно функционального назначения внутренних поперечно ориентированных полостей проартикулят существует не менее трех гипотез. У дикинсоний они признаются боковыми ответвлениями пищеварительной системы (Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972; Jenkins, 1992; Dzik, 1999, 2003). Аналогичные структуры Yorgia E. Дзик (Dzik, 1999, 2003) интерпретировал как гонады. По предположению автора, это были накопительные (пищеварительные) карманы, куда пищевые частицы попадали не через центральную кишку, а непосредственно из внешней среды, через протяженные щели, открывающиеся на нижнюю сторону. Предполагаемым способом передачи частиц было биение ресничек вентрального эпителия (Иванцов, 2006б, 2008, 2011б, 2013а). Однако в противовес нашему раннему предположению, общей продольной полости, которая могла связывать карманы в единую систему, по крайней мере, у дикинсоний и ергии, мы не находим. Соответственно, мы не можем подтвердить и наличие прямого кишечного тракта, некогда реконструированного у этих животных (Jenkins, 1992; Dzik, 1999, 2003). На вероятное отсутствие кишечного тракта у дикинсоний указывает также новейшее исследование биомаркеров (Bobrovskiy et al., 2022).

На ископаемых остатках дикинсоний отсутствуют какие-либо образования, которые можно сопоставить с гонадами и копулятивными органами. Также мы не находим признаков структурированных органов выделения. Твердые отходы, возможно, просто выпадали через щели вентральных карманов. Такой распавшийся на отдельные «колбаски» грубый материал можно видеть на отпечатке гигантского экземпляра *D. tenuis* ПИН, №3993/5195 (Иванцов, 2011б, табл. I, фиг. 3). Более тонкие отходы могли выводиться диффузией через стенку тела, чему могла способствовать небольшая толщина дикинсоний.

#### *Осевой тяж*

На верхней поверхности коллапсировавшего тела дикинсонии часто присутствует призрачный след некой осевой структуры, выраженный как заостряющийся или выполаживающийся на концах валик равномерной ширины (желобок на отпечатке) (рис. 22) (табл. IV, фиг. 1, 2, 4; табл. V, фиг. 11, 14-17; табл. VI, фиг. 5-10). На маленьких экземплярах беломорских дикинсоний (кроме *D. menneri*) он обычно не виден, и начинает появляться при

сантиметровой длине индивида; но на экземплярах средней и большой величины он чаще всего выражен отчетливо (Ivantsov, Zakrevskaya, 2022, 2023). Структура проходит по оси тела вдоль внутренних концов изомеров и, соответственно, она не доходит ни до заднего, ни до переднего концов тела. У широких экземпляров *D. costata* относительная ширина структуры очень мала. Например, у крупного отпечатка ПИН, № 3993/6192 ширина желобка 1,2 мм при ширине тела 172 мм (отношение 1/143). А у одного вида беломорских дикинсоний, традиционно определяемого как *D. lissa*, обладающего очень узким телом, она гораздо больше (табл. XIV, фиг. 1-9). У среднего по размеру экземпляра ПИН №3993/5512 (табл. VII, фиг. 1, 2) ширина желобка 2,5 мм при ширине тела 23 мм (отношение 1/9) (Ivantsov, Zakrevskaya, 2022). Структура в целом может крайне резко выделяться в рельефе отпечатков (табл. IV, фиг. 4; табл. VII, фиг. 1-9), но при высокой степени разложения тканей она исчезает (табл. V, фиг. 18). По-видимому, она представляла собой некий стержень или тяж, залегающий внутри тела дикинсоний (Wade, 1972; Runnegar, 1982; Gehling, 1991; Jenkins, 1992; Evans et al., 2019a; Ivantsov, Zakrevskaya, 2022). Материал, из которого состоял осевой тяж, был гибким и при фоссилизации вел себя иначе, чем вещество окружающих областей тела. Он был более плотным, но менее стойким к биохимическому разложению, чем вещество расчлененного образования. Тяж не одинаково проявляется в рельефе коллапсированных тел разных видов дикинсоний. У *D. cf. menneri* он очень слабый, а у *D. costata* и *D. tenuis* может быть высоким и выглядит одиночным, хотя у некоторых экземпляров намечается его разделение продольной бороздкой на две части (табл. XIX, фиг. 4, низ фотографии). У беломорских *D. lissa* он предстает очень высоким и, очевидно, двойным. На слепках образцов этого вида он состоит из двух параллельных валиков, отстоящих друг от друга на некоторое расстояние (табл. VII, фиг. 1-9). Соответствующие валикам структуры до некоторой степени независимо реагировали на деформации. Так, у изображенного зигзагообразно изогнутого экземпляра на участке, поднятом крутой складкой, левая порция осевого тяжа осталась неизменной, а правая слегка расширилась и сплющилась (табл. VII, фиг. 8). Двойной тяж присутствует у всех экземпляров беломорской *D. lissa* и, похоже, именно он обеспечивал плавность изгибов узкого и тонкого тела этого вида. Непонятно, был ли тяж сегментирован. Возможно, нет, поскольку видимые на его отпечатках насечки кажутся продолжением бороздок, разделяющих изомеры боковых областей тела. На всех образцах дикинсоний как из нашей коллекции, так и опубликованных, осевой тяж имеет четко обозначенные ровные боковые границы. Очевидно, что он не имел боковых отростков и видимых связей с вентральными карманами. На то, что осевой тяж и вентральные карманы не составляют единого образования, указывает также и разная



тафономическая судьба этих структур: тяж никогда не сохраняется в виде песчаного слепка или пиритовых инкрустаций.

Осевой тяж на отпечатках напоминает осевую лопасть следа *Eriβαion axiferus*. Однако имеются существенные различия. Несмотря на вариации в степени проявленности на ископаемых остатках, осевой тяж выглядит как возвышение над более или менее ровной поверхностью коллапсировавшего тела и по краям ограничен перегибом поверхности. Границы изомеров проходят через это возвышение от его краев до самой оси тела. Напоминающая его лопасть на следе *Eriβαion axiferus* на всех образцах выражена одинаково, и ограничена по краям бороздой. Бороздки-границы метаизомеров следа утыкаются в эту борозду, и не переходят через нее. Иными словами, валик на спинной стороне – это результат пропечатывания сквозь покровы некой внутренней структуры, а лопасть на брюшной стороне – это структура поверхности тела. Кроме того, лопасть на следе никогда не бывает двойной. А на следах *Eriβαion costatus*, принадлежащих *D. costata*, она вовсе отсутствует (табл. XII, фиг. 6, 7), хотя ложбина от осевого тяжа обычно четко выражена на среднего и крупного размера отпечатках тела этого вида (Иванцов, 2010б, 2011б; Ivantsov, Zakrevskaya, 2022). Из других проартикулят резкий двойной тяж демонстрирует *Ivovicia rugulosa* (табл. II, фиг. 4), слабо выраженный одиночный тяж имеется у *Andiva*, *Ovatoscutum* и *Yorgia* (табл. II, фиг. 1, 3, 5 7). Резко выраженная осевая структура присутствует на отпечатках *Vendia rachiata*. Однако в этом случае, кроме продольного стержня, имеются и короткие боковые отростки, заходящие в каждый изомер (табл. I, фиг. 4, 5). Гомология осевого тяжа дикинсоний и осевой структуры вендии не очевидна.

Природа линейной осевой структуры дикинсоний обсуждается. Предполагается, что в таком виде мог сохраниться заполненный пищей кишечник (Wade, 1972; Runnegar, 1982; Gehling, 1991; Jenkins, 1992), но также считается, что это был механический артефакт, возникший в процессе фоссилизации (Brasier, Antcliffe, 2008) или что осевая структура «midline» являлась подобием плотной мембраны, к которой крепились поперечные элементы (Gehling et al., 2005; Evans et al., 2017). В одной из своих работ С. Эванс с коллегами (Evans et al., 2019a) предполагают, что «midline» была заполнена флюидом и выполняла функцию гидростатического скелета при работе различных мышц дикинсонии. Беломорские экземпляры определенно показывают, что это была реальная анатомическая структура. Наиболее вероятным назначением осевого тяжа была внутренняя опора при мышечно-обусловленном движении (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023). Различие в степени его развитости у разных видов дикинсоний может быть связано с преобладанием у них или ресничного, или мышечного способа движения. Сильное сопротивление изгибанию при жизни и сжатию при фоссилизации позволяет предполагать, что вещество осевого тяжа дикинсоний по плотности

и упругости приближалось к вакуолизированным клеткам нотохорда хордовых. В то же время, сдвоенность структуры сближает ее с аксохордом первичноротых, мышечные тяжи которого также образуют пару (Lauri, 2014; Brunet et al., 2015).

*Внутренняя структура зимнегорской D. cf. tenuis*

На нескольких уровнях Зимнегорского местонахождения встречаются своеобразные отпечатки *D. cf. tenuis*, отличающиеся резко сокращенной шириной, увеличенной глубиной и волнообразным рельефом поверхности. Видимый рисунок изгибов этого рельефа складывается в единую структуру вполне определенного строения (табл. IX, фиг. 1-5) (Dzik, Ivantsov, 2002). У данной структуры обособляется линейно вытянутый приосевой канал и многочисленные боковые ответвления. Передняя половина приосевого канала широкая (она примерно вдвое превышает ширину осевого тяжа *D. tenuis* соответствующего размера), а задняя – узкая и именно от нее в обе стороны в чередующемся порядке отходят ответвления. Две первые пары ответвлений разделяются несколько раз, так что в результате структура равномерно покрывает все пространство тела, за исключением неширокой прикраевой полосы. Все боковые ответвления направлены примерно перпендикулярно к границам изомеров. Число ответвлений внутренней структуры в несколько раз меньше числа изомеров. Образование появляется только у крайне узких экземпляров *D. cf. tenuis* и, по-видимому, вследствие резкого спазматического бокового сжатия их тел перед захоронением. Предположительно, так проявляется некая внутренняя структура, которая располагалась глубже верхнего слоя расчлененного образования (Dzik, Ivantsov, 2002; Иванцов, 2004а, 2006б, 2008; Zang, Reitner, 2006). При этом на отпечатках с внутренней структурой более узкий осевой тяж отсутствует и наоборот. Такой антагонизм проявления свидетельствует о расположении внутренней структуры выше осевого тяжа (рис. 22). Резкое несоответствие числа ответвлений внутренней структуры и количества изомеров расчлененного образования, а также несовпадение направления их простиранья могут быть свидетельством различия в характере расчленения внутренних областей тела дикинсонии и ее покровов.

Структура отсутствует у дикинсоний других видов, но также у *D. tenuis* за пределами Зимнегорского местонахождения. Появление ее только у одного вида и в пределах одного района показывает, что она является частным приобретением одной из популяций дикинсоний (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023). Тем не менее, близкие по морфологии внутренние структуры можно различить у других проартикулятов. Например, очень похожее образование имеет *Suanopus*. Структура цианоруса отличается, в основном, лишь отсутствием передней неразветвленной части приосевого канала (табл. I, фиг. 8, 9) (Иванцов, 2004а). Некая внутренняя структура, состоящая из осевого стержня и коротких боковых отростков, имела

у *Vendia rachiata* (табл. I, фиг. 4, 5) (Иванцов, 2004а). Тонкие ветвящиеся каналыцы заполняли переднюю лопасть у *Yorgia* (табл. II, фиг. 5; табл. XX, фиг. 4) и *Marywadea* (Gehling, 1991; Jenkins, 1992). Структура зимнегорской *D. cf. tenuis* интерпретировалась как пищеварительный тракт со слепыми дивертикулами (Dzik, Ivantsov, 2002), пищеварительно-распределительная система (Иванцов, 2004а, 2006б, 2008) или гастроваскулярная система гребневикулов (Zang, Reitner, 2006). Тем не менее, ни спереди, ни сзади она не имеет видимых выходов во внешнюю среду. Назначение ветвящихся внутренних структур некоторых проартикулят остается неопределенным. Их архитектура определяет спектр вероятных функций в организме накоплением и распределением или сбором и выведением каких-либо веществ. Однако видимое отсутствие выходов во внешнюю среду ограничивает их только внутренними областями тела.

### *Мышцы*

Тело дикинсонии было способно растягиваться и сжиматься в широких пределах (Wade, 1972; Runnegar, 1982; Evans et al., 2019a, b). Хотя остатки мышечных волокон на отпечатках дикинсоний не фиксируются, способность к сжатию тела и иногда наблюдаемые концентрические складки (табл. XIX, фиг. 4) могут быть косвенными признаками, позволяющими предполагать наличие у этих организмов мышечной системы (Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972; Runnegar, 1982; Gehling, 1991; Jenkins, 1992; Gehling et al., 2005). Гипотетически, дикинсонии должны были обладать системой разнонаправленных мышечных волокон, включающей продольные, поперечные, круговые и, возможно, диагональные (Runnegar, 1982; Gehling, 1991; Jenkins, 1992). На то, что мышцы использовались дикинсонией при движении, может указывать часто наблюдаемая асимметрия правой и левой сторон тела по длине и ширине (Evans et al., 2019a; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a), а также способность животного проталкиваться сквозь песчаный осадок (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a). Тело дикинсоний могло сжиматься не только в целом, но и в отдельных своих частях, что хорошо видно на изгибах, зафиксированных на отпечатках (табл. VII, фиг. 1, 7, 8). Крутые змеевидные изгибы *D. lissa*, сопровождающиеся сжатием и расширением изомеров, проще всего объяснить поочередными сокращениями правой и левой сторон тела, обусловленными действием продольно-ориентированных мышц (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023). Незаурядная высота узких экземпляров зимнегорской *D. cf. tenuis* также, предположительно, была вызвана резким мышечным сжатием. Ветвящаяся внутренняя структура, которая наблюдается на этих отпечатках, по-видимому, проявляется вследствие ее облекания слоем ткани, содержащей спазматически сжавшиеся мышечные волокна.

## Глава 5. Рост, онтогенетические преобразования и регенерация у дикинсоний

### *Рост, размножение и онтогенетические преобразования*

Особенности роста дикинсоний рассматриваются во многих публикациях. Считается, что он осуществлялся за счет двух процессов: генерации новых изомеров и их разрастания, т.е. увеличения линейных размеров (Runnegar, 1982; Evans et al., 2017, 2021; Hoekzema et al., 2017; Dunn et al., 2018; Ivantsov, Zakrevskaya, 2022). Несмотря на приращение количества изомеров, самые длинные из них всегда находятся вблизи середины тела дикинсонии (Hoekzema et al., 2017), или на расстоянии около 1/3 от переднего конца (Evans et al., 2021). С увеличением длины тела размер передних изомеров систематически возрастает, а задних остается более или менее одинаковым (Evans et al., 2021). Более того, самые крайние на заднем конце изомеры настолько малы, что их бывает сложно разглядеть из-за маскирующего влияния зернистости несущей породы. Поэтому обычно считается, что именно на заднем конце находилась зона роста у этих организмов (напр. Runnegar, 1982). Считается, что генерация изомеров протекала в течение всей жизни дикинсонии (Sperling, Vinther, 2010; Hoekzema et al., 2017), или что имелось некоторое неопределенное ограничение их числа (Evans et al., 2017; Reid et al., 2018). При этом предполагается, что скорость генерации уменьшалась в ходе онтогенеза (Sperling, Vinther, 2010; Evans et al., 2017; Hoekzema et al., 2017; Dunn et al., 2018). Впрочем, иногда четко указывается, что добавление новых «билатеральных элементов» происходило только на начальной стадии онтогенеза *D. costata*, и что оно прекращалось по достижению порядка 60 (Runnegar, 1982) или 70-75 (Gehling et al., 2005) их, и далее рост происходил только путем увеличения линейных размеров элементов. Это положение находит подтверждение в наличии отдельных экземпляров дикинсоний, задние изомеры которых имеют крупные размеры, сопоставимые с размером изомеров остального тела. Один такой австралийский экземпляр *D. costata* (SAM P49354 или SAM P49355 в разных публикациях) иллюстрирован во многих работах (Wade, 1972; Runnegar, 1982; Seilacher, 1989; Retallack, 2007; Dunn et al., 2018; Evans et al., 2021). Крупнейший для Беломорья экземпляр *D. tenuis*, с видимой длиной 55 см, также демонстрирует большие задние изомеры (табл. VI, фиг. 9, табл. XXV, фиг. 13) (Иванцов, 2007а). Тем не менее, исключительность таких индивидов дикинсоний позволяет предполагать, что прекращение генерации изомеров у них является их собственной индивидуальной особенностью, представляя не норму, а отклонение онтогенеза (тератологический дефект). Вариациями соотношения скоростей генерации и разрастания, а не способностью дикинсонии к сжатию, может быть альтернативно объяснено

существование отпечатков с узкими или же с экстремально широкими изомерами (например, экземпляр, изображенный Evans et al., 2021, suppl. fig. S8 B). Период резкого преобладания генерации над разрастанием был установлен в онтогенезе *D. tenuis* (Закревская, Иванцов, 2015; Zakrevskaya, Ivantsov, 2017a). Следует признать, что взаимодействие процессов генерации новых поперечных элементов и их разрастания в ходе развития дикинсоний изучено недостаточно. В конкретных онтогенезах, кроме асинхронности этих процессов (Evans et al., 2021) было возможно прекращение генерации и, по-видимому, уменьшение размеров изомеров (см. ниже).

Относительная скорость разрастания изомеров в разных частях тела дикинсонии различается: медленнее всего увеличивается длина передних изомеров, а быстрее всего – задних (Hoekzema et al., 2017; Evans et al., 2017, 2021). Это справедливо и для других проартикулятов. А у *Andiva* с ростом относительная длина последних изомеров возрастает многократно, изменяясь от примерно 1/5 до 2/3 общей длины тела (табл. II, фиг. 1-3) (Ivantsov, Zakrevskaya, 2022). Передняя лопасть дикинсоний разрастается медленнее изомеров: занимая около половины тела у маленьких экземпляров, она постепенно теряет в относительной площади, и у крупных экземпляров сравнивается по размерам с близлежащими передними изомерами (табл. V, фиг. 3-12).

Прямых данных о способе размножения дикинсоний нет. Изученные образцы не демонстрируют структур, которые можно было бы интерпретировать как копулятивные органы или гонады. Правда, гонады у *Dickinsonia*, а также у проартикулятов родов *Yorgia* и *Spriggina* показаны на художественных реконструкциях Е. Дзика (Dzik, 1999, 2003; Dzik, Ivantsov, 1999, 2002; Dzik, Martyshyn, 2015). Однако, по моему мнению, за гонады у *Yorgia* были приняты вентральные карманы. Реконструкция многочисленных метамерных поперечно ориентированных «гонад» у зимнегорской *D. cf. tenuis* (Dzik, Ivantsov, 2002) основана на случайных деформациях одного плохо сохранившегося экземпляра. А парные продольные, проходящие практически через все тело, «гонады» *D. costata* (Dzik, Martyshyn, 2015) воссозданы по одному австралийскому экземпляру с асимметричной концентрической складкой неясного генезиса. Также в популяциях дикинсоний и других проартикулятов не наблюдается морфологического полиморфизма, который можно было бы связать с половыми различиями. Однако мы не видим и признаков вегетативного размножения, хотя они должны быть легче различимы на ископаемом материале: задние концы некоторых индивидов дикинсоний Лямецкой популяции, отделенные швом от остального тела, являются свидетельством регенерации, а не паратомии (см. ниже). Оценивая возможности, распространение у дикинсоний полового размножения следует признать наиболее вероятным.

*Онтогенетические преобразования D. costata*

Среди всех видов дикинсоний, в наиболее полной мере ряд онтогенетических преобразований установлен для *D. costata* (Evans et al., 2017, 2021; Zakrevskaya, Ivantsov, 2017b; Reid et al., 2018; Иванцов, Закревская, 2021; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021d, 2022). Совокупность индивидов беломорской *D. costata* демонстрирует разделение на две размерные группы с максимумом у маленьких экземпляров (Ivantsov, Zakrevskaya, 2022). Резкое преобладание в ископаемых комплексах маленьких экземпляров *D. costata* характерно также для австралийских захоронений (например, Reid et al., 2018). Аналогичную картину показывает популяция *Dickinsonia* sp. из чернокаменной свиты Среднего Урала (Sozonov et al., 2019) и лямецкая популяция *D. cf. menneri* (Ivantsov et al., 2020b). Объяснить такое соотношение можно низкой выживаемостью дикинсоний в эдиакарских сообществах (Droser et al., 2020). Но также и выявленной способностью этих животных выбираться из-под захоранивающего их осадка, особенно результативной у особей крупного размера (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a).

Отмечается сохранение в онтогенезе *D. costata* более или менее одинаковых пропорций (Runnegar, 1982; Retallack, 2007; Gold et al., 2015), что находит подтверждение на зимнегорском материале для экземпляров длиной от 1 до 33 мм (табл. V, фиг. 1-10). По заключению С. Эванса с коллегами (Evans et al., 2017, 2021), постоянство пропорций тела было критически значимым для дикинсоний, тогда как различие в числе и размере поперечных элементов не имело значения. Это положение нуждается в уточнении, поскольку у иных видов дикинсоний с увеличением размеров тела и числа слагающих его изомеров отношение длины к ширине заметно изменяется (табл. VI, VII). Другие исследователи более осторожно пишут об изометрическом росте *D. costata* только в пределах исследованного ими диапазона размеров (6,3-26,7 мм длины) (Reid et al., 2018). А. Seilacher (1989) определял характер роста дикинсоний как аллометрический, отмечая, что с возрастом контур их тела становится более вытянутым. Также аллометрическим, но на основании неравномерности темпов разрастания поперечных элементов, признают рост *D. costata* R.S. Hoekzema с коллегами (Hoekzema et al., 2017).

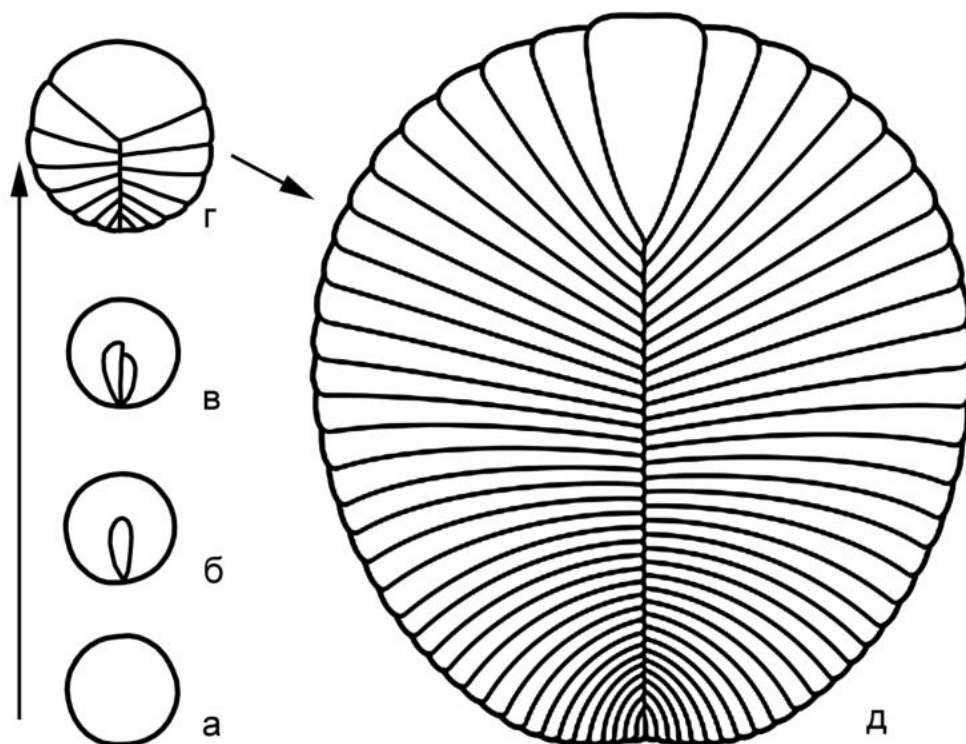


Рис. 25. Возрастные изменения тела *D. costata*, вид с верхней стороны: (а-в – гипотетические стадии) (Иванцов, 2008, с изменениями).

Диапазон вариаций длины тела *D. costata*, документированный для австралийских популяций, составляет от 3,8(4,1) до 140,5 мм, с минимальным числом поперечных элементов 7 и максимальным достигающим до 120 (Wade, 1972; Runnegar, 1982; Evans et al., 2017). По другим данным, австралийская костата достигает в длину 177,5 мм (Retallack, 2007) и даже 250 или 270 мм (Reid et al., 2018; Jenkins, 1992). Беломорский материал позволяет расширить документированный диапазон размеров *D. costata* как в сторону уменьшения, так и увеличения (Иванцов, Закревская, 2021; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021d, 2022). Самые маленькие зимнегорские экземпляры, демонстрирующие признаки *D. costata*, имеют длину 1,5-2 мм. Число видимых изомеров у них не превышает 5-7, а передняя лопасть занимает около половины от общей площади отпечатка (табл. V, фиг. 3, 4). Однако в моновидовом захоронении Z3(X), где все экземпляры подчеркнуты органическим веществом, встречаются также аналогичные округлые отпечатки и меньшего размера. Поперечное расчленение у них менее заметно и число изомеров установить не удастся (табл. V, фиг. 2, 3). У наименьших по размеру экземпляров из этого захоронения (диаметром 1-1,2 мм) расчленение совсем не проявляется (табл. V, фиг. 1); что может объясняться неблагоприятным соотношением плотности тонкого тела и величины зерна несущей породы.

Но, судя по тренду умножения числа изомеров с увеличением размера тела, при диаметре менее 0,4 мм *D. costata* не имела расчленения. Такая малорасчлененная или неметамерная форма дикинсоний могла распространяться в планктоне (Иванцов, 2007а; Иванцов, Закревская, 2021; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021d, 2022). Не сформировавшие изомеров индивиды не имели и вентральных карманов, поскольку те напрямую связаны с разделяющими изомеры бороздами. Такие индивиды, вероятно, питались иначе, чем расчлененные особи, может быть, не питались совсем. Исходя из этого, мы можем предположить, что дикинсонии в своем развитии могли проходить через планктонную, возможно, не питающуюся стадию (рис. 25).

Тотальная деформированность крупных экземпляров не позволяет проводить стандартных измерений. Поэтому статистическая картина онтогенетических изменений *D. costata* объективно не может быть полной. Тем не менее, качественное состояние основных признаков может быть описано. В ходе онтогенеза облик *D. costata* претерпевает явные изменения: увеличивается степень расчлененности тела, а передняя лопасть, очень крупная у молодых экземпляров, с возрастом сокращается по своим относительным размерам и площади (Runnegar, 1982; Иванцов, 2006б, 2008; Dunn et al., 2018); ее форма изменяется от почти полукруглой до субтреугольной, а затем лентовидной (табл. V, фиг. 4-12). Широко вытянутые изомеры в целом сохраняют свое положение в средней части тела на всем протяжении наблюдаемого размерного ряда беломорской *D. costata*, хотя у отдельных экземпляров (табл. V, фиг. 9) они могут незначительно смещаться в сторону заднего конца. Осевой тяж начинает проявляться как валик (глубокая борозда на отпечатке) при длине экземпляра 15-30 мм (табл. V, фиг. 8) и четко виден у всех более крупных образцов (табл. IV, фиг. 1, 4; табл. V, фиг. 11). Валик одиночный, очень узкий. Его относительная ширина составляет 0,01-0,04 от ширины тела. Невозможно определить, на каком этапе онтогенеза у беломорской *D. costata* появлялись (начинали функционировать) пищесборные карманы, но следы питания наименьшего размера обнаружены у особи, имеющей 14 пар изомеров и длину тела 5,8 мм (табл. XII, фиг. 1).

В отличие от австралийской, зимнегорская *D. costata* в целом была шире (Evans et al., 2017, 2021; Ivantsov, Zakrevskaya, 2022). В группе малого и среднего размера соотношение длины и ширины лучше всего описывается линейным трендом, и это может означать, что в отношении пропорций тела в диапазоне от 1 до 33 мм рост был изометрическим. Судя по наименее деформированным образцам, за пределами группы малого и среднего размера относительная ширина тела беломорской *D. costata* несколько уменьшается. Но все же она остается стабильно высокой, и на отпечатке одного экземпляра, который испытал продольное сжатие, даже превышает длину. Гигантский экземпляр, длиной 390 мм, был



обнаружен всего один (табл. V, фиг. 11-13), и наблюдается значительный отрыв его от менее крупных особей. По своим пропорциям он приближается к австралийским представителям вида и несколько напоминает беломорских *D. tenuis* небольшого размера (табл. VI, фиг. 4). Однако отличие его от больших *D. tenuis* разительное (табл. VI, фиг. 9, 10). Нет никаких оснований предполагать, что этот экземпляр не принадлежит к *D. costata*. Число видимых изомеров у него превышает 225 пар; при этом изомеры заднего конца сохраняют маленькие размеры (табл. V, фиг. 13). У менее крупного экземпляра с длиной 145 мм число изомеров составляет около 135 пар, что также превышает указанные критические для вида значения 60 или 75 «билатеральных элементов» (т.е. пар изомеров) (Runnegar, 1982; Gehling et al., 2005). Однако задние изомеры у него также очень маленькие. По-видимому, временной разрыв между моментом заложения последних изомеров и гибелью организма в обоих случаях не был длительным. Это позволяет заключить, что генерация изомеров происходила в течение всего доступного для наблюдения отрезка жизненного цикла *D. costata* и что длина в 39 см не является предельной для этого вида.

#### *Онтогенетические преобразования D. tenuis*

В скоплениях отпечатков Карахтинского и Солзинского местонахождений маленькие экземпляры дикинсоний похожи на *D. costata* (округлое тело, большая передняя лопасть, малое число сравнительно широких изомеров) (табл. VI, фиг. 1-3), а все более крупные особи имеют характерные черты строения *D. tenuis* (удлиненное тело, маленькая передняя лопасть, более тонкие и многочисленные изомеры) (табл. VI, фиг. 4-10). Также и в Зимнегорском местонахождении, несмотря на то, что в нем присутствуют остатки минимум трех видов дикинсоний, все маленькие экземпляры демонстрируют признаки *D. costata* (Ivantsov, Zakrevskaya, 2022). По соотношению длины тела к числу изомеров совокупность маленьких экземпляров дикинсоний Карахтинского местонахождения не отличается от типичных *D. costata* любого размера из Зимних гор (Zakrevskaya, Ivantsov, 2017a). У *D. tenuis* с увеличением размеров линия тренда резко меняет свое направление, и прирост изомеров происходит быстрее, относительно увеличения размеров ископаемого. Переход из первой во вторую совокупность происходит скачкообразно, но без перерыва последовательности. В связи с этим нами было предположено, что обе совокупности Карахтинского местонахождения представляют собой различные стадии онтогенеза одного вида – *D. tenuis* (Закревская, Иванцов, 2015; Zakrevskaya, Ivantsov, 2017a, b). Переход от одной стадии к другой сопровождается приостановкой роста и резким, практически двукратным, увеличением числа изомеров, а также сокращением ширины передней лопасти и организм

принимает облик типичной *D. tenuis*. Качественно сходную картину показывают дикинсонии захоронения SL1(VII) Солзинского местонахождения.

#### *Онтогенетические преобразования других проартикулят*

Маленькие экземпляры дикинсоний с признаками *D. costata* начинают встречаться только с верхов сюзьминских слоев, синхронно с появлением *D. tenuis* (рис. 5). Молодая форма более древней лямии *D. cf. menneri* отличается от *D. costata* короткой передней лопастью и многочисленными тонкими изомерами. В процессе индивидуальных изменений передняя лопасть у этого вида приобретает грушевидные очертания, но сохраняет свою относительно большую величину (табл. VIII, фиг. 1-4). Минимального размера экземпляр *D. lissa* из нашей коллекции имеет длину около 15 мм, при этом изомеры у него едва различимы (табл. VIII, фиг. 4). Меньшего размера экземпляры не определяются в захоронениях, возможно, вследствие своей исключительной тонкости. Поэтому степень их сходства с молодыми *D. costata* установить невозможно. С возрастом тело беломорской *D. lissa* сильно удлиняется (соотношение ширины к длине может составлять менее 0,2), а без того маленькая передняя лопасть сокращается в своей относительной длине, становясь заметно короче передних изомеров. У всех видов дикинсоний в ходе роста количество изомеров многократно увеличивается.

У проартикулят других родов характер индивидуальных преобразований может быть иным, чем у дикинсоний. Почти не изменяется число изомеров у маленьких организмов, колеблясь между 3-4 парами (3 слева и 3-4 справа на слепках) у *Paravendia* (табл. I, фиг. 2, 3) и 8-10 у *Sephalonega* (табл. I, фиг. 7) (Ivantsov, 2007; Ivantsov et al., 2019c). Но и у *Andiva*, отдельные представители которой достигали очень больших размеров, у маленьких экземпляров длиной 25 мм и крупных, превышающих по длине 180 мм, число изомеров одинаковое и составляет около 70 пар (табл. II, фиг. 1, 3). Показанное Ф. Данн с коллегами (Dunn et al., 2018) на одном достаточно крупном экземпляре беломорской андивы неполное разделение (или слияние) двух задних изомеров, по-видимому, является артефактом фоссилизации. Образование новых изомеров происходило, когда длина этого экземпляра была, наверное, на порядок меньше зафиксированной отпечатком. Очевидно, что рост проартикулят этих родов на доступном для наблюдения отрезке их онтогенеза был близок к изометрическому и происходил только за счет разрастания, тогда как вторая его составляющая – приращение изомеров – практически полностью исключалась (аналогичное явление – рост только за счет разрастания при фиксированном числе поперечных элементов – установлено в онтогенезе еще одного знакового представителя эдиакарской биоты – *Ernietta plateauensis* (Ivantsov et al., 2016)). Тем не менее, его нельзя читать строго

изометрическим, поскольку относительная скорость удлинения изомеров на противоположных концах тела не была одинаковой.

### *Прижизненные повреждения и регенерация у дикинсоний*

Исследователям древнейшей истории Земли хорошо известна романтическая гипотеза «Эдиакарского сада» М. МакМенамина. Она основана на предположении о тотальном распространении в экзотической макробиоте эдиакария «мирных» организмов: неподвижных, питавшихся за счет фотосинтеза, хемо- и фотосимбиоза или осмотрофии (McMenamin, 1998; Seilacher, 1999; Laflamme et al., 2004; Laflamme, Narbonne, 2008). Однако работы двух последних десятилетий показали присутствие в бентосных сообществах морских мелководий позднего эдиакария активно передвигавшихся многоклеточных животных, оказывавших разрушающее воздействие на объекты своего питания. Представители рода *Dickinsonia* и близкого к нему рода *Yorgia* выедали верхний слой микробных матов, формируя на нем глубокие и широкие углубления, собранные в вереницы (Иванцов, Малаховская, 2002; Gehling et al., 2005; Иванцов, 2010б, 2011б; Evans et al., 2019а). Близкая к моллюскам *Kimberella* была вооружена острыми «зубами», с помощью которых царапала микробный мат и даже вырывала из него большие куски (Ivantsov, 2013а; Gehling et al., 2014). Мелкие организмы, оставлявшие следы *Helminthoidichnites*, по всей видимости, питались веществом погребенных матов и тел погибших макроорганизмов, в том числе относящихся к таким сравнительно высокоорганизованным существам как *Dickinsonia* и *Spriggina* (Gehling, Droser, 2018; Evans et al., 2020). Можно предполагать, что активные, обладавшие соответствующими навыками и вооружением, животные нападали на других эдиакарских многоклеточных, нанося им существенные ранения. Наличие таких ранений может быть определено по характеру прижизненных, т.е. не приведших сразу к гибели организма, повреждений. Кроме указания на возможное присутствие в сообществе хищников, важна и реакция тела жертв на повреждения. Она может многое сказать об уровне организации вымерших существ, характере их взаимодействия с окружающей средой и биотой, возможности регенерации.

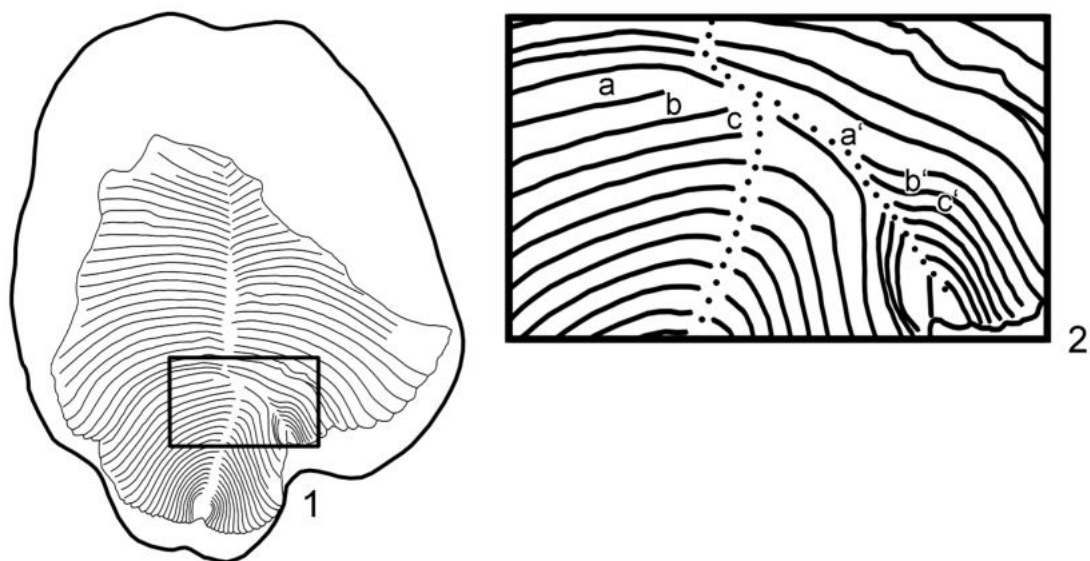


Рис. 26. Деформированный экземпляр *Dickinsonia* cf. *menneri* ПИН, № 4716/5146, схематическая прорисовка по фотографии (табл. VIII, фиг. 8, 9): (1) – общий вид, (2) – деталь; пунктиром показана раздваивающаяся осевая линия (а-с, и а'-с' – последовательно сформировавшиеся изомеры левого и правого рядов в начальной стадии расщепления зоны роста). Экземпляр демонстрирует постепенность процесса расхождения двух новообразованных зон роста. Можно видеть, что на первых порах после возобновления образования изомеров в левой их серии появлялись изомеры только на левой стороне (а-с), а в правой серии – только на правой стороне (а'-с') (Ivantsov et al., 2020b).

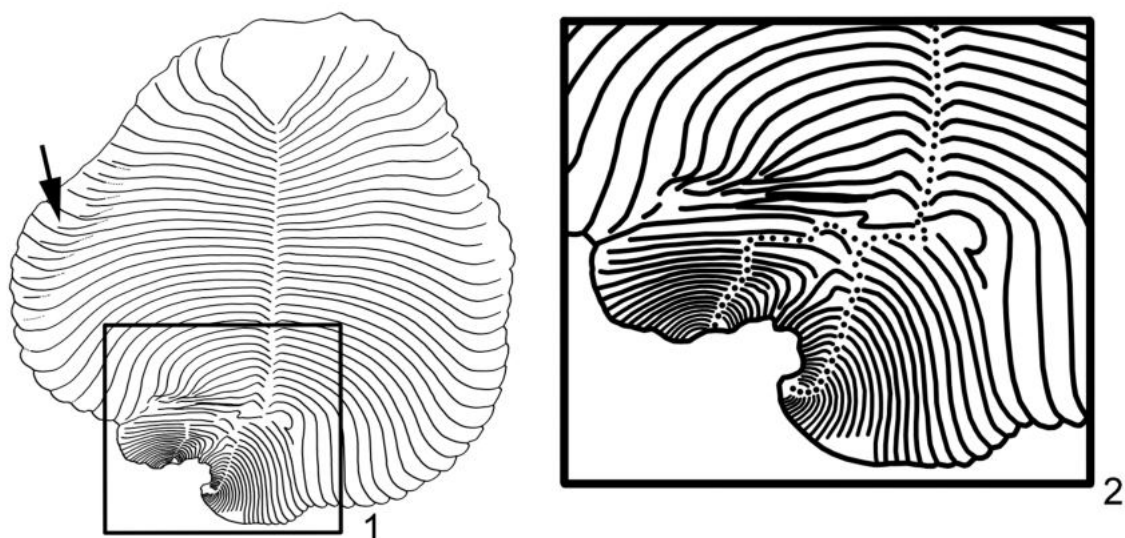


Рис. 27. Деформированный экземпляр *Dickinsonia* cf. *menneri* ПИН, № 4716/5188, схематическая прорисовка по фотографии (табл. VIII, фиг. 6, 7): (1) – общий вид, (2) – деталь; пунктиром показана раздваивающаяся осевая линия (Ivantsov et al., 2020b).

Прижизненные повреждения, которые могут быть выявлены на ископаемых остатках, подразделяются на три группы: исцеленные травмы, тератологические изменения (пороки развития) и патологические изменения (результат болезни или паразитарного заражения) (Babcock, 1993). Однако на остатках макроорганизмов эдиакария признаки прижизненных повреждений встречаются крайне редко. В единственной известной автору публикации на эту тему рассматриваются разрастания лопастей кроны у одного из видов стебельчатых петалонам или рангеоморф (Kenchington et al., 2018). Предполагается, что эти разрастания были ответом организма на некие повреждения, хотя сами повреждения не описываются. Известны также биогенные повреждения (сверления) карбонатных трубок рода *Cloudina* (Hua et al., 2003). Но эти повреждения, по-видимому, привели к гибели жившего в трубке организма, или же они были образованы на уже покинутой трубке. Т.е. к категории прижизненных их отнести нельзя. Редкость обнаружения прижизненных повреждений у эдиакарских существ может быть объяснена трудностью отделения такого рода дефектов от повреждений, полученных во время гибели и захоронения, от деформаций тела, связанных с нормальной жизнедеятельностью, от наложенных на отпечаток структур поверхности ископаемого дна и неоднородностей осадка. Лишь в случае выраженной реакции организма на оказанное на него воздействие прижизненные деформации могут быть выделены из совокупности наблюдаемых морфологических отклонений. Однако характер нелетального воздействия и природа повреждающего фактора не всегда могут быть установлены.

Отпечатки дикинсоний часто демонстрируют отклонения от идеальной морфологии, выраженные в сжатии, растяжении, искривлении, сморщивании и разнообразной складчатости тела, наложении одних участков тела на другие и перекрещивании слоев. Иногда на отпечатке наблюдается исчезновение части тела или его фрагментация. Возникновение этих деформаций объясняется тафономическими причинами: сложением, скручиванием, растягиванием, разрывом тела при захоронении (Gehling et al., 2005; Evans et al., 2019b; Seilacher, 1989; Brasier, Antcliffe, 2008), отрывом некоторых его частей от поверхности дна потоком воды (Evans et al., 2015), смещением друг относительно друга структур верхней и нижней сторон тела (Иванцов и др., 2019б; Ivantsov et al., 2019с), внедрением осадка внутрь тела (Dzik, 2003). К категории органических деформаций, связанных с нормальной жизнедеятельностью дикинсонии, могут быть отнесены концентрические складки, сокращение площади поверхности тела относительно следа питания, асимметрия правой и левой сторон тела по длине и ширине. Считается, что они образовались в результате мускульных сокращений при движении организма или вследствие общего сжатия тела, предшествовавшего гибели (Gehling, 1999; Gehling et al., 2005; Evans et

al., 2019; Seilacher, 1989; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a, 2023). Очевидным критерием отнесения тех или иных дефектов к категории прижизненных является наличие компенсационных изменений морфологии тела вокруг повреждения и иные признаки залечивания. И такого рода повреждения были найдены нами у беломорских дикинсоний (Иванцов и др., 2018б, 2020; Ivantsov et al., 2018a, 2020b).

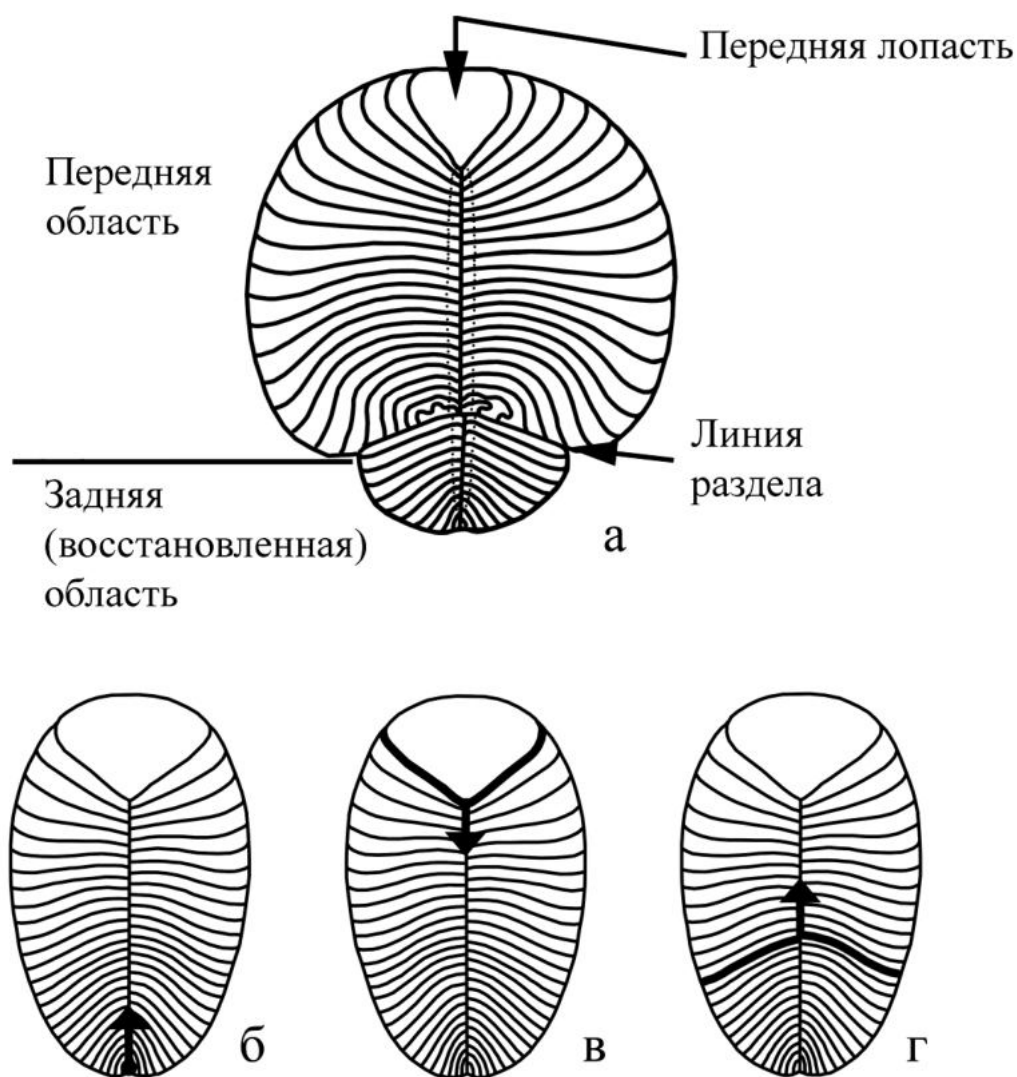


Рис. 28. а – элементы строения прижизненно деформированного экземпляра *Dickinsonia* cf. *menneri* среднего размера, вид с верхней стороны (количество изомеров сокращено); б, г – гипотетические варианты расположения места образования новых изомеров у молодого экземпляра дикинсонии (точка или жирная линия): б – на заднем конце тела (Runnegar, 1982; Иванцов, 2008; Gold et al., 2015), в – по сторонам треугольной лопасти (Hoeckzema et al., 2017; Dunn et al., 2018), г – на переднем крае некой первичной группы изомеров; стрелка указывает направление кажущегося перемещения изомеров вдоль оси растущего организма (Ivantsov et al., 2020b с изменениями).

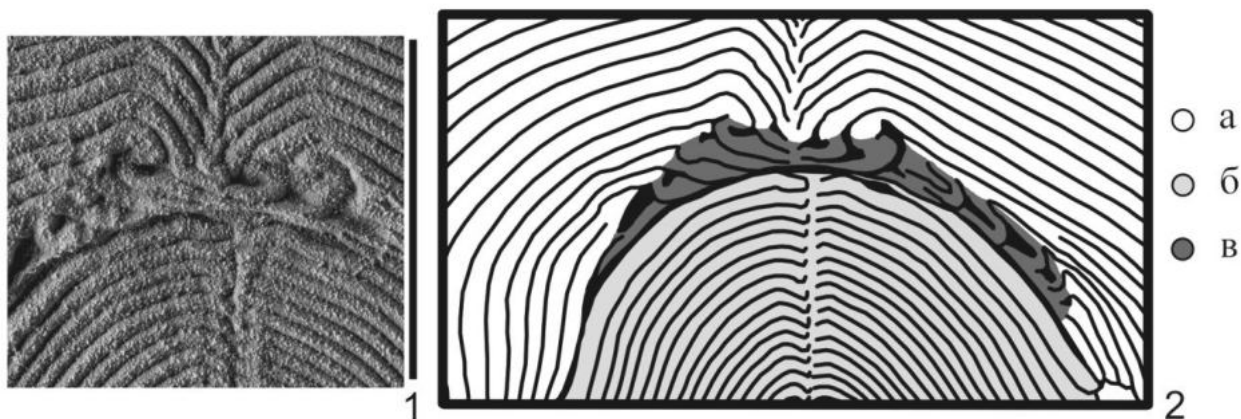


Рис. 29. Регенерация нелетальных повреждений у дикинсоний, экз. ПИН, № 4716/5170: 1 – центральная часть поврежденного участка, 2 – прорисовка выделенного участка фотографии табл. XXII, фиг. 3 (а – передняя часть поврежденного тела, б – задняя часть, сформировавшаяся после восстановления зоны генерации, в – отростки проксимальные концы нескольких поврежденных изомеров).

#### *Исцеленные травмы и иные нелетальные повреждения тела*

Исцеленные травмы. Резкие повреждения демонстрируют дикинсонии из захоронения L2(XII) Лямецкого местонахождения (рис. 9, 26, 27, 28, 30; табл. VIII, фиг. 5-9; табл. XIII, фиг. 1-4; табл. XXII, фиг. 1-6). Здесь обнаружено 23 экземпляра *D. cf. menneri*, у которых были потеряны некоторые периферические части тела (Иванцов и др., 2018б, 2020; Ivantsov et al., 2020b). Ответная реакция организма дикинсоний на повреждения выражена в облекании здоровыми изомерами поврежденных участков, в искривлении, компенсирующем потерю части плоти, в частичном восстановлении утраченных частей. Это свидетельствует о прижизненном нелетальном характере негативного воздействия. Следует отметить, что у лямецких дикинсоний мы не видим первой реакции организма на повреждение; на отпечатках зафиксированы достаточно поздние стадии восстановления, когда уже успело сформироваться несколько десятков пар новых изомеров. Из трех разделенных по времени этапов регенерации (заживление раны, мобилизация клеточных предшественников и морфогенез; Tiozzo, Copley, 2015) у лямецких дикинсоний мы можем наблюдать лишь результаты последнего. У всех особей была утрачена, а затем частично восстановлена задняя область тела (рис. 26, 27), в результате чего сократилась общая длина, в некоторых случаях ставшая меньше ширины (напр., табл. VIII, фиг. 5). Кроме того, у некоторых экземпляров было зафиксировано повреждение боковых краев (рис. 30; табл. XIII, фиг. 4; табл. XXII, фиг. 6). В редких случаях крайние изомеры передней области не были повреждены, и росли

параллельно с изомерами восстановленного заднего конца (табл. XXII, фиг. 1). Однако обычно утрата задней области сопровождалась повреждением дистальных или проксимальных концов крайних изомеров оставшейся передней области. Поврежденные изомеры продолжали разрастаться вместе с другими. При этом основной рост происходил вблизи оси тела; в результате чего поврежденные участки постепенно отодвигались к боковым краям (табл. XXII, фиг. 5). Передняя область и восстановленная задняя область отделены друг от друга «линией раздела» – швом, выглядящим как узкая глубокая борозда (валик на отпечатке) (рис. 28; табл. XXII, фиг. 1-6). Этот шов, по-видимому, представлял достаточно плотную преграду. Так, при регенерации, у экз. ПИН, № 4716/5170 нарастающие проксимальные концы поврежденных изомеров, заблокированные швом и не имеющие пространства для нормального роста, испытали сильнейшие деформации, а создавшееся напряжение привело к изгибу неповрежденных изомеров, передававшемуся с постепенным затуханием далеко в сторону переднего конца тела (рис. 29; табл. XXII, фиг. 3). На изомеры восстановленной задней области это напряжение практически не оказало влияния. Можно заметить, что длина регенерировавших участков уменьшается при удалении поврежденных концов от оси тела (рис. 29). Явных признаков восстановления дистальных концов изомеров не наблюдается даже по прошествии значительного времени (табл. XXII, фиг. 5). На экз. ПИН, № 4716/5182 можно видеть отсутствие восстановления в том случае, когда изомеры были уничтожены на всю свою длину, вплоть до оси тела (табл. XXII, фиг. 6). Хотя, возможно, процесс регенерации демонстрируют истонченные и словно бы измятые дистальные концы изомеров, находящихся вблизи задней области.

У некоторых особей в ходе регенерации задней области слегка сместилась вбок восстановленная часть продольной оси (табл. XXII, фиг. 1), у других произошло расщепление оси и образовалось два задних конца (рис. 26, 27; табл. VIII, фиг. 6-9). У экз. ПИН, № 4716/5146 вторая серия, состоящая из изомеров маленького размера, сформировалась на правой (на отпечатке) стороне тела (рис. 26; табл. VIII, фиг. 8, 9). Ось симметрии этой побочной серии направлена вбок под большим углом к оси основного тела. Процесс расхождения двух новообразованных зон роста у данного экземпляра, похоже, был постепенным: можно видеть, что на первых порах после возобновления образования изомеров в левой их серии появлялись изомеры только на левой стороне, а в правой серии – только на правой стороне. У экз. ПИН, № 4716/5188 обе серии изомеров имеют близкие размеры и располагаются более или менее симметрично (рис. 27; табл. VIII, фиг. 6, 7). Однако их внутренние ряды угнетены и частично подняты вверх (уходят в несущий песчаник). Поэтому задний конец этого экземпляра имеет вид двурогого хвоста с острями «рогов», обращенными друг к другу.



Большой интерес представляет сильно деформированный экз. ПИН, № 4716/5182. Однажды, на стадии роста примерно в 30-35 пар изомеров им была утрачена зона генерации, а также более 30% тела, в том числе около половины приосевой области (рис. 30; табл. XXII, фиг. 6). Тем не менее, он сохранил жизнеспособность, восстановил зону генерации и нарастил еще 17-20 пар изомеров, прежде чем погиб в основном тафономическом событии (Иванцов и др., 2020; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a, 2023). При этом остальные утраченные фрагменты, в том числе участок осевого тяжа, не регенерировали, из-за чего в последующем в ходе неравномерного роста тело сильно изогнулось вправо. Индивид не потерял способности к движению, о чем свидетельствуют оставленные им следы. Однако передним по ходу движения концом у него стал выгнутый левый край тела (табл. XIII, фиг. 4).

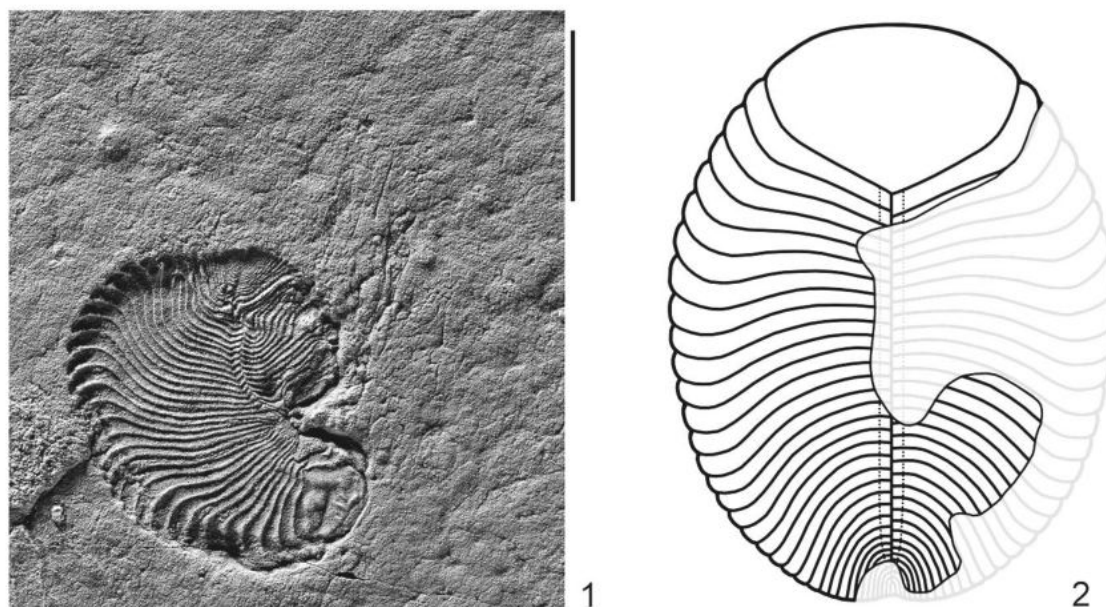


Рис. 30. Индивид с глубокими повреждениями тела, *D. cf. menneri*, экз. ПИН, № 4716/5182; 1 – общий вид отпечатка, снятый с напылением хлористым аммонием; 2 – схематическая реконструкция экземпляра на момент получения повреждений, утерянная часть тела осветлена.

Тератологические дефекты. Согласно имеющимся данным, рост дикинсоний происходил в течение всей их жизни и выражался не только в увеличении размеров, но и в заложении новых изомеров на заднем конце тела. У гигантского экземпляра *D. tenuis* из захоронения Z2(III) Зимнегорского местонахождения процесс заложения новых изомеров остановился за некоторое время до гибели; в результате чего задние изомеры сравнялись по длине с остальными (табл. VI, фиг. 9, табл. XXV, фиг. 13) (Иванцов, 2007a). Похожие экземпляры *D. costata* известны из Австралии, а из других проартикулят у *Andiva ivantsovi* не

образуется новых изомеров на всем протяжении наблюдаемой части жизненного цикла (Ivantsov, Zakrevskaya, 2022). Причина подавления функционирования и, возможно, даже отмирания зоны роста у проартикулят не определена.

Тератологией, возможно, объясняется видимое отсутствие на отпечатках дистальных концов некоторых изомеров (табл. XXV, фиг. 8), утоньшение и погружение вглубь тела частей изомеров (табл. XXV, фиг. 9). Такие дефекты выявлены у множества особей во всех беломорских местонахождениях. Однако их появление можно объяснить разрывом тканей и наложением фрагментов в ходе захоронения. Никаких свидетельств жизни организма с этими дефектами нет.

К нелетальным травмам, скорее всего, относится деформация экземпляра *D. tenuis* ПИН, № 4852/64, происходящего из Карахтинского местонахождения, у которого передняя лопасть полностью отсутствует, а изомеры, расположенные вблизи переднего конца, имеют крайне малую величину (табл. XIX, фиг. 8, 9). На месте освободившегося объема появилась очень глубокая вырезка, напоминающая ту, что обычно присутствует на заднем конце тела дикинсоний (напр., табл. XIX, фиг. 7) и объясняется некоторым временным запаздыванием в разрастании новообразованных изомеров (Evans et al., 2021a). В результате экземпляр стал практически бирадиальным (с осью, ориентированной вертикально), сохранив лишь небольшую асимметрию в пропорциях переднего и заднего концов. Поскольку онтогенез дикинсоний, по-видимому, начинался с нерасчлененного тела, которое, после добавления изомеров преобразовывалось в переднюю лопасть, нужно признать, что у данного экземпляра *D. tenuis* лопасть присутствовала, но была утеряна. Вряд ли у этого индивида сформировалась дополнительная зона генерации: мы не видим шва, образующегося на контакте регенерирующей части с остальным телом. Также трудно представить, что передняя лопасть исчезла на ранних стадиях онтогенеза и самые старые изомеры практически не расширились в ходе роста индивида. Поэтому кажется наиболее вероятным, что в данном случае, в ответ на исчезновение передней лопасти, расположенные поблизости изомеры уменьшились в своих размерах (Иванцов и др., 2020; Ivantsov et al., 2020b).

Патологическими образованиями дикинсоний, по-видимому, являются разрастания, выявленные у 6 образцов *D. tenuis* из захоронения Z2(III) Зимнегорского местонахождения. Участки нескольких изомеров у этих экземпляров сильно расширены и образуют компактные высокие, похожие на опухоли вздутия (табл. XXV, фиг. 10-13). Причина разрастания тканей непонятна; признаки, которые можно было бы считать за воздействие паразитов, не обнаружены. Распространение этих образований и отмеченного выше единичного случая подавления развития в одной небольшой популяции дикинсоний

указывает на местное происхождение одного или нескольких неизвестных повреждающих факторов (Иванцов и др., 2020).

*Природа повреждающего воздействия на дикинсоний лямиицкого местонахождения*

Большинство установленных деформаций у дикинсоний захоронения L2(XII) скорее похоже на потерю части плоти, чем на результат угнетения развития. В современных сообществах бентосных беспозвоночных потеря тканей в основном связана с сублетальным хищничеством (Bely, Nyberg, 2010; Lindsay, 2010). Ориентируясь на это, можно предположить, что дикинсонии подвергались атакам неизвестного плотоядного животного, чьи остатки по каким-то причинам не попали в захоронение. Сублетальные повреждения панцирей трилобитов описаны многими исследователями (современный обзор см. Bicknell, Pates, 2020), и в том числе автором (Ivantsov, 2003). Травмы, связанные с нападениями хищников, у трилобитов сосредоточены на краях плевр торакса и пигидия, преимущественно в задней части тела (Babcock, 1993). Такая локализация объясняется поведением хищника, догоняющего свою жертву сзади и реакцией жертвы на нападение, выражающейся в поворотах в ту или иную сторону. Кроме того, для трилобитов менее опасны были повреждения плевр, чем головного щита и рахиса, где располагались их основные жизненно важные органы и потому особи с такими повреждениями имели больше шансов выжить (Babcock, 1993). У дикинсоний, также как и у трилобитов, деформации тяготеют к задней половине тела. Однако у поврежденных тела дикинсоний не наблюдается какой-то определенной формы краев, которая могла быть связана с морфологией вооружений хищника, а преимущественная задняя локализация деформаций у них могла быть вызвана повышенной уязвимостью зоны роста. Трудно объяснить прямым физическим воздействием слабые деформации, выраженные в небольшом сокращении длины изомеров (Ivantsov et al., 2020b). Также нельзя игнорировать отмеченный выше факт, что своеобразные деформированные особи дикинсоний встречены лишь в одном локальном захоронении. Вместе с наблюдением о поражении только особей среднего и большого размера, это склоняет к мысли о формировании повреждений в результате одного или двух коротких эпизодов физико-химического, микробного или какого-то иного подобного местного воздействия, но не от периодических нападений макрофага (Иванцов и др., 2018б, 2020; Ivantsov et al., 2020b). Абиотическое происхождение сублетальных, способствовавших регенерации, повреждений предполагается у древнейших животных (Bely, Nyberg, 2010).

Объяснить возникновение условий для поражения дикинсоний может следующее предположение. В Лямиицком местонахождении в целом широкое распространение имеют крупные, исходно сферические остатки *Beltanelliformis brunsaе* (табл. XXIII, фиг. 1),

относительно которых несколькими независимыми методами определена принадлежность к бентосным колониальным цианобактериям (Steiner, 1996; Steiner, Reitner, 2001; Ivantsov et al., 2014; Bobrovskiy et al., 2018a). Средний диаметр колоний Лямецкого местонахождения составляет 1-2 см, хотя в Беломорском регионе известны экземпляры диаметром до 9 см (Ivantsov et al., 2014). Эти объемные скопления фотосинтезирующих клеток, заключенные в плотном матриксе, и в то же время частично погруженные в субстрат обитания, очевидно, могли существовать только в обстановках крайнего мелководья (Ivantsov et al., 2014; Сержникова, Иванцов, 2015; Иванцов, Закревская, 2019б). Относительно вмещающих захоронение L2(XII) отложений имеются свидетельства формирования в приливно-отливной зоне (Бобровский и др., 2015). Захоронение представляет единственный для всех местонахождений мира известный автору случай совместного нахождения *in situ* дикинсоний и *Beltanelliformis*. В момент начала тафономического события тела дикинсоний находились на верхней, финальной поверхности микробного мата. Маленькие, диаметром 2-5 мм, коллапсировавшие колонии белтанеллиформис располагались ниже этой поверхности, о чем говорит невыразительный рельеф слепков и распространение на них микробно-индуцированных текстур (табл. XXIII, фиг. 2). Эрозионные врезы, которыми сопровождалось тафономическое событие, сняли небольшие участки мата и вскрыли остатки этих колоний (табл. XXIII, фиг. 3). Отсутствие минерального осадка между кровлей мата и колониями белтанеллиформис подразумевает совместный рост этих образований в какое-то время, после чего колонии были угнетены и погибли. Возможно, мы имеем здесь запись сезонных изменений смешанного микробного сообщества. Судя по небольшой величине колоний, время, когда длились благоприятные для их формирования условия, было непродолжительным. Нельзя определить момент появления колоний – до, одновременно или после начала формирования микробного мата и распространения связанного с ним комплекса макроорганизмов. Но, если предположить, что одно поколение дикинсоний (представленное в захоронении особями среднего и крупного размера) и колонии белтанеллиформис некоторое время существовали здесь совместно, это вероятно может вывести нас на источник повреждающего воздействия. Общим фоном для возникновения повреждений могло стать временное изменение на данном участке морского дна физико-химических условий среды (температуры, солености, интенсивности освещения, концентрации кислорода или цианотоксинов и т.п.), ставших менее благоприятными для дикинсоний. После гибели колоний белтанеллиформис, по-видимому, восстановились оптимальные для жизни дикинсоний условия, и возобновился их нормальный рост. Именно поэтому не имеют повреждений маленькие особи, скорее всего, появившиеся в данном

районе после этих событий. Но что явилось непосредственным фактором, приведшим к нелетальному повреждению дикинсоний, сказать пока невозможно.

Таким образом, следует признать, что, несмотря на обнаружение в «Эдиакарском саду» поврежденных особей, достоверное присутствие в позднем докембрии паразитов или животных-макрофагов пока не установлено (Ivantsov et al., 2020b).

*Следствие для понимания особенностей анатомии, процессов размножения и развития дикинсоний*

Гипотеза «стеганого одеяла» и наличие внешних покровов. А. Зейлахер, описывая конструкцию «стеганого одеяла» вендобионтов (и дикинсоний в их числе), предполагал, что отдельные «подушечки» этой конструкции, несмотря на видимость изолированности перегородками, были каким-то образом связаны между собой, и нарушение целостности одной из них приводило к вытеканию жидкого содержимого всей конструкции. Крайняя уязвимость «стеганого одеяла» для повреждения стала одной из причин исчезновения вендобионтов при распространении хищников (Seilacher, 1992). Наше исследование показало, что внутреннее пространство каждого изомера, действительно, не было изолировано от остального тела. Тем не менее, повреждение отдельных изомеров и их групп не приводило к видимому падению тургора тела, и не было фатальным для организма. Это является одним из косвенных свидетельств против гипотезы А. Зейлахера.

У многих деформированных экземпляров лямии дикинсонии поврежденные изомеры утыкаются своими концами сбоку в изомеры первой пары регенерировавшего заднего конца, встают перпендикулярно к ним или зигзагообразно изгибаются (табл. XXII, фиг. 3, 4). Тем не менее, разрыва тела по контакту между старой и новообразованной областями не происходит. Если бы он был, то задняя область стала бы практически свободной, и соединялась бы с остальным телом лишь на очень ограниченном участке вблизи оси. В этом случае задняя часть была бы подвижной, легко смещалась бы относительно остального тела и мы видели бы наложение краев передней и задней областей друг на друга на одном боку тела и расхождение частей с большим зиянием – на другом. В действительности этого никогда не происходит. Что-то мешало передней и новообразованной задней частям разойтись. Это является подтверждением вывода автора о наличии у дикинсоний и близких к ним организмов некоего покрова, сплошным щитом покрывавшего расчлененное образование (Ivantsov et al., 2019c).

Расположение зоны генерации изомеров. Считается, что у дикинсоний добавление новых поперечных элементов происходило на заднем конце тела терминально (Runnegar,

1982; Gold et al., 2015). В результате этого тело удлинялось в заднем направлении, а ранее образовавшиеся элементы отдалялись от заднего конца (рис. 28 б). По гипотезе изомерного строения тела дикинсоний, каждый новый изомер появлялся в промежутке между двумя своими предшественниками и смещался поочередно то на правую, то на левую сторону от продольной оси (Иванцов, 2006б, 2008). Это напоминает процесс формирования зародышей листовых пластинок в апикальной меристеме растений. Однако сравнительно недавно было высказано альтернативное предположение, по которому новообразование происходило вблизи противоположного конца тела (Hoekzema et al., 2017; Dunn et al., 2018). По представлениям авторов данной идеи, пара новых изомеров (не разделенных, а составляющих полноценный сегмент) формировалась на краю треугольной (передней в нашем понимании) лопасти, раздвигая собой тело. В этом случае рост дикинсоний протекал аналогично росту членистых животных (рис. 28 в). Внешний вид деформированных беломорских экземпляров дикинсоний с задней областью, четко отделяющейся от остального тела и напоминающей, например, пигидий трилобитов, наводит на мысль о возможности третьего гипотетического варианта образования новых изомеров – вставкой спереди от некой их первичной общности (рис. 28 г), сформировавшейся позади головной лопасти на самых ранних этапах индивидуального развития.

Справедливость второй и третьей гипотезы опровергается существованием экземпляров с расщепленной осью и дополнительной серией изомеров в задней части тела дикинсонии. Появление такой серии возможно только при заднем терминальном расположении зоны роста. Также две последних гипотезы не могут объяснить формирования характерной для проартикулят симметрии скользящего отражения. Таким образом, наиболее вероятной остается гипотеза о нахождении зоны генерации на заднем конце тела дикинсоний (Ivantsov et al., 2020b).

Значение осевого тяжа и всей приосевой области тела. Сохранение жизнеспособности сильно поврежденным индивидом ПИН, № 4716/5182 (рис. 30; табл. XXII, фиг. б) может являться косвенным свидетельством того, что целостность осевого тяжа не имела критического значения для функционирования организма дикинсонии. Развивая этот вывод на всю приосевую область, можно сделать важное обобщающее заключение: у дикинсоний не было никаких жизненно важных, вытянутых вдоль оси тела органов. Иными словами, дикинсонии определенно не имели сквозного кишечного тракта, а их нервная система была диффузной (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023).

Значение передней лопасти. Как можно определить по трекам следов жизненной активности *Yorgia* и *Dickinsonia*, эти существа при движении сохраняли ориентировку тела нерасчлененной лопастью вперед (Иванцов, 2001б, 2010б, 2011б, 2013а; Gehling et al., 2005; Evans et al., 2019). Логично предполагать, что на этом переднем конце (в передней лопасти?) концентрировались сенсорные клетки (механорецепторы, хеморецепторы, терморецепторы и другие), реагировавшие на различные типы раздражителей (Иванцов и др., 2019а). Однако то, что потеря передней лопасти не оказала видимого влияния на жизнеспособность карахтинского индивида *D. tenuis* (табл. XIX, фиг. 8, 9), дает основания заключить, что передняя лопасть дикинсоний, несмотря на некоторую свою морфологическую обособленность и определенное положение при движении животного, не содержала жизненно важных органов (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023).

Возможность вегетативного размножения. Необходимо также рассмотреть предположение, по которому то, что видится как регенерация заднего конца тела, на самом деле представляет собой следствие процесса размножения. В этом случае новообразованная задняя часть может являться будущей молодой особью, а линия раздела – местом ее контакта с материнским организмом. Подобный способ вегетативного размножения, называемый паратомией, встречается у некоторых современных беспозвоночных. Он известен, например, у плоских червей и аннелид (Ruppert et al., 2004), к которым иногда относят дикинсоний (Glaessner, Wade, 1966; Термье, Термье, 1976). В пользу данного предположения говорит сходство числа изомеров, видимых у маленьких экземпляров лямецкого захоронения (15-38 в одном ряду) и в задней области деформированных экземпляров (10-35 в одном ряду). Однако тандем из материнской и дочерней особи в длину, очевидно, должен превышать неделящийся организм, или быть ему, по крайней мере, равным. Между тем, все деформированные экземпляры лямецких дикинсоний короче обычных. Размеры присутствующих в том же захоронении молодых экземпляров существенно меньше размеров гипотетических еще не отделившихся «дочерних особей». При близкой длине в 4-13 мм, ширина тела свободных особей достигает 11 мм, а ширина задней области поврежденных экземпляров вдвое больше и доходит до 18,5 мм. У одного крупного экземпляра ПИН, № 4716/5170 длина задней области составляет 17,1 мм, а ширина 23,5 мм. И, наконец, описываемое образование обнаружено только у нескольких дикинсоний одного вида, происходящих из одного локального захоронения, тогда как у сотен экземпляров различных видов дикинсоний из многочисленных локальных захоронений Восточной Европы и Южной Австралии ничего похожего на «дочернюю особь» никогда не наблюдалось (Ivantsov et al., 2020b; Ivantsov, Zakrevskaya, 2023).

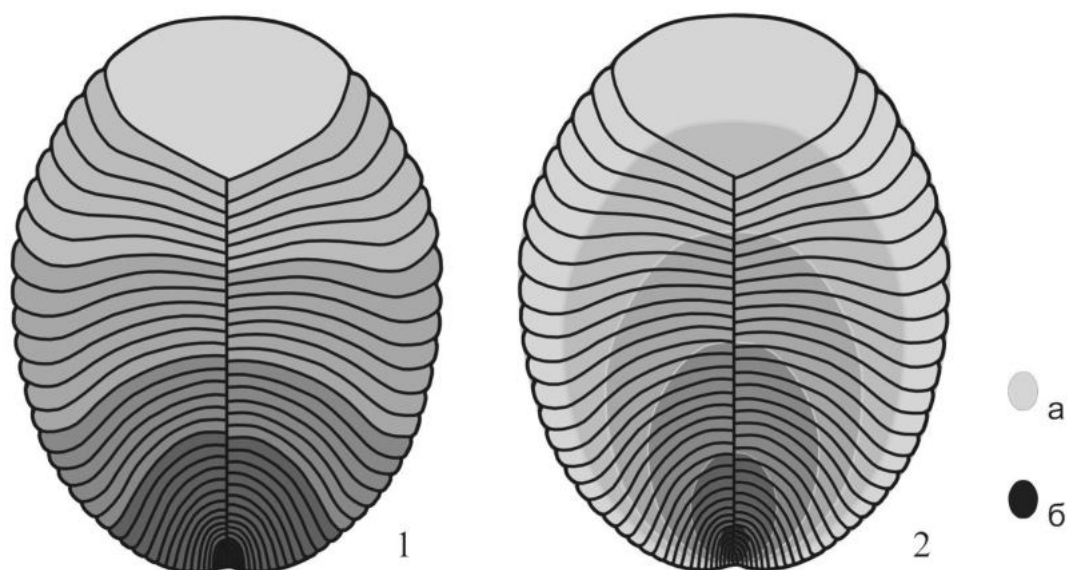


Рис. 31. Градиенты потенциала новообразований у дикинсоний (а – низкий потенциал, б – высокий потенциал): 1 – обычный рост (добавление новых изомеров + разрастание существующих частей), 2 – регенерация (восстановление зоны генерации + нарастание поврежденных участков).

#### *Соотношение процессов нормального развития и регенерации*

Процессы обычного роста и регенерации у дикинсоний достаточно сходны. Оба они осуществляются через образование и разрастание изомеров; при этом область активного проявления регенерационной способности и область усиленного роста пространственно совпадают, тяготея к осевой части тела и его заднему концу (рис. 31). Такое сходство может свидетельствовать о том, что оба процесса контролировались одной системой внутренних регуляторов, и что регенерация у дикинсоний является проявлением обычного роста этих организмов.



## Глава 6. Систематическое положение проартикуляты и происхождение Bilateria

### *Концепция вендобиионтов*

С самого начала их изучения проартикуляты описывались как представители современных типов животных (книдарий, аннелид, артропод и др.). Революционную гипотезу выдвинул А. Зейлахер, собравший почти все известные на ту пору эдиакарские макроорганизмы, в том числе проартикуляты, в единый таксон животных Vendozoa (Seilacher, 1989). Позже название группировки было трансформировано в Vendobionta, а ее ранг повышен до царства (Seilacher, 1992; Buss, Seilacher, 1994). В дальнейшем вендобиионты интерпретировались как гигантские многоядерные простейшие, составляющие вымерший отряд (или подкласс) ризопод (Seilacher et al. 2003; Seilacher, 2007). К вендобиионтам может быть отнесено 3 эдиакарских таксона надродового ранга: Petalonamae Pflug, 1972, Trilobozoa Fedonkin, 1984, Protechiuridae Ivantsov, 2019, а также Proarticulata (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021c). Модельным объектом для демонстрации конструктивных особенностей всех этих организмов была выбрана (Seilacher, 1989) дикинсония. По представлениям Зейлахера, основным структурным элементом вендобиионтов являлась полая камера или трубка, имеющая тонкие гибкие стенки. Серии плотно прилегающих друг к другу камер создавали подобие «надувного матраса», формировавшего тело вендобиионта (Seilacher, 1989). Однако широкое развитие трубчатых структур и камер, в действительности, показано только у петалонам, в наибольшей степени – у Ernietta (Jenkins, 1992; Ivantsov et al., 2016). Поперечное членение у части проартикуляты, по-видимому, затрагивало только базальную пластинку (Ivantsov et al., 2019c, Ivantsov, Zakrevskaya, 2023); а у трилобозой и протехиурид оно проявлялось лишь в скульптуре наружной поверхности (Иванцов и др., 2018a; Ivantsov et al., 2019c). Также надо помнить, что в ископаемое состояние переходили не все целиком тела эдиакарских существ, а прежде всего их органический скелет, составляющие материалы которого были наиболее стойкими к процессам разложения (Иванцов, 2016a; Bobrovskiy et al., 2019). Строение же менее стойких частей тел вендобиионтов обычно остается не известным. В настоящее время вендобиионты – термин свободного пользования. Так могут именоваться все вообще организмы эдиакария заведомо не растительного происхождения. Тем не менее, у «классических» вендобиионтов из ранних работ Зейлахера имеется, по крайней мере, один объединяющий признак – своеобразная симметрия, не свойственная унитарным многоклеточным животным фанерозоя.

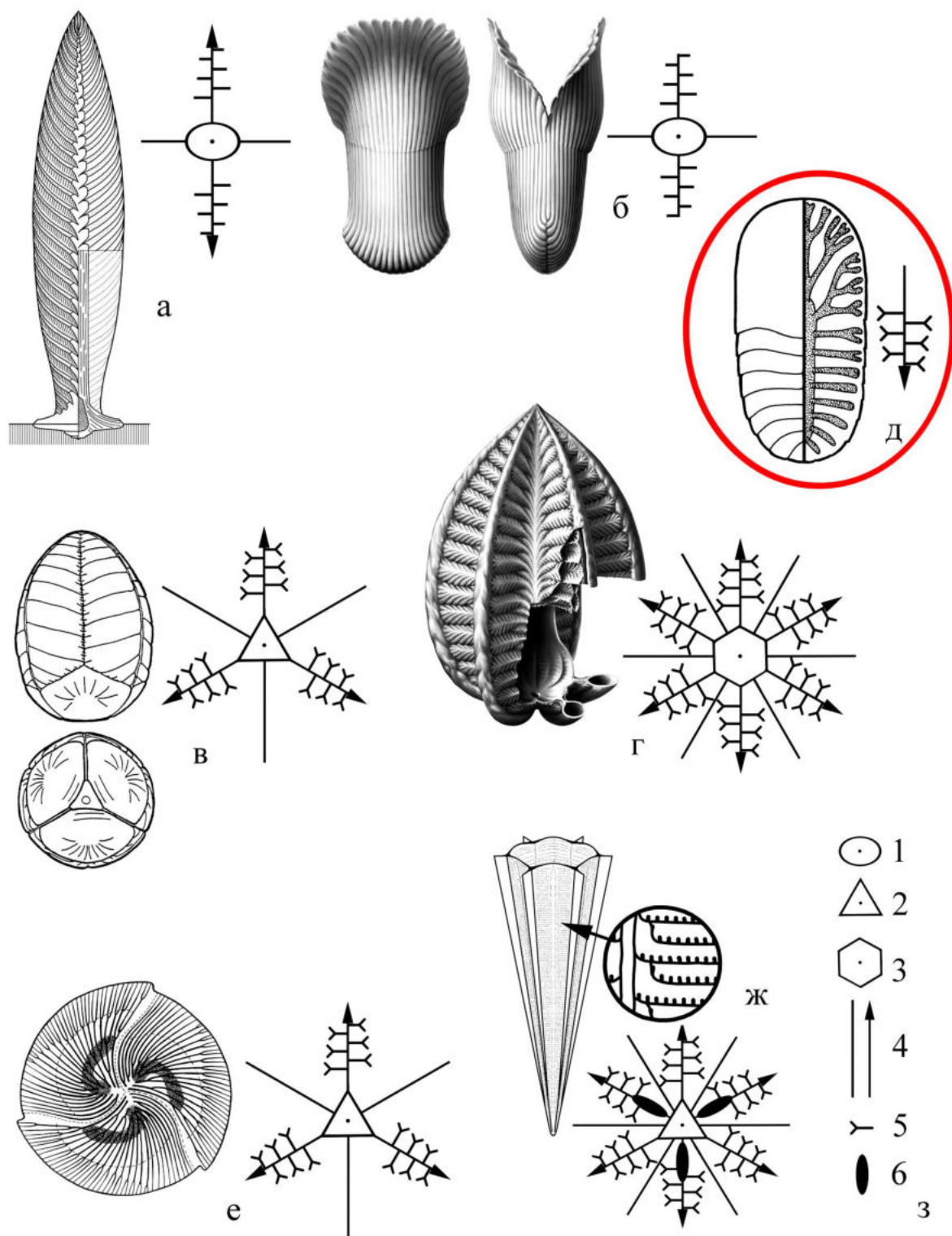


Рис. 32. Различные представители вендобиионтов и набор развитых у них элементов симметрии (схема справа около каждой реконструкции, показанная в развертке на горизонтальную плоскость): а-г – петалонамы (а – *Charniodiscus yorgensis* Borchardt et Nessov, 1999, б – *Ernietta plateauensis* Pflug, 1966, в – *Ventogyrus chistyakovi* Ivantsov et Grazhdankin, 1997, г – *Rangea schneiderhoehni* Gürich, 1930); д – проартикуляты (*Cyanorus singularis* Ivantsov, 2004); е – трилобозои (*Tribrachidium heraldicum* Glaessner, 1959), ж –

протехиуриды (*Vendoconularia triradiata* Ivantsov, Fedonkin, 2002 с прорисовкой скульптуры отдельного участка); 3 – условные обозначения (1-3 – поворотные оси второго, третьего и шестого порядка, 4 – плоскости скользящего отражения симметрии подобия, стрелка указывает на направление, в котором происходило добавление конструктивных единиц в ходе роста организма, 5 – направление преобразования ветвления, 6 – внутренние линейные структуры протехиурид) (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021c).

Петалонамы (тип *Petalonamae* Pflug, 1972, называемые также «фрондоморфы», «рангеоморфы», «эрниеттоморфы») – бентосные, прикрепленные или свободно лежащие организмы с крупным листовидным или шишкообразным телом (рис. 32 а-г; табл. XXIV, фиг. 1-11). Прикрепленные петалонамы отличались наличием кроны с осевым стержнем, иногда вытянутым в стебель и заканчивающимся базальным диском. У многих из них крона была отчетливо радиально-симметричной и состояла из двух (*Charniodiscus*, *Spicodiscus* и др. (рис. 32 а; табл. XXIV, фиг. 2)), трех (*Swartpuntia*, *Ventogyrus* (рис. 32 в табл. XXIV, фиг. 6, 7)) или шести (*Rangea* (рис. 32 г; табл. XXIV, фиг. 3, 4)) лопастей – антимер (Narbonne et al., 1997; Иванцов, 2001a, 2003, 2016a, 2017; Fedonkin, Ivantsov, 2007; Vickers-Rich et al., 2013; Laflamme et al., 2018; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021c). Двулопастные стебельчатые петалонамы на реконструкциях изображаются как суббилатеральные (обладающие единственной плоскостью скользящего отражения) или квазибирадиальные (у которых поворотная ось второго порядка заменена винтовой осью и имеются две взаимно перпендикулярные плоскости – одна скользящего, другая – зеркального отражения) (см., например, замечательные рисунки П. Траслера в Narbonne et al., 2009; 2014). Однако во многих случаях такие реконструкции основаны на недостаточно информативных односторонних отпечатках. Как показало исследование объемно сохранившихся экземпляров чарниодискуса, его лопасти были образованы не одним, а двумя слоями поперечных элементов, расположенных со смещением друг относительно друга (Иванцов, 2016а). Следовательно, у чарниодискуса имелись две плоскости скользящего отражения и поворотная ось второго порядка (рис. 32 а). Такими же двуслойными лопастями обладали 3(6) лучевые вентогирус и рангея (Fedonkin, Ivantsov, 2007; Vickers-Rich et al., 2013). Лежащие формы петалонам не имели ни осевого стержня, ни базального диска и были суббилатеральными (*Charnia*, *Ernietta* (рис. 32 б; табл. XXIV, фиг. 1, 9, 10)) и, возможно, трехлопастными (*Fractofusus*, *Pteridinium*) (табл. XXIV, фиг. 11) (Jenkins, 1992; Grazhdankin, Seilacher, 2002; Grazhdankin, 2004; Gehling, Narbonne, 2007; Narbonne et al., 2014; Elliott et al., 2016; Ivantsov et al., 2016; Runnegar, 2021). Основное направление преобразования скользящего отражения у петалонам шло параллельно главной оси, и было ориентировано в сторону апикального конца тела. Поперечная составная

единица конструкции (у стебельчатых петалонам только одной кроны) в простейшем случае представляла собой одиночную трубочку, камеру, или складку мембраны. Но часто под углом к продольной оси происходило фрактальное умножение таких элементарных единиц с формированием кластеров, состоящих из нескольких их размерных порядков. И именно кластер испытывал преобразование скользящего отражения, направленное вдоль продольной оси конструкции, как это видно у фрактофузуса (Gehling, Narbonne, 2007). Фрактально размноженные элементы внутри кластера также могли претерпевать преобразования скользящего отражения (например, у Avalofractus или Beothukis (Narbonne et al., 2009)). Расщепление основной оси вместе с многократными преобразованиями низшего ранга приводили к формированию сложнейших объемных конструкций, степень симметричности которых невозможно определить по имеющимся плоским односторонним отпечаткам (например, Primocandelabrum, Pectinifrons и Bradgatia (Hofmann et al, 2008; Bamforth et al., 2008; Flude, Narbonne, 2008; Brasier et al., 2012; Narbonne et al., 2014)). Фрактальное умножение и ветвление поперечных структур представляли собой проявления одного и того же процесса. Это видно, например, у трехлучевого вентогируса, внутренний объем больших поперечных камер которого делился на уменьшающиеся в размерах доли несколькими порядками перегородок, а к каждой из перегородок подходил свой отросток разветвленной сети проводящих каналов (Иванцов, 2001a, 2003; Fedonkin, Ivantsov, 2007; Ivantsov et al., 2019a; 2021c).

Структур, которые можно было бы связать с органами пищеварения или размножения, на ископаемых остатках петалонам не обнаружено. Поэтому господствует мнение об относительно низкой организации этих существ и питании их за счет осмотрфии, использования хемо- или фотосимбионтов (McMenamin, 1998; Seilacher, 1999; Бурзин, 1999; Laflamme et al., 2004, 2009; Laflamme, Narbonne, 2008; Dufour, McIlroy, 2016; McIlroy et al., 2021). Однако до того как будет выяснено строение мягких тканей этих древних организмов, подтвердить справедливость такого мнения не представляется возможным. Родство петалонам с другими животными остается неопределенным. Часто их связывают с радиатами – книдариями различных групп (альционариями, пеннатуляриями, сифонофорами) и гребневыми (Gürich, 1933; Richter, 1955; Glaessner, Wade, 1966; Glaessner, 1979a; Jenkins, Gehling, 1978; Jenkins, 1985; Dzik, 2003; Иванцов, 2003; Fedonkin, Ivantsov, 2007), хотя своеобразие морфологии их органических скелетов представляет существенное препятствие для таких сопоставлений.

Ископаемые остатки петалонам, в особенности прикрепительные диски фрндоморф, присутствуют в большинстве эдиакарских местонахождений по всему миру. В ископаемой летописи петалонамы появляются около 579 млн. лет назад (Narbonne et al., 2012; Boag et al.,

2016), первыми из вендобрионтов. В древнейшем авалонском комплексе макроорганизмов Северной Канады они представляют почти все разнообразие многоярусного бентосного сообщества (Clapham, Narbonne et al., 2002). Петалонамы обильно представлены и в среднем по возрасту беломорском комплексе эдиакарских организмов, они же являются и самыми поздними из вендобрионтов, доживая в составе намского комплекса практически до начала кембрийского периода (Narbonne et al., 2012; Linnemann et al., 2019).

*Трилобозои* (класс Trilobozoa Fedonkin, 1984, также «трибрахиоморфы» и «трирадиаломорфы») – радиально-симметричные организмы с телом, состоящим из трех антимер (рис. 32 е; табл. X, фиг. 8-11). М.А. Федонкин (1984, 1987), установивший класс Trilobozoa, включал в него и анабаритид. По мнению автора, анабаритиды с их узкими коническими трубками, ближе к протехиуридам и гексаконулярии (см. ниже). Каждой антимере щитоподобного тела Trilobozoa s.s. принадлежал кластер желобков наружной поверхности и связанная с ним внутренняя полость. Основным элементом симметрии трилобозой была поворотная ось третьего порядка, проходящая вертикально через вершину диска (рис. 32 е). Присутствие вторых по значимости элементов – плоскостей скользящего отражения не столь очевидно. Тем не менее, можно предполагать, что, по крайней мере, у трибрахиидума боковые ветви системы желобков наружной поверхности сходились на вершине щита в чередующемся порядке относительно средней линии антимеры (табл. X, фиг. 8). Низшими элементами симметрии трилобозой являются направления ветвления, по которым несколько раз делятся желобки наружной поверхности. Система разветвленных желобков интерпретируется как ресничный орган по сбору пищевых частиц (Федонкин, 1985б), а удлинённые внутренние полости – как пищеварительные (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021b). Объектом питания трилобозой могли быть взвешенные в воде микрочастицы (Rahman et al., 2015). Описан единственный образец (Ivantsov et al., 2019a), свидетельствующий о способности этих животных к самостоятельному передвижению (табл. X, фиг. 10, 11). Можно предположить, что трилобозои были малоподвижными бентосными сестонофагами кишечнорастворимого уровня организации (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021b).

Ископаемые остатки трилобозой найдены в нескольких местонахождениях Ю. Австралии и В. Европы. Древнейшие из них известны из Ю.-В. Беломорья, где они начинают встречаться с середины сюзьминских слоев, в интервале между 557,3 и 553 млн. лет назад (рис. 5). В своем распространении трилобозои не выходят за пределы беломорского комплекса эдиакарских макроорганизмов.

*Протехиуриды* (Protechiuridae Ivantsov, 2019) – семейство животных неопределенного положения. Ископаемые остатки протехиурид до фоссилизации представляли собой конические, шестигранные в поперечном сечении пустотелые эластичные органические объекты, открытые с широкого конца и замкнутые на заостренном конце (Glaessner, 1979 b) (рис. 32 ж; табл. XXIV, фиг. 12, 13). У *Vendoconularia* снаружи к ребрам конуса причленялись широкие пластины. Скульптура внешней поверхности конуса состояла из продольных гребней, одиночных и сдвоенных, ограничивавших ряды зазубренных поперечных гребней. Поперечные гребни одного ряда имели разную длину, при этом короткие из них одним своим концом присоединялись к длинным, а те в свою очередь соединялись со сдвоенным продольным гребнем. Расположение поперечных гребней, поочередно в одну и другую сторону отходивших от сдвоенных продольных гребней, определяло присутствие плоскостей скользящего отражения, а их раздвоение отмечало направления преобразования ветвления. Строение тела протехиурид практически не известно. Только у одного экземпляра вендоконулярии были обнаружены плотные вытянутые образования, располагавшиеся под поверхностью конуса (табл. XXIV, фиг. 13) (Ivantsov, Fedonkin 2002). Природа этих образований не определена. Но их число и симметричное расположение понижает порядок поворотной оси тела протехиурид с шестого до третьего. Конические ископаемые остатки протехиурид до деталей сходны с теками конулят – вымерших палеозойских морских животных, которых относят к сцифоидным книдариям. Существенное отличие состоит в четвертом порядке радиальной симметрии конулярий и фосфатной минерализации их тек. Также можно обнаружить сходство между протехиуридами и раннекембрийскими анабаритидами, обладавшими трехлучевыми карбонатными теками (Kouchinsky et al., 2009). Анабаритид тоже сопоставляют со сцифоидными (Абаимова, 1978; Вальков, 1982). Предполагается, что протехиуриды могли принадлежать к общности ископаемых кишечноротовых организмов с неустоявшимся порядком радиальной симметрии и не выработанной способностью к биоминерализации, предковой для анабаритид и конулят (Иванцов и др., 2018a; Ivantsov et al., 2019b).

Географическое распространение протехиурид ограничено двумя точками – территорией фермы Аар в Южной Намибии и Ярнемским местонахождением в Юго-Восточном Беломорье. Возраст вмещающих пород в обоих случаях не определен. Ближайшая датировка более молодых отложений Намибии – 547,3 млн. лет (Schmitz, 2012; Hall et al., 2013).

*Симметрия вендобиионтов и других эдиакарских Metazoa.* В настоящее время под словом вендобиионты часто подразумевается всё многообразие макробионтов позднего

эдиакария. Это не верно, поскольку в ископаемых комплексах макробиоты этого времени более или менее достоверно установлено присутствие фоссилизированных колоний бактерий, талломов водорослей, построек гигантских простейших, отпечатков тел многоклеточных животных и следов их жизнедеятельности (Steiner, 1997; Steiner, Reitner, 2001; Seilacher et al., 2003; Seilacher, 2007; Xiao, Laflamme, 2008; Antcliffe et al., 2011; MacGabhann, 2014; Ivantsov et al., 2014; Kolesnikov et al., 2018a, b; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021c). Среди разнообразия эдиакарских Metazoa можно видеть формы радиально-симметричные, обладающие поворотной осью четвертого (Auroalumina, Conomedusites, Naootia и Staurinidia (табл. XXV, фиг. 1, 2)) или бесконечно большого порядка, истинно билатеральные (Kimberella, Parvancorina, Темноха (табл. XXV, фиг. 3-5)) и метамерные (Calyptrina, Keretsa (табл. XXV, фиг. 6, 7)) (Иванцов, 2004в, 2012г). На их фоне четыре таксона вендобионтов стоят явно обособленно. Для них характерен нетипичный для унитарных многоклеточных животных ансамбль элементов симметрии, находящихся в определенной системе взаимного подчинения (Иванцов, 2007б, 2012в, д; Vickers-Rich et al., 2013; Ivantsov et al., 2016; Ivantsov, Zakrevskaya, 2020с, 2021с). Следует отметить, что все элементы симметрии, обычно наблюдаемые у живых организмов и их ископаемых остатков, далеки от кристаллографической правильности. Размеры, пропорции, степень сложности и другие параметры повторяющихся структур в процессе преобразования испытывают закономерные изменения, происходящие по определенным направлениям и искривленным траекториям. Обычная прямолинейная симметрия здесь уступает место криволинейной (Наливкин, 1925) и симметрии подобия (Шубников, 1975). Поэтому в контексте настоящего исследования будет говориться о плоскостях, осях и направлениях преобразований симметрии подобия.

Основным элементом симметрии у Vendobionta была радиальная поворотная ось 2, 3 или 6 порядка, определявшая расположение продольных антимер вертикально ориентированных организмов (рис. 32). Следующим по значимости элементом было преобразование скользящего отражения, которое связывало между собой поперечные части антимеры: камеры, трубочки или их кластеры у петалонам, изомеры и вентральные карманы у проартикулят, желобки верхней стороны щита трилобозой и длинные гребни скульптуры протехиурид. Низшие элементы симметрии вендобионтов были представлены направлениями преобразований ветвления и фрактального умножения, которые проявлялись в строении и расположении мелких вторичных частей в пределах поперечных элементов: камер низших порядков, ветвей внутренних систем у петалонам и проартикулят, боковых ответвлений желобков трилобозой, коротких поперечных гребней протехиурид. Можно предположить, что исходный для вендобионтов ансамбль элементов симметрии основывался

на поворотной оси третьего порядка. Умножение (удвоение) числа антимер приводило к образованию гексарадиальных форм, а их редукция – к появлению бирадиальных и возможных квазибирадиальных форм. Прикрепленные на взрослой стадии онтогенеза организмы за счет расщепления основной оси и многократно произведенных преобразований низшего ранга могли формировать сложные разветвленные конструкции. Некоторые из ведущих сидячий образ жизни петалонам, судя по распределению их особей в прижизненных захоронениях, имели расселительную стадию, на которой, возможно, были способны к самостоятельному передвижению (Zakrevskaya, 2014; Иванцов, 2016а) подобно проартикулятам и трилобозоям. Судя по отдельным наблюдениям, изредка могли передвигаться и взрослые стебельчатые петалонамы (Menon et al., 2013; Buatois, Mangano, 2016; Mangano, Buatois, 2020). У подвижных организмов перемещение в плоскости, перпендикулярной поворотной оси (вероятно, медленное и факультативное), не сопровождалось потерей радиальной симметрии. Подобие билатеральности с редукцией всех антимер кроме одной возникало у вендобионтов при переходе к лежанию на боку и к активному ползанию в направлении, параллельном главной оси тела. К таким, активно ползающим вендобионтам, по-видимому, относятся проартикуляты, симметрия тела которых может быть охарактеризована как суббилатеральная с ориентировкой направления преобразования скользящего отражения назад (Иванцов, 2007б, 2012в). Три из четырех таксонов вендобионтов, исходя из преобладания у них радиальной симметрии, можно рассматривать как неких ранних радиат, но они вряд ли принадлежали к какому либо типу фанерозойских «кишечнополостных» (Иванцов, 2016; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021с).

Вендобионты – единая группа? Принципиальное сходство и своеобразие набора элементов симметрии, развитого у петалонам, проартикулят, трилобозой и протехиурид, может свидетельствовать об общности происхождения, родстве вендобионтов между собой. Однако уверенно утверждать это пока не приходится, поскольку изученность вендобионтов слишком неравномерна.

Таблица 5. Ключевые особенности дикинсоний, по результатам изучения отпечатков тел и комбинированных телесно-следовых ископаемых (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023).

Признаки, непосредственно наблюдаемые или полученные путем интерпретации видимых структур	<ul style="list-style-type: none"> <li>- выдержанная форма тела, отсутствие боковых придатков и временных выростов;</li> <li>- передне-задняя полярность и дорсо-вентральная дифференциация;</li> </ul>
---	---



	<ul style="list-style-type: none"> <li>- квазисегментное (изомерное) расчленение, которое, возможно, не полностью затрагивало внутренние области тела;</li> <li>- осевая опорная структура;</li> <li>- отсутствие рта, ануса и осевой кишки в целом;</li> <li>- уникальная пищеварительная? система в виде двух рядов поперечно вытянутых несвязанных друг с другом вентральных карманов;</li> <li>- мышцы;</li> <li>- развитие прямое, но ювенильная особь, по-видимому, была лишена изомеров;</li> <li>- высокий уровень регенерационной способности;</li> <li>- подвижность, способность активно воздействовать на субстрат обитания.</li> </ul>
Реконструированные признаки	<ul style="list-style-type: none"> <li>- сложное внутреннее (по-видимому, тканевое) строение;</li> <li>- наличие эпителиев и плотной базальной пластинки;</li> <li>- ресничный слизе выделяющий покровный эпителий на вентральной стороне тела, участие ресничек в передвижении и захвате пищи;</li> <li>- терминальное заднее добавление поперечных элементов;</li> <li>- механический способ захвата пищевых объектов (расчесывание микробного мата ресничками, транспортировка и накопление пищевых частиц внутри специализированных полостей – вентральных карманов) с последующим их фагоцитозом или внеклеточным перевариванием;</li> <li>- отсутствие (нет прямых свидетельств наличия) органов выделения, копулятивных органов, гонад;</li> <li>- нервная система диффузного типа;</li> <li>- предполагаемый способ передвижения – скольжение на ресничках, плюс мышечные</li> </ul>

	сокращения; - способность к ориентации в пространстве характерна, но выраженных рецепторов и органов ориентации в пространстве не обнаружено; - размножение половое (свидетельств вегетативного деления не обнаружено).
--	---

### *Положение проартикулянт в системе животных*

В течение всего периода их изучения проартикуляты (дикинсонии) за редким исключением описывались как различные эуметазои: гребневники (Zang, Reitner, 2006), медузы (Sprigg, 1947, 1949; Harrington, Moore, 1956), коралловые полипы (Valentine, 1992), плоские черви (Термье и Термье, 1976, Федонкин, 1981б), аннелиды (Glaessner, 1959; Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972; Runnegar, 1982; Conway Morris, 1989; Jenkins 1992), а также плакозoi (Rozhnov, 2009; Sperling, Vinther, 2010), целомические билатерии (Gehling, 1991 и др.) и хордовые (Dzik, 2000, 2003). Основываясь на изложенных выше результатах наблюдений над ископаемыми остатками, можно реконструировать следующий набор ключевых особенностей дикинсоний (таблица 5). С определенными оговорками его можно распространить на всех проартикулянт и провести тестирование основных гипотез родства этих животных (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023).

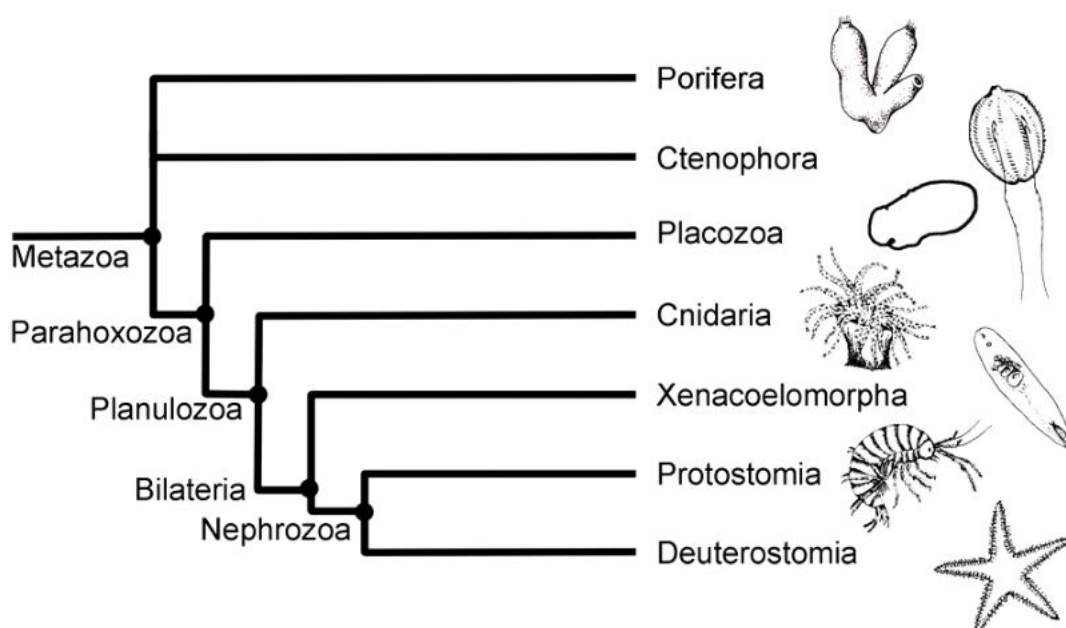


Рис. 33. Взаимоотношение основных клад многоклеточных животных (Cannon et al., 2016, с изменениями).

*Gunomeza Placozoa*. Сопоставление дикинсоний с *Trichoplax* (Rozhnov, 2009; Sperling, Vinther, 2010) базируется, среди прочего, только на одном наблюдении над ископаемым материалом, вернее, предположении о том, что след питания образован воздействием некой пищеварительной подошвы, соответствующей всей вентральной стороне тела ископаемого организма. По заключению автора, у проартикулят уже имелись специализированные пищеварительные полости, хотя и открытые на всем своем протяжении во внешнюю среду (Иванцов, Малаховская, 2002; Иванцов, 2006б, 2008, 2010б, 2011б, 2013а). Конечно, нельзя исключить того, что различные анатомические структуры древнего предка подверглись тотальной редукции у *Trichoplax*. Но тогда большой проблемой будет выявление объединяющих их апоморфий.

*Gunomeza Stenophora*. Сопоставление дикинсоний с гребневиками (Zang, Reitner, 2006) соответствует представлению о бирадиальности их тел (с осью, ориентированной горизонтально) и основано на одном экземпляре зимнегорской *D. cf. tenuis*, фрагментарно сохранившаяся внутренняя структура которого была своеобразно интерпретирована. Поскольку у данного экземпляра имелось только 4 пары боковых ответвлений внутренней структуры, они были гомологизированы с меридианальными каналами гастроваскулярной системы гребневиков (Zang, Reitner, 2006). Однако экземпляры с более полно сохранившейся структурой демонстрируют существенно большее число боковых отростков, многократное ветвление передних из них и чередующееся расположение относительно продольного канала. И это, конечно резко не соответствует организации гребневиков.

*Gunomeza полипоидных Cnidaria*. Дж. Валентайн (Valentine, 1992) считает дикинсоний радиально-симметричными, видит у них дорзальную ротовую щель, ведущую в слепой кишечник, а изомеры представляет его дивертикулами, предлагая в качестве модели для сравнения скелет современной склерактинии *Fungia scutaria*. Ни одна из позиций этой интерпретации не находит подтверждения на ископаемом материале. Скелет склерактинии может напоминать дикинсонию лишь в очень грубом приближении. Кроме того, разрастание тела дикинсоний наиболее активно происходит в его внутренних областях, тогда как разрастание коралла идет посредством добавления концентрических колец с внешней стороны (Gold et al., 2015).

*Gunomeza неопределенных «Coelenterata»*. Традиционное видение осевого тяжа как заполненного пищей кишечника, дополненное предположением о сочленении с ним вентральных карманов и наблюдением над механизмом формирования следов питания, позволяет интерпретировать эту структуру как разветвленную гастральную полость, на всем своем протяжении открытую на нижнюю сторону организма (Иванцов, 2006б, 2008, 2010б,

2011б). В таком виде дикинсония может быть сравнима с неким полипообразным животным, повернутым к субстрату своей оральной стороной. Гипотеза рассыпается с реинтерпретацией осевого тяжа как плотной неполой структуры, иной природы, нежели вентральные карманы и явным отсутствием жизненно-важных структур (к которым, очевидно, относится центральная гастральная полость) в приосевой области тела дикинсонии. Строение проартикулят сложнее, чем книдарий. Вместе с тем, лишенные гастральной полости и щупальцев, они кажутся более примитивными, чем даже гребневики.

*Гипотеза Bilateria целомического уровня организации.* По заключению Дж. Гелинга (Gehling, 1991) дикинсонии были нормально сегментированными билатеральными животными, имели мышцы и сквозной кишечник. Однако даже если считать изомеры дикинсоний соединенными попарно, их вряд ли правомерно рассматривать в качестве настоящих сегментов (Evans et al., 2017, 2021a, b), а сдвоенный осевой тяж *D. lissa* и *Ivovicia* имеет мало сходства с кишечником.

*Гипотеза Annelida.* Фактическим обоснованием гипотезы можно считать только явную передне-заднюю асимметрию и кажущуюся сегментированность тела. Другие описанные признаки и структуры, которые могли бы свидетельствовать о сложности устройства дикинсоний, такие как кишечный тракт, простомииум, *intestinal caeca* (Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972; Gehling, 1991; Jenkins, 1992; Dzik, 2000) были недостаточно хорошо документированы.

*Гипотеза анцестральных хордовых.* По представлениям Е. Дзика расчлененное образование являлось обособленным органом, располагавшимся на спинной стороне тела дикинсонии. Его коллагеновая базальная мембрана ограничивала мышечные блоки, гомологичные миомерам хордат (Dzik, 1999, 2000, 2003). Автор придерживается похожей интерпретации расчлененного образования проартикулят, сопоставляя его с базальной пластинкой, но предполагает, что оно окружало тело со всех сторон (Ivantsov et al., 2019c, 2020b; Ivantsov, Zakrevskaya, 2023). Осевой тяж проартикулят можно сопоставить как с нотохордом хордовых, так и с аксохордом первичноротых; он может представлять исходное состояние для обеих структур. В целом, каких-либо структур, специфичных исключительно для вторичноротых, у проартикулят не обнаружено.

*Гипотеза Xenacoelomorpha.* Ксеноцеломорфы (=Acoela + Nemertodermatida и Xenoturbella) это сестринская группа для всех оставшихся Bilateria (=Nephrozoa или первичноротые+вторичноротые) (рис. 33) (Jondelius et al., 2002; Haszprunar, 2015; Cannon et al., 2016; Hejnol, Pang, 2016). Совокупность признаков ксенацеломорф, наличие которых так или иначе можно выявить на ископаемых остатках, включает: билатеральную симметрию, слепо замкнутую кишку (или ее отсутствие), сетчатую нервную систему, кольцевые и

продольные мышцы, отсутствие нефридиев, питание за счет фагоцитоза, способ передвижения за счет слизисто-цилиарного скольжения, прямое развитие (Haszprunar, 2015; Cannon et al., 2016; Hejnol, Pang, 2016). Все эти признаки мы находим у дикинсоний. Особенно примечательна замкнутая кишка ксенацеломорф, выстланная фагоцитирующими клетками, с различным положением на теле ротового отверстия. Здесь мы можем найти гомологию с вентральными карманами дикинсоний. Очевидное отличие дикинсоний от ксенацеломорф состоит в наличии у них поперечного расчленения и осевого опорного тяжа, признаков распространенных у Nephrozoa. Такое «промежуточное» положение между двумя основными ветвями билатерий дает основание для сравнения дикинсоний с Urbilateria (гипотетическим ближайшим общим предком билатерий; De Robertis, Sasai, 1996).

*Гипотезы Urbilateria.* Воззрения на организацию ближайшего общего предка билатерий разделяются на две конкурирующие группы гипотез (Genikhovich, Technau, 2017), в основе которых лежит различное размещение Acoela – вне совокупности первичноротых и вторичноротых или внутри нее. В первом случае (гипотеза «простой урбилатерии») это был бентосный, маленький, сравнительно простой организм, напоминающий ресничного червя, имевший единственное отверстие в эпителиальной кишке и диффузную нервную сеть (Hejnol, Martindale, 2008; Cannon et al., 2016; Hejnol, Pang, 2016). Под эпидермисом у него располагалась фиброзно-мышечная система; целом, ультрафильтрационные клетки и органы выделения полностью отсутствовали; также отсутствовала эпителиальная стенка гонад и гаметы свободно располагались в полости тела; движение осуществлялось способом мукоцилиарного скольжения; у урбилатерии была высоко развита способность к регенерации, а развитие было прямое без настоящей личиночной стадии (Haszprunar, 2015). Во втором случае (гипотеза «сложной урбилатерии») это было относительно большое животное, с сегментированным телом, имевшее сквозную кишку, центральную нервную систему с передним мозгом, целом, систему кровообращения и нефридии (Balavoine, Adoutte, 2003). У такой урбилатерии уже была похожая на аксохорд (парная вентральная осевая мышца) структура (Brunet et al., 2015). Очевидно близкое совпадение выявленного здесь набора признаков дикинсоний с характеристикой «простой урбилатерии». Существенным расхождением являются гигантские размеры дикинсоний и других проартикулят, что предполагает вероятное развитие у них выделительной системы, а также поперечное членение тела. Оба признака принадлежат «сложной урбилатерии» – гипотетическому предку нефрозой.

Развитие последовательно повторяющихся структур у Bilateria часто происходит в передне-заднем градиенте, одновременно с задним удлинением первичной оси; по-видимому, терминальное заднее положение зоны генерации является синапоморфией

билатеральных животных (Gold et al., 2015; Isaeva, Kasyanov, 2021). У проартикулят генерация изомеров также происходит на заднем конце тела, что сближает их с билатериями. Даже своеобразная симметрия скользящего отражения не является непреодолимым препятствием для такого сближения. Конечно, у современных животных этот вид симметрии не имеет настолько широкого распространения, как у проартикулят, петалонам и других вендобрионтов. Но все же он встречается у Nephrozoa, как у первичноротых, так и у вторичноротых. Иногда он проявляется как результат заполнения пространства изоморфными элементами (вариант плотнейшей упаковки). Таким способом распределяются роговые щитки панциря черепах (напр., Черепанов, 2013) или склериты кольчатых червей и близких к ним ископаемых организмов (Dzik, 1993; Waggoner, 1996; Hoekzema et al., 2017). В плане строения вторичноротых симметрия скользящего отражения укоренена наиболее глубоко. Например, ее можно наблюдать в организации скелета и амбулакральной системы иглокожих, в расположении жаберных пор некоторых кишечнодышащих и парных элементов ланцетника, включая сегменты тела, содержащие мышечные блоки, иннервирующие их аксоны, нейроны внутри нервной трубки, жаберные щели и гонады (Ruppert et al., 2004; Schultz, 2015; Soukup, 2017; Isaeva, Kasyanov, 2021; Kuznetsov, 2023). В парадигме противопоставления ксеноцеломорф и нефрозой можно расположить дикинсоний, а с ними и всех проартикулят вблизи точки расхождения этих двух ветвей Bilateria, возможно, с некоторым смещением в сторону Nephrozoa.

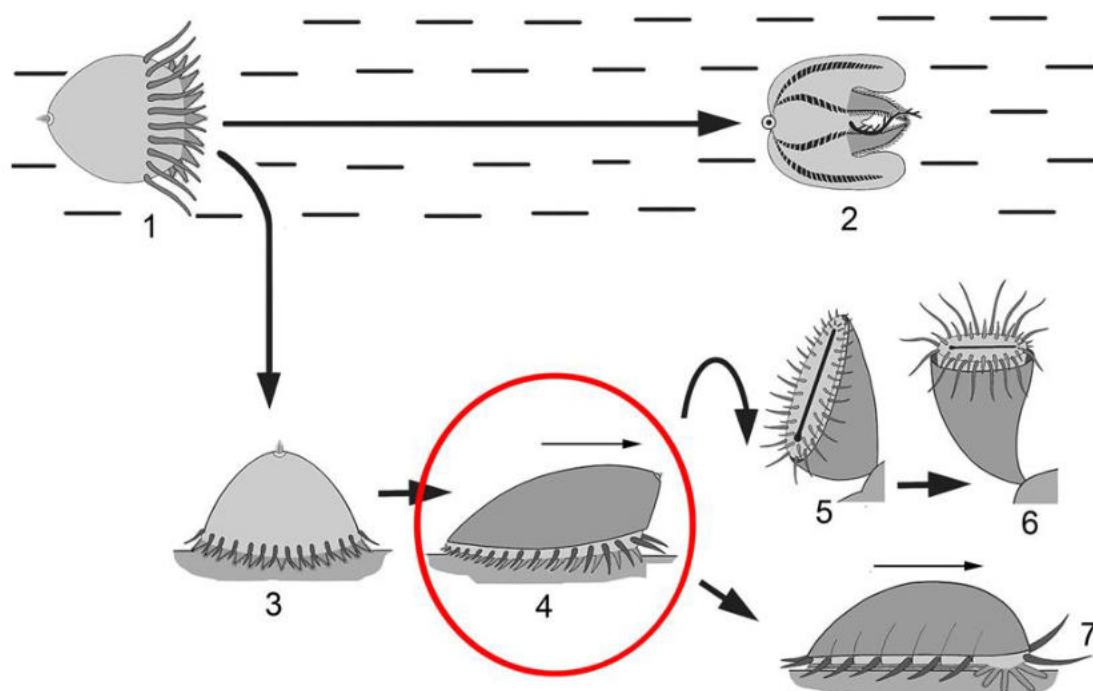


Рис. 34. Схема, иллюстрирующая гипотезу происхождения Bilateria s.l. (Cnidaria + Triploblastica) от полипообразного билатерального предка (Малахов и др., 2019, с дополнениями): 1 – пелагический предок Eumetazoa, 2 – Stenophora, 3 – переход к донному образу жизни, 4 – двуслойный билатерально-симметричный предок Cnidaria и трехслойных Bilateria, ползавший на оральной поверхности, 5, 6 – переход Cnidaria к прикрепленному образу жизни и формирование вторичной радиальной симметрии, 7 – предок трехслойных Bilateria. Толстые стрелки показывают филогенетические трансформации, тонкие стрелки – направление движения организмов. Красным овалом отмечено возможное положение проартикулята.

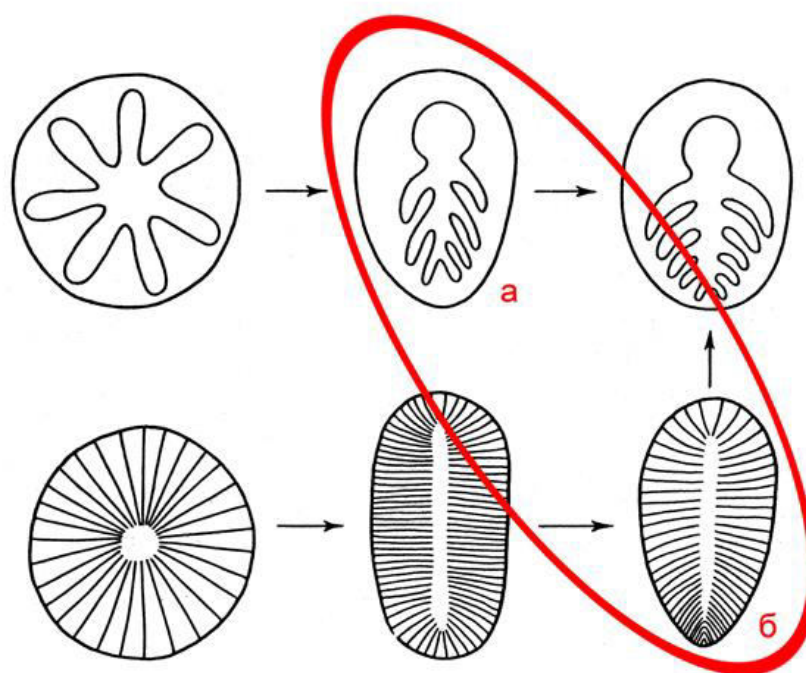


Рис. 35. Схема трансформации планов строения многоклеточных животных от медузоидов с радиальной симметрией различного порядка к Proarticulata с плоскостью симметрии скользящего отражения, а затем к Articulata (Федонкин, 1987, с дополнениями). Красным овалом отмечено возможное положение проартикулята (а – вендиаморф, б – диплеврозой).

#### *Проартикуляты и происхождение Bilateria*

Bilateria – это высшие многоклеточные животные, план строения которых определяется двумя взаимно перпендикулярными осями – передне-задней и дорсовентральной. Обычно к билатериям относят только трехслойные организмы (Triploblastica) (напр., Genikhovich, Technau, 2017). Билатериям противопоставляются Radiata, двуслойные животные (Diploblastica), обладающие единственной осью радиальной симметрии. Но также существует более широкое понимание объема Bilateria, и к ним

добавляются двуслойные Cnidaria, в организации которых билатеральная симметрия признается исходной (Malakhov, Gantsevich, 2022). Бытующие в научной литературе многочисленные гипотезы происхождения трехслойных билатерий были разделены В.В. Малаховым на три группы: планулоидно-турбеллярные, архицеломатные и «метамерные» (Малахов, 2004а, б, в; Malakhov, Gantsevich, 2022). В двух последних группах гипотез предком билатерий обычно считается радиально-симметричный полип, исходно плавающий, но перешедший к ползанию на ротовой стороне. В ходе активного направленного движения такого полипа его рот вытянулся, стал щелевидным, а потом замкнулся посередине, в результате чего образовался кишечный тракт с ротовым и анальным отверстиями на концах; затем гастральные карманы отделились от кишечного тракта и дали начало камерам целома (Малахов, 2004а, 2004б, 2004в). Общим предком Bilateria s.l. (Cnidaria + Triploblastica) признается полипообразный организм, кроме исходной билатеральной симметрии обладавший гастральной полостью и двумя кругами щупалец, которые затем у трехслойных Bilateria преобразовались в метамерные конечности (рис. 34) (Malakhov, Gantsevich, 2022).

«Вендские бентосные билатерии», под которыми понимаются, прежде всего, проартикуляты, кажутся хорошими кандидатами на роль предка фанерозойских билатерий, представляя промежуточное звено между некоторыми пелагическими радиатами и Bilateria s.l. (напр., Малахов, 2004а, рис. 7, 12) или между «медузоидами» и сегментированными животными (Федонкин, 1987) (рис. 34 и 35). Но для того, чтобы «встроиться» в такие схемы на отводимом им месте, проартикуляты должны были приобрести (или уже иметь) гастральную полость и щупальца, а в остальном существенно упростить свое строение. Палеонтологических примеров таких превращений мы не находим. Прямые свидетельства наличия кишечного тракта и боковых выростов выявлены лишь для двух видов, причем не имеющих отношения к проартикулятам. Кишечным трактом обладала *Kimberella quadrata* (Fedonkin, Waggoner, 1997; Иванцов, 2009, 2010а; Ivantsov, 2010, 2012, 2017а, б; Fedonkin et al., 2007б; Gehling et al., 2014); боковые выросты в виде гипотетических антенн описаны у *Keretsa brutoni* (Иванцов, 2006а, 2016б; Ivantsov, 2006, 2017а, б). Также отсутствуют данные о возможном пелагическом предшественнике проартикулят; среди многочисленных макроорганизмов позднего эдиакария нет форм, способность к плаванию взрослых стадий которых была бы достоверно подтверждена. Кроме того, существенное различие предполагаемого предка Bilateria и проартикулят заключается в природе передне-задней оси тела. Исходя из «метамерных гипотез», передне-задняя ось билатерий должна соответствовать «директивной» оси билатерально-симметричных полипов, которая направлена ортогонально к орально-аборальной оси их тела (являющейся главной осью симметрии радиальных форм полипов и медуз). У современных цериантарий вдоль



«директивной» оси вытянута глотка, а на одном из ее концов расположена зона роста (место, где формируются новые септы и щупальца) (Малахов, 2004б; Genikhovich, Technau, 2017; Malakhov, Gantsevich, 2022). Однако передне-задняя ось проартикулят, скорее всего, гомологична первичной оси радиальной симметрии петалонам и других вендобионтов. Добавляющиеся в течение жизни элементы у полипа представляют собой, по сути, новые антимеры, тогда как у проартикулят и петалонам это подразделения антимер. Иными словами, членение тела у этих групп организмов происходит по различным, взаимно перпендикулярным направлениям. Поэтому непосредственный переход от цикломерии (антимерии) кишечнополостных к метамерии сегментированных организмов через стадию «неупорядоченной метамерии» проартикулят (рис. 35) вряд ли мог быть осуществлен.

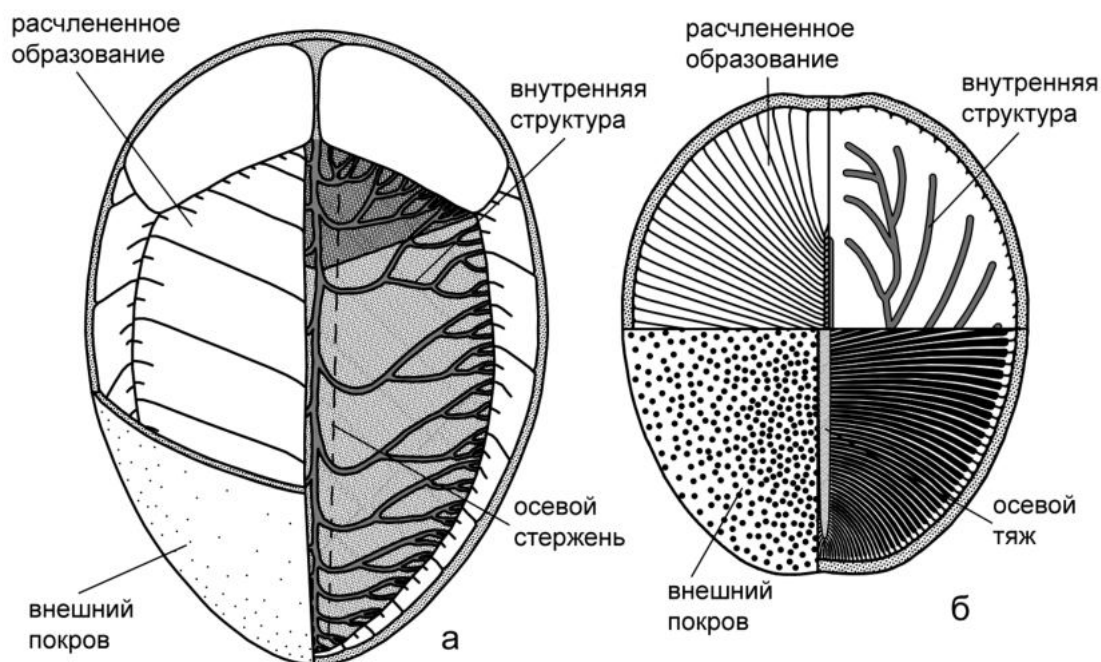


Рис. 36. Возможные гомологичные структуры петалонам и проартикулят: а – *Ventogyrus*, вид сбоку (Иванцов, 2001а, 2003), б – *Dickinsonia*, вид с верхней стороны (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023).

План строения проартикулят может быть выведен из плана строения петалонам. Кажется достаточно очевидным сходство изомеров проартикулят и поперечных элементов лопастей кроны стебельчатых петалонам, с их терминальным задним и апикальным расположением области генерации. Осевой тяж проартикулят частично может соответствовать стеблю петалонам, а передняя лопасть первых – базальному разрастанию вторых. У вентогируса, внутренняя анатомия которого среди петалонам изучена, возможно,

лучше всего, имеется внешний покров, тонкостенное расчлененное образование, состоящее из рядов камер, опорный осевой стержень и система тонких характерно ветвящихся каналов, протягивающихся вдоль продольных септ, разделяющих антимеры (Иванцов, Гражданкин, 1997; Иванцов, 2001a, 2003; Fedonkin, Ivantsov, 2007). Возможные гомологи этих структур мы обнаруживаем у дикинсоний (рис. 36). В ископаемой летописи проартикуляты появляются примерно на 20 млн. лет позже, и могут быть потомками каких-то стебельчатых петалонам из богатого авалонского сообщества. Трансформация радиально-симметричного организма в билатеральный с редукцией всех антимер, кроме одной, могла быть связана со сменой образа жизни: переходу сначала к лежанию на одной из антимер, а после к направленному движению вперед концом, противоположным зоне генерации поперечных элементов.

Широкие листоподобные петалонамы, лежащие на поверхности микробного субстрата, неизбежно должны были вызывать накопление под своим телом токсичных флюидов, содержащих сероводород и метан (Dufour, McIlroy, 2016, 2017; McIlroy et al., 2021). Нижняя сторона этих организмов, очевидно должна быть каким-то образом защищена. По предположению указанных авторов, некоторую защиту тканям нижней стороны лежащего организма мог создавать барьер из выделяемой им слизи, а в качестве более активной защиты мог применяться ресничный транспорт содержащей кислород воды на нижнюю сторону тела. Поступление кислорода, вероятно, предотвращало повреждение тканей и стимулировало микробную продуктивность в прилегающих донных отложениях. Взаимодействие с микробиотой субстрата в некоторой комбинации фаготрофии и хемосимбиоза могло быть источником пищевых ресурсов для петалонам. «Неподвижные эдиакарские макроорганизмы могли эффективно получать питательные вещества от хемолитоавтотрофных микробов посредством непищеварительных процессов, включая использование вентрального эпителия с большой площадью поверхности в качестве фагоцитарной поверхности» (Dufour, McIlroy, 2016). Таким образом, «пассивное» лежание стимулировало усиленное развитие ресничного слизевыделяющего эпителия, который впоследствии привел в движение первых проартикулят. А комбинация мукоцилиарного транспорта с обособлением зон концентрации фермент-выделяющих и фагоцитирующих клеток в складках вентральной поверхности дала начало формированию своеобразной пищевборной/пищеварительной системы дикинсоний и некоторых цефалозой.

Несмотря на комплекс фактов, свидетельствующих о сходстве проартикулят и прежде всего дикинсоний с урбилатерией, с уверенностью заключить, что эти докембрийские организмы имеют прямое отношение к фанерозойским Bilateria нельзя. Ископаемые остатки, позволяющие трассировать переход от проартикулят к какой-либо группе фанерозойских

животных, не найдены. Появление проартикулят в ископаемой летописи произошло в позднем эдиакарии. Между тем, расхождение книдарий и билатерий относят к значительно более раннему времени – концу криогения (Erwin et al., 2011; Erwin, 2020). Длительный отрезок эволюционной истории животных от криогения до позднего эдиакария, во время которого, по-видимому, происходило становление *Bilateria*, все еще остается не освещенным палеонтологическими данными. В отложениях позднего эдиакария вместе с отпечатками проартикулят присутствуют и остатки иных, достаточно сложных билатерально-симметричных животных. По своему строению эти существа значительно отличаются как от проартикулят, так и от гипотетической урбилатерии, но в то же время они могут представлять стволые группы *Lophotrochozoa* и *Ecdysozoa* (Fedonkin, Waggoner, 1997; Иванцов, 2010a; Ivantsov, 2010, 2012, 2017a). Одновременно с телесными остатками билатерий, а возможно и несколько раньше, появляются *Helminthoidichnites* – следы ползания билатеральных животных, похожие на борозды глубокого «бульдозерения». Судя по морфологии этих следов, оставившие их организмы уже обладали внутренним гидростатическим скелетом и развитой мускулатурой (Evans et al., 2020). Причем мускулатурой, более производительной, чем у проартикулят, поскольку эти организмы могли буквально вспахивать субстрат, чего проартикуляты не умели. Очевидно, что эти первые известные нам по ископаемым остаткам «типичные» билатеральные животные прошли длительный эволюционный путь от общего с книдариями предка, более насыщенный морфологическими преобразованиями, чем путь проартикулят. В ископаемой летописи проартикуляты появляются позднее первых книдарий (если *Naotia quadriformis* и *Auroralumina attenboroughii* (Liu et al., 2015; Dunn et al., 2022) – это действительно книдарии) и своих возможных предков – петалонам, но практически одновременно с более продвинутыми билатериями. Это может означать, что:

- 1) проартикуляты были крайне консервативной группой, на несколько десятков миллионов лет сохранившей в своем плане строения ряд базовых черт общего предка «докнидариевых» билатерий;
- 2) билатеральность проартикулят – сравнительно позднее приобретение, полученное ими независимо от других *Eumetazoa*.

Если второе предположение окажется верным, гипотетическую «урбилатерию» нужно будет понимать как некую стадию в процессе перехода от радиально-симметричных сидячих к билатеральным подвижным организмам, которую могли проходить различные группы животных на пути формирования билатеральности. Но на настоящем этапе исследования отдать предпочтение какому-то из этих двух предположений затруднительно.

## Заключение

Изучение *Proarticulata* – вымершего типа многоклеточных животных – длится уже более 75 лет с момента находки двух необычных поперечно-рассеченных отпечатков в докембрийских отложениях окрестностей г. Аделаида (Австралия). Тридцать лет в нем принимает участие автор представленной диссертационной работы. В рамках полевых работ по теме исследования на вендских разрезах Юго-Восточного Беломорья (Россия, Архангельская область) автором введена в практику крайне результативная методика площадных раскопок локальных захоронений докембрийских макрофоссилий. В результате целенаправленных раскопок захоронений флиндерско-беломорского стиля сохранности была собрана крупнейшая в мире камерная коллекция ископаемых остатков проартикулят, включающая 1946 экз. отпечатков тела и 97 экз. изолированных следов питания и их групп (2/3 от числа ископаемых остатков принадлежат роду *Dickinsonia*); получен обширный, качественно новый материал для сравнительно-морфологических, онтогенетических и палеоэкологических исследований.

В ходе проведенного исследования:

1) Дана расширенная характеристика типа *Proarticulata*, изменен объем типа, который теперь включает 3 класса (1 новый), 18 валидных родов (8 новых) и 22 вида (9 новых).

2) Установлено, что проартикуляты были бентосными животными, населявшими органические субстраты, состоявшие из микробных матов и различных комплексов макроскопических эукариот. Места их обитания располагались в гидродинамически спокойных обстановках в пределах фотической области от приливно-отливной зоны до глубин проникновения штормовых волн. Однако присутствие проартикулят в бентосных сообществах позднего эдиакария определялось распространением микробных матов, и мало зависело от глубины, вещественного состава минеральных грунтов, солености воды.

3) Впервые идентифицированы и описаны крайне своеобразные, не имеющие аналогов в палеоихнологии, следы питания проартикулят и следы двигательной активности, в том числе ползания, прикрепления к поверхности субстрата и бегства из-под внезапно выпавшего осадка. Определено, что в момент захоронения тела проартикулят были закреплены на субстрате.

4) Впервые описаны прижизненные повреждения, а также древнейшие в ископаемой летописи животных признаки регенерации части тела у дикинсоний. Реакция организма на нелетальные повреждения, протекание процесса регенерации и его отклонения подтверждают известное представление о локализации зоны роста на заднем конце тела. Установлено, что рост дикинсоний был неопределенным и имел аллометрический характер. Выявленное сходство осуществления процессов роста и регенерации у дикинсоний

позволяет предположить, что оба процесса контролировались одной системой внутренних регуляторов, и что регенерация у дикинсоний является проявлением обычного роста этих организмов.

6) Выполнена новая реконструкция плана строения проартикулят (дикинсоний).

Кроме ранее описанных признаков (выдержанная форма тела без боковых придатков и временных выростов, суббилатеральное поперечное расчленение, передне-задняя полярность), у этих организмов предполагается наличие дорсо-вентральной дифференциации, ресничного слизевыделяющего эпителия, подстилаемого базальной пластинкой, двух рядов слепых вентральных карманов, нервной системы диффузного типа, осевого опорного тяжа и мышц.

7) Выявленный набор признаков указывает на близость дикинсоний (и *Proarticulata* в целом) к *Urbilateria* – гипотетическому предку современных билатерально-симметричных животных. В то же время, присущий проартикулятам ансамбль элементов симметрии сближает их с *Vendobionta* – группой своеобразных докембрийских радиат; а какие-либо ископаемые свидетельства преобразования изомерно построенных организмов в метамерные отсутствуют. Таким образом, отношение проартикулят к фанерозойским *Bilateria* пока остается неопределенным.

## Список литературы

1. *Абаимова Г.П.* Анабаритиды – древнейшие ископаемые с карбонатным скелетом // Новые материалы по стратиграфии и палеонтологии Сибири. Новосибирск: Наука, 1978. С. 77–83. (Тр. СНИИГГИМС. Вып. 260).
2. *Аксенов Е.М.* Венд Восточно-Европейской платформы // Вендская система. Историко-геол. и палеонтол. обоснование. Т. 2. Стратигр. и геол. процессы. М.: Наука, 1985. С. 3–34.
3. *Алексеев А.С., Гражданкин Д.В., Реймерс А.Н., и др.* Новые данные о верхнем пределе возраста рудовмещающей толщи Архангельской алмазонасной провинции // Геология алмазов – настоящее и будущее (геологи к 50-летию юбилею г. Мирный и алмазодобывающей промышленности России). Воронеж: ВГУ, 2005. С. 235–241.
4. *Бобровский И.М., Краснова А.В., Наговицын А.Л., и др.* Новые седиментологические и палеонтологические данные по нижней части верхнего венда Юго-Восточного Беломорья // Палеострат-2015. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтол. об-ва при РАН. Программа и тезисы докладов. М: ПИН РАН. 2015. С. 18–19.
5. *Боровиков Л.И.* Первая находка ископаемых остатков *Dickinsonia* в нижнекембрийских отложениях на территории СССР // Докл. АН СССР. 1976. Т. 231. № 5. С. 1182–1184.
6. *Бурзин М.Б.* Загадочный мир эдиакарских организмов // Наука в России. 1999. № 2. С. 22–28.
7. *Вальков А.К.* Биостратиграфия нижнего кембрия востока Сибирской платформы (Учуро-майский район). М.: Наука. 1982. 92 с.
8. *Гниловская М.Б.* Новые саариниды венда Русской платформы // Докл. АН. 1996. Т. 348. № 1. С. 89–93.
9. *Гниловская М.Б.* О древнейшей тканевой дифференциации докембрийских (вендских) водорослей // Палеонтол. журн. 2003. №2. С. 92–98.
10. *Гражданкин Д.В.* Строение и условия осадконакопления вендского комплекса в Юго-Восточном Беломорье // Стратигр. Геол. коррел. 2003. Т. 11. № 4. С. 3–23.
11. *Гражданкин Д.В., Бронников А.А.* Новое местонахождение остатков поздневендских мягкотелых организмов на Онежском полуострове // Докл. АН. 1997. Т. 357. № 6. С. 792–796.
12. *Гражданкин Д.В., Краюшкин А.В.* Ископаемые следы жизнедеятельности и верхняя граница венда в Юго-Восточном Беломорье // Докл. АН. 2007. Т. 416. № 4. С. 514–518.

13. *Гражданкин Д.В., Маслов А.В., Мاستилл Т.М.Р., и др.* Беломорская биота эдиакарского типа на Среднем Урале // Докл. АН. 2005. Т. 401. № 6. С. 784–788.
14. *Гражданкин Д.В., Маслов А.В., Крупенин М.Т., и др.* Осадочные системы сыльвицкой серии (верхний венд Среднего Урала). Екб.: ИГГ УрО РАН, 2010. 280 с.
15. *Закревская М.А., Иванцов А.Ю.* Эволюция взглядов на природу *Dickinsonia costata* (многоклеточное животное вендского периода) // Современные проблемы палеонтологии. Матер. LXI сессии Палеонтол. об-ва. СПб.: ВСЕГЕИ, 2015. С. 40–42.
16. *Иванцов А.Ю.* Новое трилобитовидное вендское ископаемое // Всероссийский симпозиум «Загадочные организмы в эволюции и филогении». Тезисы докладов. М.: ПИН РАН, 1996. С. 41.
17. *Иванцов А.Ю.* Новый представитель дикинсониид из верхнего венда Зимнего Берега Белого моря (Россия, Архангельская область) // Палеонтол. журн. 1999. №3. С. 3–11.
18. *Иванцов А.Ю.* Зависимость реконструкций от характера сохранности эдиакарских организмов // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 4. М.: ПИН. 2001а. С. 64–67.
19. *Иванцов А.Ю.* Следы самостоятельного перемещения крупных поздневендских Metazoa по поверхности осадка // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 4. М.: ПИН, 2001б. С. 119–120.
20. *Иванцов А.Ю.* Vendia и другие докембрийские «артроподы» // Палеонтол. журн. 2001в. №4. С. 3–10.
21. *Иванцов А.Ю.* Вендский организм опознается по отпечаткам // Природа. 2003. № 10. С. 3–9.
22. *Иванцов А.Ю.* Новые проартикуляты из вендских отложений Архангельской области // Палеонтол. журн. 2004а. №3. С. 21–26.
23. *Иванцов А.Ю.* Об одном роде вендских ископаемых // Палеострат-2004. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП. Программа и тезисы докладов. М.: ПИН РАН, 2004б. С. 16–17.
24. *Иванцов А.Ю.* Вендские двусторонне-симметричные ископаемые // Биосферные процессы: палеонтология и стратиграфия. 50-я сессия ВПО. Тезисы докладов. СПб.: ВСЕГЕИ, 2004в. С. 53–54.
25. *Иванцов А.Ю.* О находке в венде Архангельской области членистоногого животного кембрийского облика // Современная палеонтология: классическая и нетрадиционная. Тезисы докладов LII сессии Палеонтол. об-ва. СПб.: ВСЕГЕИ, 2006а. С. 58.
26. *Иванцов А.Ю.* Проартикуляты – вымерший тип многоклеточных животных // Проблемы эволюционной морфологии животных. Международная конференция

посвященная 100-летию со дня рождения академика А.В. Иванова. Тезисы докладов. СПб., 2006б. С. 43–44.

27. *Иванцов А.Ю.* Мелкие вендские поперечно-рассеченные ископаемые // Палеонтол. журн. 2007а. №2. С. 3–10.

28. *Иванцов А.Ю.* Парность, билатеральность и метамерия древних многоклеточных животных // Биниология, симметрология и синергетика в естественных науках. Труды V-ой международной конференции. Тюмень: ТюмГНГУ, 2007б. С.139–142.

29. *Иванцов А.Ю.* Проартикуляты – вымерший в докембрии тип многоклеточных животных // Эволюционная морфология животных. К столетию со дня рождения акад. А.В. Иванова. Ч. I. Тр. С.-Петерб. об-ва естествоиспытателей. Сер. 1. Т. 97. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2008. С. 32–42.

30. *Иванцов А.Ю.* Новая реконструкция кимбереллы – проблематичного вендского многоклеточного животного // Палеонтол. журн. 2009. № 6. С. 3–12.

31. *Иванцов А.Ю.* Многоклеточное животное кимберелла: пример интерпретации вендских ископаемых остатков // Чарльз Дарвин и современная биология. Труды международной научной конференции 21-23 сентября 2009 г. / Ред. Колчинский Э.И., Федотова А.А. СПб., 2010а. С. 406–419.

32. *Иванцов А.Ю.* Следы питания проартикулят – крупных вендских многоклеточных животных // IV Международный семинар по ихнотаксономии. Тезисы докладов. М: ПИН РАН, 2010б. С. 13–14.

33. *Иванцов А.Ю.* Уникальный природный объект всемирного значения – Зимнегорское местонахождение отпечатков вендских многоклеточных животных // Геолог Украины. 2011а. № 3-4. С. 89–98.

34. *Иванцов А.Ю.* Следы питания проартикулят – вендских многоклеточных животных // Палеонтол. журн. 2011б. № 3. С. 3–13.

35. *Иванцов А.Ю.* Зимнегорское местонахождение отпечатков вендских многоклеточных организмов – уникальный природный объект всемирного значения // Матер. II Междунар. научно-практической конференции «Геологические памятники – яркие свидетельства эволюции Земли» Каменец-Подольский, 16-20 мая 2011. Киев: Логос, 2011в. С. 54–56.

36. *Иванцов А.Ю.* История открытия и изучения местонахождений останков древнейших многоклеточных животных в Юго-Восточном Беломорье // Матер. конференции «История изучения и освоения Арктики – от прошлого к будущему». Архангельск: ИПЦ САФУ, 2012а. С. 131–133.



37. *Иванцов А.Ю.* Уникальные местонахождения останков древнейших многоклеточных животных в Архангельской области: 15 лет попыток создания ООПТ // Матер. конференции «Экология и геологические изменения в окружающей среде северных регионов». Архангельск: УрО РАН, 2012б. С. 104–108.
38. *Иванцов А.Ю.* Становление метамерности и билатеральности у Metazoa: путь проартикулят // Тезисы конференции Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. М.: ПИН РАН, 2012в. С. 16–17.
39. *Иванцов А.Ю.* Докембрийские билатерии и двусторонне-симметричные ископаемые // Тезисы конференции Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. М.: ПИН РАН, 2012г. С. 18.
40. *Иванцов А.Ю.* Трехлучевая радиальная симметрия – специфический признак докембрийских Metazoa // Тезисы конференции Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. М.: ПИН РАН, 2012д. С. 18–19.
41. *Иванцов А.Ю.* Следы жизнедеятельности докембрийских многоклеточных животных – «вендобионтов» и «моллюсков» // Стратигр. Геол. коррел. Т. 21. № 3. 2013а. С. 8–21.
42. *Иванцов А.Ю.* Новые данные о поздневендских проблематических ископаемых рода Harlaniella // Стратигр. Геол. коррел. Т. 21. № 6. 2013б. С. 25–34.
43. *Иванцов А.Ю.* Margaritiflabellum anatolii – новое проблематическое ископаемое из вендских отложений Юго-Восточного Беломорья // Тр. архангельского центра РГО. Вып. 2. Архангельск, 2014. С. 123–126.
44. *Иванцов А.Ю.* Южно-африканский элемент в сообществе вендских организмов Архангельской области // Тр. архангельского центра РГО. Вып. 3. Архангельск, 2015. С. 194–201.
45. *Иванцов А.Ю.* Реконструкция Charniodiscus yorgensis (макробиота венда Белого моря) // Палеонтол. журн. 2016а. № 1. С. 3–13.
46. *Иванцов А.Ю.* Остатки Eumetazoa среди макроископаемых позднего докембрия // Современные проблемы эволюционной морфологии животных. Матер. III Всероссийской конференции с международным участием к 110-летию со дня рождения академика А.В. Иванова. СПб., 2016б. С. 52–53.
47. *Иванцов А.Ю.* Беломорская рангея (макроорганизм позднего докембрия) // Тр. архангельского центра РГО. Вып. 5. Архангельск, 2017. С. 279–285.
48. *Иванцов А.Ю.* Беломорские местонахождения ископаемых остатков вендских организмов // Академик Юрий Александрович Орлов. К 120-летию со дня рождения. Сборник статей / Ред. Лопатин А.В. М.: ПИН РАН, 2018. С. 121–149.

49. *Иванцов А.Ю., Викерс-Рич П., Закревская М.А.* Конические докембрийские ископаемые Намибии и России // Тр. архангельского центра РГО. Вып. 6. Архангельск, 2018а. С. 249–258.
50. *Иванцов А.Ю., Гражданкин Д.В.* Новый представитель петалонам из верхнего венда Архангельской области // Палеонтол. журн. 1997. № 1. С. 3–18.
51. *Иванцов А.Ю., Гриценко В.П., Палий В.М., и др.* Макрофоссилии верхнего венда Восточной Европы. Среднее Приднестровье и Волынь. М.: ПИН РАН, 2015. 143 с.
52. *Иванцов А.Ю., Закревская М.А.* *Vendia sokolovi* и расцвет проартикулят на микробных полях позднего докембрия // Диверсификация и этапность эволюции органического мира в свете палеонтологической летописи. Матер. LX сессии Палеонтол. об-ва, посвященной 100-летию со дня рождения академика Б.С. Соколова. СПб.: ВСЕГЕИ, 2014. С. 66–68.
53. *Иванцов А.Ю., Закревская М.А.* Вклад Л.А. Несова в изучение Ярнемского местонахождения докембрийских ископаемых // Фундаментальная и прикладная палеонтология. Матер. LXIV сессии Палеонтол. об-ва. СПб.: ВСЕГЕИ, 2018а. С. 167–169.
54. *Иванцов А.Ю., Закревская М.А.* Феномен исключительной сохранности позднедокембрийских макрофоссилий // Тр. Палеонтол. об-ва. Т. I. М.: ПИН РАН, 2018б. С. 46–53.
55. *Иванцов А.Ю., Закревская М.А.* Комплекс вендских макрофоссилий Ярнемского местонахождения (Архангельская область) и вклад Л.А. Несова в его изучение // Тр. Палеонтол. об-ва. Т. II. М.: ПИНРАН, 2019а. С. 50–59.
56. *Иванцов А.Ю., Закревская М.А.* Пространственная неоднородность Беломорской ассоциации докембрийских макроорганизмов // Палеострат-2019. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтол. об-ва при РАН. Тезисы докладов. М.: ПИН РАН, 2019б. С. 29–30.
57. *Иванцов А.Ю., Закревская М.А.* *Dickinsonia costata* Юго-Восточного Беломорья // Палеострат-2021. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтол. об-ва при РАН. Программа и тезисы докладов. М.: ПИН РАН, 2021. С. 36–37.
58. *Иванцов А.Ю., Закревская М.А.* Палеогеографический и биостратиграфический потенциал вендобионтов (макробиота позднего докембрия) // Палеонтология и стратиграфия: современное состояние и пути развития. Матер. LXVIII сессии Палеонтол. об-ва, посвященной 100-летию со дня рождения А.И. Жамойды. СПб.: ВСЕГЕИ, 2022а. С. 59–60.
59. *Иванцов А.Ю., Закревская М.А.* Лямецкое местонахождение остатков древнейших многоклеточных организмов // Матер. X Всероссийской научно-практической

конференции с международным участием Кенозерские чтения – 2021 «Заповедные земли Русского Севера в контексте социально-гуманитарных и естественно-научных исследований». Архангельск, 2022б. С. 462–465.

60. *Иванцов А.Ю., Закревская М.А., Наговицын А.Л.* Прижизненные повреждения тела и морфогенез дикинсоний (макроорганизмы позднего докембрия) // *Фундаментальная и прикладная палеонтология*. Матер. LXIV сессии Палеонтол. об-ва. СПб.: ВСЕГЕИ, 2018б. С. 47–49.

61. *Иванцов А.Ю., Закревская М.А., Наговицын А.Л.* Морфология покровов проартикулят (Metazoa позднего докембрия) // *Зоология беспозвоночных – новый век*. Матер. конференции, посвященной 160-летию Кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова. М.: МГУ, 2018в. С. 53.

62. *Иванцов А.Ю., Закревская М.А., Наговицын А.Л.* Первые инвалиды в райском «Саду Эдиакары» // *Тр. архангельского центра РГО*. Вып. 8. Архангельск, 2020. С. 114–119.

63. *Иванцов А.Ю., Краснова А.В., Закревская М.А.* Стили сохранности докембрийских макроископаемых // *Интегративная палеонтология: перспективы развития для геологических целей*. Матер. LXIII сессии Палеонтол. об-ва. СПб.: ВСЕГЕИ, 2017. С. 67–69.

64. *Иванцов А.Ю., Леонов М.В.* Отпечатки вендских животных – уникальные палеонтологические объекты Архангельской области. Архангельск, 2009а. 91с.

65. *Иванцов А.Ю., Леонов М.В.* Солзинское местонахождение отпечатков многоклеточных животных поздневендского возраста в Юго-Восточном Беломорье (Архангельская область). Отчет по договору на оказание услуг по инвентаризации территорий и подготовку материалов комплексного обследования территорий. М.: ПИН РАН, 2009б. 13 с.

66. *Иванцов А.Ю., Леонов М.В.* Зимнегорское местонахождение отпечатков многоклеточных животных поздневендского возраста в Юго-Восточном Беломорье (Архангельская область). Отчет по договору на оказание услуг по инвентаризации территорий и подготовку материалов комплексного обследования территорий. М.: ПИН РАН, 2009в. 19 с.

67. *Иванцов А.Ю., Леонов М.В., Сережникова Е.А., и др.* Местонахождения отпечатков многоклеточных животных поздневендского возраста в Юго-Восточном Беломорье (Архангельская область). Отчет по договору № 5 от 11 мая 2005 г. М.: ПИН РАН, 2005. 58 с.

68. *Иванцов А.Ю., Малаховская Я.Е.* Гигантские следы вендских животных // *Докл. АН*. 2002. Т. 385. № 3. С. 382–386.

69. *Иванцов А.Ю., Малаховская Я.Е., Серезжникова Е.А.* Некоторые проблематики из вендских отложений Юго-восточного Беломорья // Палеонтол. журн. 2004. №1. С. 3–9.
70. *Иванцов А.Ю., Наговицын А.Л., Краснова А.В., и др.* Поведение дикинсоний (Metazoa позднего докембрия) в стрессовых ситуациях // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Матер. LXV сессии Палеонтол. об-ва. СПб.: ВСЕГЕИ, 2019а. С. 61–62.
71. *Иванцов А.Ю., Разумовский А.А., Закревская М.А.* Макрофоссилии верхнего венда Восточной Европы. Средний и Южный Урал. М.: ПИН РАН, 2018г. 190 с.
72. *Иванцов А.Ю., Федонкин М.А.* Следы самостоятельного передвижения – финальное доказательство животной природы эдиакарских организмов // Матер. II Междунар. симпоз. «Эволюция жизни на Земле». Томск: НТЛ, 2001. С. 133–137.
73. *Иванцов А.Ю., Федонкин М.А., Наговицын А.Л., и др.* Cephalonega, новое родовое название и система вендских проартикулятов // Палеонтол. журн. 2019б. Т. 53. № 5. С. 1–9.
74. *Келлер Б.М.* Отпечаток неизвестного животного из валдайской серии Русской платформы // Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия. Тр. ГИН АН СССР. Вып. 206. М.: Наука, 1969. С. 175–176.
75. *Келлер Б.М., Меннер В.В., Степанов В.А., и др.* Новые находки Metazoa в вендомии Русской платформы // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1974. №12. С. 130–134.
76. *Келлер Б.М., Федонкин М.А.* Новые находки окаменелостей в валдайской серии докембрия по р. Сюзьме // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1976. № 3. С. 38–44.
77. *Кривошеев, В.И., Поленов Ю.А.* Бесскелетная фауна сылвицкой серии Среднего Урала // Матер. II Междунар. симпоз. «Эволюция жизни на Земле». Томск: НТЛ, 2001. С. 148–150.
78. *Леонов М.В.* Макроскопические растительные остатки основания усть-пинежской свиты (верхний венд Архангельской области) // Палеонтол. журн. 2007. № 6. С. 89–96.
79. *Малахов В.В.* Новые представления о происхождении Bilateria (опыт применения метода эволюционной тетрады) // Фундаментальные зоологические исследования. Теории и методы. М.-СПб.: Т-во научных изданий КМК, 2004а. С. 89–113.
80. *Малахов В.В.* Происхождение билатерально-симметричных животных (Bilateria) // Журнал общей биологии. 2004б. Т. 65. № 5. С. 371–388.
81. *Малахов В.В.* Новые взгляды на происхождение билатерально-симметричных животных // Биология моря. 2004в. Т. 30. № 5. С. 335–346.

82. Малахов В.В., Богомолова Е.В., Кузьмина Т.В., и др. Эволюция жизненных циклов Metazoa и происхождение пелагических личинок // Онтогенез. 2019. Т. 50. № 6. С. 383–397.
83. Меннер В.В. Палеонтологическое обоснование стратиграфии верхнего докембрия. Прочие проблематические ископаемые остатки // Стратиграфия СССР. Верхний докембрий. М.: Гос. научн.-техн. изд. литературы по геологии и охране недр, 1963. С. 504–506.
84. Наймарк Е.Б., Иванцов А.Ю. Возрастная изменчивость поздневендских проблематик Parvancorina Glaessner // Палеонтол. журн. 2009. №1. С. 14–19.
85. Наливкин Д.В. Элементы симметрии органического мира // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Пермском ун-те. 1925. Т. 3. Вып. 8. С. 291–297.
86. Объяснительная записка к схеме стратиграфии верхнего докембрия Русской платформы. Киев: Наукова думка, 1978. 36 с.
87. Палий В.М. Остатки бесскелетной фауны и следы жизнедеятельности из отложений верхнего докембрия и нижнего кембрия Подолии // Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской платформы. Киев: Наукова думка, 1976. С. 63–77.
88. Палий В.М., Пости Э., Федонкин М.А. Мягкотелые метазоа и ископаемые следы животных венда и раннего кембрия // Палеонтология верхнедокембрийских и кембрийских отложений Восточно-Европейской платформы. М.: Наука, 1979. С. 49–82.
89. Рагозина А.Л. Кустистые водоросли Eocholynia и трубкообразные Calyptrina в верхнем венде севера Архангельской области // Матер. II Междунар. симпоз. «Эволюция жизни на Земле». Томск: НТЛ, 2001. С. 151–154.
90. Сержникова Е.А. Вендские эдиакарии Зимнего берега Белого моря: новые находки и новые реконструкции // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 46–55.
91. Сержникова Е.А. Palaeophragmodictya spinosa sp. nov. билатеральный седентарный организм из венда Юго-Восточного Беломорья // Палеонтол. журн. 2007. № 4. С. 16–24.
92. Сержникова Е.А. Базальные структуры вендских организмов: сохранность, строение, морфотипы, возможный морфогенез // Палеонтол. журн. 2013. № 3. С. 3–13.
93. Сержникова Е.А., Иванцов А.Ю. Beltanelliformis brunsaе Menner, 1974, Chuaria circularis Walcott, 1899, докембрийские макро- и микрофоссилии с «пересекающимися» признаками // Современная микропалеонтология. Тр. XVI Всерос. микропалеонтол. совещания. Калининград, 2015. С. 454–457.
94. Соколов Б.С. Очерки становления венда М.: КМК Лтд, 1997. 156 с.

95. *Станковский А.Ф.* Венд Юго-Восточного Беломорья // Разведка и охрана недр. 1997. №5. С. 4–9.
96. *Станковский А.Ф.* Геологические памятники природы северо-запада Архангельской области // Разведка и охрана недр. 2000а. № 3, 4. С. 43–45.
97. *Станковский А.Ф.* Геологические памятники природы северо-запада Архангельской области // Очерки по геологии и полезным ископаемым Архангельской области. Архангельск, 2000б. С. 168–188.
98. *Станковский А.Ф., Веричев Е.М., Гриб В.П., и др.* Венд юго-восточного Беломорья // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1981. № 2. С. 78–87.
99. *Станковский А.Ф., Веричев Е.М., Добейко И.П.* Венд юго-восточного Беломорья // Вендская система. Историко-геол. и палеонтол. обоснование. Т. 2. Стратиграфия и геол. процессы. М.: Наука, 1985. С. 67–76.
100. *Станковский А.Ф., Федонкин М.А.* Местонахождения вендской бесскелетной фауны Юго-Восточного Беломорья // Очерки по геологии и полезным ископаемым Архангельской области. Архангельск, 2000. С. 142–153.
101. *Термье А., Термье Х.* Эдиакарская фауна и эволюция животного мира // Палеонтол. журн. 1976. № 3. С. 22–29.
102. *Федонкин М.А.* Следы многоклеточных из валдайской серии // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1976. № 4. С. 129–132.
103. *Федонкин М.А.* Новое местонахождение бесскелетных Metazoa в венде Зимнего берега // Докл. АН СССР. 1978. Т. 239. № 6. С. 1423–1426.
104. *Федонкин М.А.* Ископаемые следы докембрийских Metazoa // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 1. 1980а. С. 39–46.
105. *Федонкин М.А.* Новые представители докембрийских кишечнополостных на севере Русской платформы // Палеонтол. журн. 1980б. № 2. С. 7–15.
106. *Федонкин М.А.* Крупнейшее местонахождение докембрийской фауны // Природа. 1981а. № 5. С. 94–102.
107. *Федонкин М.А.* Беломорская биота венда. М.: Наука, 1981б. 100 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 342).
108. *Федонкин М.А.* Бесскелетная фауна Подольского Приднестровья // Великанов В.А., Асеева Е.А., Федонкин М.А. Венд Украины. Киев: Наукова думка, 1983а. С. 128–139.
109. *Федонкин М.А.* Органический мир венда // Итоги науки и техники. Стратиграфия. Палеонтология. Т. 12. М.: ВИНТИ. 1983б. 127 с.
110. *Федонкин М.А.* Проморфология вендских Radialia // Стратиграфия и палеонтология древнейшего фанерозоя. М.: Наука, 1984. С. 30–58.

111. Федонкин М.А. Проморфология вендских Bilateria и проблема происхождения метамерии Articulata // Проблематики позднего докембрия и палеозоя. М.: Наука, 1985а. С. 79–92. (Тр. ИГИГ Сиб. отд. АН СССР. Вып. 632).
112. Федонкин М.А. Систематическое описание вендских Metazoa // Вендская система. Историко-геол. и палеонтол. обоснование. Т. 1. Палеонтология. М.: Наука, 1985б. С. 70–106.
113. Федонкин М.А. Бесскелетная фауна венда и ее место в эволюции Metazoa. М.: Наука, 1987. 174 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 226).
114. Федонкин М.А., Викерс-Рич П., Сволла Б.Дж., и др. Новые многоклеточные венда Белого моря, близкие к асцидиям // Палеонтол. журн. 2012. № 1. С. 3–14.
115. Черепанов Г.О. Закономерности развития роговых щитков панциря черепах: симметрия и асимметрия // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2013. С. 276–292.
116. Чистяков В.Г., Калмыкова Н.А., Несов Л.А., и др. О наличии вендских отложений в среднем течении р. Онеги и возможном существовании оболочников (Tunicata: Chordata) в докембрии // Вестн. ЛГУ. 1984. № 6. С. 11–19.
117. Шубников А.В. Избранные труды по кристаллографии. М.: Наука, 1975. 552 с.
118. Albani A.E., Bengtson S., Canfield, D.E. et al. 2014. The 2.1 Ga old Francevillian biota: biogenicity, taphonomy and biodiversity // Plos One 9, e99438.
119. Antcliffe J.B., Gooday A.J. Brasier M.D. Testing the protozoan hypothesis for Ediacaran fossils: a developmental analysis of *Palaeopascichnus* // Palaeontol. 2011. V. 54. Pt. 5. P. 1157–1175.
120. Babcock L.E. Trilobite malformations and the fossil record of behavioral asymmetry // J. Paleontol. 1993. V. 67. P. 217–229.
121. Balavoine G., Adoutte A. The segmented Urbilateria: a testable scenario // Integr. Comp. Biol. 2003. V. 43. P. 137–147.
122. Bamforth E.L., Narbonne G.M., Anderson M. Growth and ecology of a multi-branched Ediacaran rangeomorph from the Mistaken Point assemblage, Newfoundland // J. Paleontol. 2008. V. 82. No. 4. P. 763–777.
123. Bely A.E, Nyberg K.G. Evolution of animal regeneration: re-emergence of a field // Trends Ecol. Evol. 2010. V. 25. No. 3. P. 161–70.
124. Bicknell R.D.C., Pates S. Exploring abnormal Cambrian-aged trilobites in the Smithsonian collection // PeerJ. 2020. 8, e8453, P. 1–20.

125. *Birket-Smith S.J.R.* Is *Praecambridium* a juvenile *Spriggina*? // *Zool. Jb.* 1981. V. 106. P. 233–235.
126. *Boag T.H., Darroch S.A.F., Laflamme M.* Ediacaran distributions in space and time: testing assemblage concepts of earliest macroscopic body fossils // *Paleobiol.* 2016. P. 1–21.
127. *Bobkov N.I., Kolesnikov A.V., Maslov A.V., et al.* The occurrence of *Dickinsonia* in non-marine facies // *Estudios Geológicos.* 2019. V. 75. No. 2, e096.
128. *Bobrovskiy I., Hope J.M., Krasnova A., Ivantsov A.Yu., et al.* Molecular fossils from organically preserved Ediacara Biota reveal cyanobacterial origin for *Beltanelliformis* // *Nat. Ecol. Evol.* 2018a. V. 2. P. 437–440.
129. *Bobrovskiy I., Hope J.M., Ivantsov A.Yu., et al.* Ancient steroids establish the Ediacaran fossil *Dickinsonia* as one of the earliest animals // *Science.* 2018b. V. 361. P. 1246–1249.
130. *Bobrovskiy I., Krasnova, A., Ivantsov, A.Yu., et al.* Simple sediment rheology explains the Ediacara biota preservation // *Nat. Ecol. Evol.* 2019. V. 3. P. 582–589.
131. *Bobrovskiy I., Nagovitsyn A., Hope J.M., et al.* Guts, gut contents, and feeding strategies of Ediacaran animals // *Curr. Biol.* 2022. V. 32. P. 1–8.
132. *Boddy C.E., Mitchell E.G., Merdith A., et al.* Palaeolatitudinal distribution of the Ediacaran macrobiota // *J. Geol. Soc.* 2021. V. 179. No. 1, jgs2021–030.
133. *Brasier M., Antcliffe J.B.* *Dickinsonia* from Ediacara: A new look at morphology and body construction // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2008. V. 270. P. 311–323.
134. *Brasier M.D., Antcliffe J.B., Liu A.G.* The architecture of Ediacaran fronds // *Palaeontol.* 2012. V. 55. Pt. 5. P. 1105–1124.
135. *Brunet T., Lauri A., Arendt D.* Did the notochord evolve from an ancient axial muscle? The axochord hypothesis // *Bioessays.* 2015. V. 37. P. 836–850.
136. *Buatois L.A., Mángano M.G.* Ediacaran ecosystems and the dawn of animals // *The trace-fossil record of major evolutionary events. V. 1. Precambrian and Paleozoic. Topics in Geobiology 39* / Eds. Mángano M.G., Buatois L.A. Dordrecht. The Netherlands: Springer, 2016. P. 27–72.
137. *Buss L.W., Seilacher A.* The Phylum Vendobionta: a sister group of the Eumetazoa? // *Paleobiol.* 1992. V. 20. No. 1. P. 1–4.
138. *Callow R.H., Brasier M.D.* Remarkable preservation of microbial mats in Neoproterozoic siliciclastic settings: Implications for Ediacaran taphonomic models // *Earth Sci. Rev.* 2009. V. 96. P. 207–219.
139. *Callow R.H., Brasier M.D., McIlroy D.* Discussion: «Were the Ediacaran siliciclastics of South Australia coastal or deep marine?» by Retallack et al., *Sedimentology*, 59, 1208–1236 // *Sedimentology.* 2013. V. 60. P. 624–627.



140. Cannon J.T., Vellutini B.C., Smith III J., et al. Xenacoelomorpha is the sister group to Nephrozoa // *Nature*. 2016. V. 530. P. 89–94.
141. Chen Z., Zhou C., Yuan X. et al. Death march of a segmented and trilobate bilaterian elucidates early animal evolution // *Nature*. 2019. V. 573. P. 412–415.
142. Clapham M.E., Narbonne G.M. Ediacaran epifaunal tiering // *Geology*. 2002. V. 30. No. 7. P. 627–630.
143. Conway Morris S. Early metazoan // *Sci. Prog.* 1989. V. 73. P. 81–99.
144. Davies M.S., Case C.M. Tenacity of attachment in two species of Littorinid, *Littorina littorea* (L.) and *Littorina obtusata* (L.) // *J. Molluscan Stud.* 1997. V. 63. P. 235–244.
145. De Robertis E. M., Sasai Y. A common plan for dorsoventral patterning in Bilateria // *Nature*. 1996. V. 380. P. 37–40.
146. Droser M.L., Gehling J.G. The advent of animals: the view from the Ediacaran // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2015. V. 112. P. 4865–4870.
147. Droser M.L., Gehling J.G., Jensen S.R. Assemblage palaeoecology of the Ediacara biota: the unabridged edition // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2006. V. 232. P. 131–147.
148. Droser M.L., Gehling J.G., Tarhan L.G., et al. Piecing together the puzzle of the Ediacara biota: Excavation and reconstruction at the Ediacara National Heritage Site Nilpena (South Australia) // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2019. V. 513. P. 132–145.
149. Droser M.L., Tarhan L.G., Evans S.D., et al. Biostratigraphy of the Ediacara Member (Rawnsley Quartzite, South Australia): implications for depositional environments, ecology and biology of Ediacara organisms // *Interface Focus*. 2020. 10: 20190100.
150. Droser M.L., Evans S.D., Tarhan L.G., et al. What happens between depositional events, stays between depositional events: The significance of organic mat surfaces in the capture of Ediacara communities and the sedimentary rocks that preserve them // *Front. Earth Sci.* 2022. 10:826353.
151. Dufour S.C., McIlroy D. Ediacaran pre-placozoan diploblasts in the Avalonian biota: the role of chemosynthesis in the evolution of early animal life // *Earth system evolution and early life: a celebration of the work of Martin Brasier* / Eds. Brasier A.T., McIlroy D., McLoughlin N. Special Publ. V. 448. London: Geol. Soc., 2016. P. 211–219.
152. Dufour S.C., McIlroy D. An Ediacaran pre-placozoan alternative to the pre-sponge route towards the Cambrian explosion of animal life: a comment on Cavalier-Smith 2017 // *Phil. Trans. R. Soc.* 2017. B37320170148.
153. Dunn F.S., Liu A.G., Donoghue P.C.J. Ediacaran developmental biology // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 2018. V. 93. No. 2. P. 914–932.

154. *Dunn F.S., Kenchington C.G., Parry L.A., et al.* A crown-group cnidarian from the Ediacaran of Charnwood Forest, UK // *Nat. Ecol. Evol.* 2022. V. 6. P. 1095–1104.
155. *Dzik J.* Early metazoan evolution and the meaning of its fossil record // *Evol. Biol.* 1993. V. 27. P. 339–386.
156. *Dzik J.* Evolutionary origin of asymmetry in early metazoan animals // *Advances in biochirality* / Eds. Palyi G., Zucchi C., Caglioti L. Oxford: Elsevier Sci., 1999. P. 153–190.
157. *Dzik J.* The origin of the mineral skeleton in chordates // *Evol. Biol.* 2000. V. 31. P. 105–154.
158. *Dzik J.* Anatomical information content in the Ediacaran fossils and their possible zoological affinities // *Integr. Compar. Biol.* 2003. V. 43. P. 114–126.
159. *Dzik J., Ivantsov A.Yu.* An asymmetric segmented organism from the Vendian of Russia and the status of the Dipleurozoa // *Histor. Biol.* 1999. V. 13. P. 255–268.
160. *Dzik J., Ivantsov A.Yu.* Internal anatomy of a new Precambrian dickinsoniid dippleurozoan from northern Russia // *N. Jb. Geol. Palaont. Mh. Stuttgart.* 2002. V. 7. P. 385–396.
161. *Dzik J., Martyshyn A.* Taphonomy of the Ediacaran *Podolimirus* and associated dippleurozoans from the Vendian of Ukraine // *Precambrian Res.* 2015. V. 269. P. 139–146.
162. *Elliott D.A., Trusler P.W., Narbonne G.M., et al.* *Ernietta* from the late Ediacaran Nama Group, Namibia // *J. Paleontol.* 2016. V. 90. No. 6. P. 1017–1026.
163. *Erwin D.H.* The origin of animal body plans: a view from fossil evidence and the regulatory genome // *Development.* 2020. V. 147. No. 4, dev182899.
164. *Erwin D.H., Laflamme M., Tweedt S.M., et al.* The Cambrian conundrum: early divergence and later ecological success in the early history of animals // *Science.* 2011. V. 334. P. 1091–1097.
165. *Evans S.D., Droser M.L., Gehling J.G.* *Dickinsonia* liftoff: Evidence of current derived morphologies // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2015. V. 434. P. 28–33.
166. *Evans S.D., Droser M.L., Gehling J.G.* Highly regulated growth and development of the Ediacara macrofossil *Dickinsonia costata* // *Plos One.* 2017. V. 12. No. 5, e0176874.
167. *Evans S.D., Gehling J.G., Droser M.L.* Slime travelers: early evidence of animal mobility and feeding in an organic mat world // *Geobiology.* 2019a. V. 17. P. 490–509.
168. *Evans S.D., Huang W., Gehling J.G., et al.* Stretched, mangled, and torn: responses of the Ediacaran fossil *Dickinsonia* to variable forces // *Geology.* 2019b. V. 47. P. 1049–1053.
169. *Evans S.D., Hughes I.V., Gehling J.G. et al.* Discovery of the oldest bilaterian from the Ediacaran of South Australia // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2020. V. 117. P. 7845–7850.
170. *Evans S.D., Gehling J.G., Erwin D.H. et al.* Ediacara growing pains: modular addition and development in *Dickinsonia costata*. // *Paleobiol.* 2021a. V. 48. P. 83–98.

171. *Evans S.D., Droser M.L., Erwin D.H.* Developmental processes in Ediacara microfossils // *Proc. R. Soc. B.* 2021b. V. 288, 20203055.
172. *Evans S.D., Hunt G., Gehling J.G., et al.* Species of *Dickinsonia* Sprigg from the Ediacaran of South Australia // *Palaeontology.* 2023. V. 66. Iss. 1, e12635
173. *Fedonkin M.A.* *Andiva ivantsovi* gen. et sp. nov. and related carapace-bearing Ediacaran fossils from the Vendian of the Winter Coast, White Sea, Russia // *Ital. J. Zool.* 2002. V. 69. P. 175–181.
174. *Fedonkin M.A.* The origin of the Metazoa in the light of the Proterozoic fossil record // *Paleontol. Res.* 2003. V. 7. No. 1. P. 9–41.
175. *Fedonkin M.A., Gehling J.G., Grey K., et al.* The Rise of Animals: evolution and diversification of the Kingdom Animalia. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2007a. 326 p.
176. *Fedonkin M.A., Ivantsov A.Yu.* *Ventogyrus*, a possible Siphonophore-like trilobozoan coelenterate from the Vendian sequence (late Neoproterozoic), northern Russia // *The rise and fall of the Ediacaran biota* / Eds. Vickers-Rich P., Komarower P. Spec. Publ. V. 286. London: Geol. Soc., 2007. P. 187–194.
177. *Fedonkin M.A., Ivantsov A.Yu., Leonov M.V., et al.* Dynamics of evolution and biodiversity in Late Vendian: A view from the White Sea // *The rise and fall of the Vendian (Ediacaran) biota. Origin of the modern biosphere. Trans. Intern. Conf. IGCP Project 493. Moscow: Geos,* 2007b. P. 6–9.
178. *Fedonkin M.A., Simonetta A., Ivantsov A.Yu.* New data on *Kimberella*, the Vendian mollusc-like organism (White Sea region, Russia): palaeoecological and evolutionary implications // *The rise and fall of the Ediacaran biota* / Eds. Vickers-Rich P., Komarower P. Spec. Publ. V. 286. L.: Geol. Soc., 2007c. P. 157–179.
179. *Fedonkin M.A., Waggoner B.M.* The Late Precambrian fossil *Kimberella* is a mollusc-like bilaterian organism // *Nature.* 1997. V. 388. P. 868–871.
180. *Flude L.I., Narbonne G.M.* Taphonomy and ontogeny of a multibranching Ediacaran fossil: *Bradgatia* from the Avalon Peninsula of Newfoundland // *Can. J. Earth Sci.* 2008. V. 45. P. 1095–1109.
181. *Gehling J.G.* The case of Ediacaran fossil roots to the metazoan tree // *The world of Martin F. Glaessner* / Ed. Radhakrishna B. Mem. Geol. Soc. India. 1991. V. 20. P. 181–224.
182. *Gehling J.G.* Environmental interpretation and a sequence stratigraphic framework for the terminal Proterozoic Ediacara Member within the Rawnsley Quartzite, South Australia // *Precambrian Res.* 2000. V. 100. P. 65–95.
183. *Gehling J.G., Droser M.L.* Textured organic surfaces associated with the Ediacara Biota in South Australia // *Earth Sci. Rev.* 2009. V. 96. No. 3. P. 196–206.

184. *Gehling J.G., Droser M.L.* Ediacaran scavenging as a prelude to predation // *Emerg. Top. Life Sci.* 2018. V. 2. Iss. 2. P. 213–222.
185. *Gehling J.G., Droser M.L., Jensen S.R. et al.* Ediacara organisms: relating form to function // *Evolving form and function: Fossils and development* / Ed. Briggs D. New Haven: Yale Univ. Press, 2005. P. 43–66.
186. *Gehling J.G., Narbonne G.M.* Spindle-shaped Ediacara fossils from the Mistaken Point Assemblage, Avalon Zone, Newfoundland // *Can. J. Earth Sci.* 2007. V. 44. P. 367–387.
187. *Gehling J.G., Narbonne G.M., Anderson M.M.* First named Ediacaran body fossil *Aspidella terranovica* // *Palaeontology.* 2000. V. 43. Pt. 3. P. 427–456.
188. *Gehling J.G., Rigby J.K.* Long-expected sponges from the Neoproterozoic Ediacara Fauna, Pound Subgroup, South Australia // *J. Paleontol.* 1996. V. 70. P. 185–195.
189. *Gehling J.G., Runnegar B.* *Phyllozoon* and *Aulozoon*: key components of a novel Ediacaran death assemblage in Bathub Gorge, Heysen Range, South Australia // *Geol. Mag.* 2021. V. 159. Iss. 7. P. 1134–1147.
190. *Gehling J.G., Runnegar B.N., Droser M.L.* Scratch traces of large Ediacara bilaterian animals // *J. Paleontol.* 2014. V. 88. Iss. 2. P. 284–298.
191. *Genikhovich G., Technau U.* On the evolution of bilaterality // *Development.* 2017. V. 144. No. 19. P. 3392–3404.
192. *Glaessner M.F.* New fossils from the base of the Cambrian in South Australia // *Trans. Roy. Soc. S. Aust.* 1958. V. 81. P. 185–188.
193. *Glaessner M.F.* The oldest fossil faunas in South Australia // *Geologische Rundschau.* 1959. V. 47. P. 522–31.
194. *Glaessner M.F.* A new genus of Late Precambrian polychaete worms from South Australia // *Trans. Roy. Soc. S. Aust.* 1976. V. 100. P. 169–170.
195. *Glaessner M.F.* Precambrian // *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part A.* / Eds. Robison R.A., Teichert C. *Geol. Soc Amer.* 1979a. P. 79–107.
196. *Glaessner M.F.* An echiurid worm from the Late Precambrian // *Lethaia.* 1979b. V. 12. P. 121–124.
197. *Glaessner M.F., Deily B.* The geology and Late Precambrian fauna of the Ediacara fossil reserve // *Rec. South Austral. Museum.* 1959. V. 13. P. 369–401.
198. *Glaessner M.F., Wade M.* The Late Precambrian fossils from Ediacara, South Australia // *Palaeontology.* 1966. V. 9. P. 599–628.
199. *Glaessner M.F., Wade M.* *Praecambridium* – a primitive arthropod // *Lethaia.* 1971. V. 4. P. 71–77.

200. Gold D.A., Runnegar B., Gehling J.G. et al. Ancestral state reconstruction of ontogeny supports a bilaterian affinity for *Dickinsonia* // *Evol. Dev.* 2015. V. 17. P. 315–324.
201. Grazhdankin D.V. The Ediacaran genus *Inaria*: a taphonomic/morphodynamic analysis // *N. Jahrb. Geol. Paläontol.* 2000. V. 216. No. 1. P. 1–34.
202. Grazhdankin D.V. Patterns of distribution in the Ediacaran biotas: facies versus biogeography and evolution // *Paleobiol.* 2004. V. 30. No. 2. P. 203–221.
203. Grazhdankin D.V. Patterns of evolution of the Ediacaran soft-bodied biota // *J. Paleontol.* 2014. V. 88. No. 2. P. 269–283.
204. Grazhdankin D.V. Forbidden fruits in the Garden of Ediacara // *Palaontol. Zeits.* 2016. V. 90. No. 4. P. 649–657.
205. Grazhdankin D.V., Ivantsov A.Yu. Biotopes and communities of ancient Metazoa of the Late Vendian White Sea biota // *Inter. Symp. «Ecosystem evolution»*. Moscow, 1995. P. 48–49.
206. Grazhdankin D.V., Ivantsov A.Yu. Reconstruction of biotopes of ancient Metazoa of the Late Vendian White Sea biota // *Paleontol. J.* V. 30. No. 6. 1996. P. 676–680.
207. Grazhdankin D., Seilacher A. Underground Vendobionta from Namibia // *Palaeontol.* 2002. V. 45. P. 57–78.
208. Grazhdankin D.V., Seilacher A. A re-examination of the Nama-type Vendian organism *Rangea schneiderhoehni* // *Geol. Mag.* V. 142. No. 4. 2005. P. 1–12.
209. Gürich G. Die Kuibis-Fossilien der Nama-Formation von Südwestafrika // *Paläontologische Zeitschrift.* 1933. V. 15. P. 137–154.
210. Hall M., Kaufman A.J., Vickers-Rich H., Ivantsov A., et al. 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.* 2013. V. 238. P. 214–232.
211. Harrington H.J., Moore R.C. Medusa of the Hydroidea // *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F: Coelenterata.* / Ed. Moore R.C. 1956. GSA and Univ. Kansas Press. P. 77–80.
212. Haszprunar G. Review of data for a morphological look on Xenacoelomorpha (Bilateria incertae sedis) // *Org. Divers. Evol.* 2016. V. 16. P. 363–389.
213. Hejnol A., Martindale M.Q. Acoel development supports a simple planula-like urbilaterian // *Phil. Trans. R. Soc. B.* 2008. V. 363. P. 1493–1501.
214. Hejnol A., Pang K. Xenacoelomorpha's significance for understanding bilaterian evolution // *Curr. Opin. Genet. Dev.* 2016. V. 39. P. 48–54.
215. Hoekzema R.S., Brasier M.D., Dunn F.S. et al. Quantitative study of developmental biology confirms *Dickinsonia* as a metazoan // *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 2017. V. 284. P. 1–9.

216. *Hofmann H.J.* An alternative interpretation of the Ediacaran (Precambrian) chondrophore *Chondroplon* Wade // *Alcheringa*. 1988. V. 12. P. 315–318.
217. *Hofmann H.J., O'Brien S.J., King A.F.* Ediacaran biota on Bonavista Peninsula, Newfoundland, Canada // *J. Paleontol.* 2008. V. 82. No. 1. P. 1–36.
218. *Hua H., Pratt B.R., Zhang L.-Y.* Borings in *Cloudina* shells: Complex predator-prey dynamics in the terminal Neoproterozoic // *PALAIOS*. 2003. V. 18. P. 454–459
219. *Isaeva V.V., Kasyanov N.V.* Symmetry transformations in Metazoan evolution and development // *Symmetry*. 2021. V. 13, 160.
220. *Ivantsov A.Yu.* Ordovician trilobites of the subfamily Asaphinae of the Ladoga Glint // *Paleonol. J.* V. 37. No. 3. 2003. P. 229–336.
221. *Ivantsov A.Yu.* Vendian animals in the phylum Proarticulata // The rise and fall of the Vendian biota. IGSP Project 493. 2004. Abstracts. P. 52.
222. *Ivantsov A.Yu.* New find of Cambrian type Arthropoda from the Ediacaran of the White Sea, Russia // Ancient life and modern approaches. Abstracts of the 2nd Intern. Palaeontol. Congr. 2006. Beijing, China, P. 280-281.
223. *Ivantsov A.Yu.* Feeding traces of the Ediacaran animals // 33 Intern. Geol. Congr. August 6-14, 2008. Abstracts. Section HPF-17. Oslo, 2008. P. 171.
224. *Ivantsov A.Yu.* Paleontological evidence for the supposed Precambrian evolution of mollusks // *Paleontol. J.* 2010. V. 44. No. 12. P. 1552–1559.
225. *Ivantsov A.Yu.* Paleontological data on the possibility of Precambrian existence of mollusks // *Mollusks: Morphology, behavior and ecology* / Eds. Fyodorov A., Yakovlev H. N.Y.: Nova Sci. Publ., 2012. P. 153–179.
226. *Ivantsov A.Yu.* The most probable Eumetazoa among late Precambrian macrofossils // *Invertebr. Zool.* 2017a. V. 14. No. 2. P. 127–133.
227. *Ivantsov A.Yu.* The most probable remains of Eumetazoa among late Precambrian macrofossils // IV Inter. Congr. Invertebr. Morph. Program & Abstracts. Moscow, 2017b. P. 16.
228. *Ivantsov A.Yu.* Vendian Macrofossils of the Yudoma Group, Southeast of the Siberian Platform // *Paleonol. J. Suppl.* 2018. V. 52. No. 12. P. 1335–1346.
229. *Ivantsov A.Yu., Fedonkin M.A.* Locomotion trails of the Vendian invertebrates preserved with the producer's body fossils, White Sea, Russia// North Amer. Paleontol. Conv. Program & Abstracts. V. 21. Berkeley: PaleoBios, 2001a. P. 72.
230. *Ivantsov A.Yu., Fedonkin M.A.* Locomotion trails of the Ediacara-type organisms preserved with the producer's body fossils, White Sea, Russia // Geol. Assoc. Canada Joint Annu. Meet. Abstracts. St. John's: Memorial Univ., 2001b. P. 69.

231. *Ivantsov A.Yu., Fedonkin M.A.* Conulariid-like fossil from the Vendian of Russia: a Metazoan clade across the Proterozoic/Palaeozoic boundary // *Palaeontol.* 2002. V. 45. Iss. 6. P. 1219–1229.
232. *Ivantsov A.Yu., Gritsenko V.P., Konstantinenko L.I., et al.* Revision of the problematic Vendian macrofossil *Beltanelliformis* (= *Beltanelloides*, *Nemiana*) // *Paleontol. J.* 2014. V. 48. No. 13. P. 1–26.
233. *Ivantsov A.Yu., Nagovitsyn A.L., Zakrevskaya M.A.* Traces of locomotion of Ediacaran macroorganisms // *Geosciences.* 2019a. V. 9. Iss. 9, 395.
234. *Ivantsov A.Yu., Nagovitsyn A.L., Zakrevskaya M.A.* Escape traces of *Dickinsonia* // 2nd *Palaeontol. Virtual Congr. Book of abstracts.* 2020a. P. 97.
235. *Ivantsov A.Yu., Narbonne G.M., Trusler P.W., et al.* Elucidating *Ernietta*: Exceptional specimens from the Ediacaran of Namibia // *Lethaia.* 2016. V. 49. P. 540–554.
236. *Ivantsov A.Yu., Vickers-Rich P., Zakrevskaya M.A., et al.* Conical thecae of Precambrian macroorganisms // *Paleontol. J.* 2019b. V. 53. No. 11. P. 1134–1146.
237. *Ivantsov A.Yu., Zakrevskaya M.A.* *Dickinsonia*: Mobile and adhered // *Geol. Mag.* 2021a. P.1–16.
238. *Ivantsov A.Yu., Zakrevskaya M.A.* Trilobozoa, Precambrian tri-radial organisms // *Paleontol. J. Suppl.* 2021b. V. 55. Iss. 7. P. 13–27.
239. *Ivantsov A.Yu., Zakrevskaya M.A.* Symmetry of Vendobionta (Late Precambrian Metazoa) // *Paleontol. J. Suppl.* 2021c. V. 55. Iss. 7. P. 3–12.
240. *Ivantsov A.Yu., Zakrevskaya M.A.* Morphological features and ontogeny of *Dickinsonia costata* of the White sea area (Russia) // 3rd *Palaeontol. Virtual Congr. Book of abstracts.* 2021d. P. 298.
241. *Ivantsov A.Yu., Zakrevskaya M.A.* *Dickinsonia costata* of the Winter Mountains: Features of morphology and ontogenesis // *Precambrian Res.* 2022. V. 379, 106788.
242. *Ivantsov A.Yu., Zakrevskaya M.A.* Body plan of *Dickinsonia*, the oldest mobile animals // *Trans. Roy. Soc. Edinb. Earth Sci.* 2023. V. 114. Iss. 1-2. P. 95–108.
243. *Ivantsov A.Yu., Zakrevskaya M.A., Nagovitsyn A.* The first evidence of disability in the «Garden of Ediacara» // *The fossil week. 5<sup>th</sup> Intern. Palaeontol. Congr.* 2018a. Abstract book. P. 294.
244. *Ivantsov A.Yu., Zakrevskaya M.A., Nagovitsyn A.L.* Morphology of the covers of Proarticulata (Ediacaran Metazoa) // 1st *Palaeontol. Virtual Congr. Book of abstracts.* 2018b. P. 65.
245. *Ivantsov A.Yu., Zakrevskaya M.A., Nagovitsyn A.L.* Morphology of integuments of the Precambrian animals, Proarticulata // *Invertebr. Zool.* 2019c. V. 16. No. 1. P. 19–26.

246. *Ivantsov A.Yu., Zakrevskaya M.A., Nagovitsyn A.L., et al.* Intravital damage to the body of *Dickinsonia* (Metazoa of the late Ediacaran) // *J. Paleontol.* 2020b. V. 94. Iss. 6. P. 1019–1033.
247. *Jenkins R.J.F.* The enigmatic Ediacaran (Late Precambrian) genus *Rangea* and related forms // *Paleobiology.* 1985. V. 11. P. 336–355.
248. *Jenkins R.J.F.* Functional and ecological aspects of Ediacaran assemblages // *Origin and the early evolution of Metazoa* / Eds. Lipps J.H., Signor P.W. N.Y.: Plenum Press, 1992. P. 131–176.
249. *Jenkins R.J.F.* Aspects of the geological setting and palaeobiology of the Ediacara assemblage // *Natural History of the Flinders Ranges* / Eds. Davies M., Twidale C.R., Tyler M.J. 1996. V. 7. Richmond: Royal Soc. South Austral., P. 33–45.
250. *Jenkins R.J.F., Gehling J.G.* A review of the frond-like fossils of the Ediacara assemblage // *Rec. S. Austral. Museum.* 1978. V. 17. No. 23. P. 347–359.
251. *Jensen S., Gehling J.G., Droser M.* Ediacara-type fossils in Cambrian sediments // *Nature.* 1998. V. 393. P. 567–569.
252. *Jondelius, U., Ruiz-Trillo, I., Bagnuà, J., Riutort, M.* The Nemertodermatida are basal bilaterians and not members of the Platyhelminthes // *Zoologica Scripta.* 2002. V. 31. P. 201–216.
253. *Kenchington C.G., Dunn F.S., Wilby P.R.* Modularity and overcompensatory growth in Ediacaran rangeomorphs demonstrate early adaptations for coping with environmental pressures // *Curr. Biol.* 2018. V. 28. P. 1–7
254. *Kolesnikov A.V., Rogov V.I., Bykova N.V., et al.* The oldest skeletal macroscopic organism *Palaeopascichnus linearis* // *Precambrian Res.* 2018a. V. 316. P. 24–37.
255. *Kolesnikov A.V., Liu A.G., Danelian T., et al.* A reassessment of the problematic Ediacaran genus *Orbisiana* Sokolov 1976 // *Precambrian Res.* 2018b. V. 316. P. 197–205.
256. *Kouchinsky A., Bengtson S., Feng W., Kutugin R., Val'kov A.K.* 2009. The Lower Cambrian fossil Anabaritids: affinities, occurrences and systematics // *J. Syst. Pal.* 2009. V. 7. No. 3. P. 241–98.
257. *Kuznetsov A.N.* 2023 Glide-reflection symmetry in deuterostomes: an evolutionary perspective // *Zool. J. Linnean Soc.* 2023, zlad095.
258. *Laflamme M., Narbonne G.M.* Ediacaran fronds // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2008. V. 258. P. 162–179.
259. *Laflamme M., Gehling J.G., Droser M.L.* Deconstructing an Ediacaran frond: three-dimensional preservation of *Arborea* from Ediacara, South Australia // *J. Paleontol.* 2018. P. 1–13.



260. Laflamme M., Narbonne G.M., Anderson M.M. Morphometric analysis of the Ediacaran frond *Charniodiscus* from the Mistaken Point Formation, Newfoundland // J. Paleontol. 2004. V. 78. P. 827–837.
261. Lauri A., Brunet T., Handberg-Thorsager M., et al. Development of the annelid axochord: Insights into notochord evolution // Science. 2014. V. 345. P. 1365–1368.
262. Leonov M.V. Vendian cyanobacterial communities as a preservation factor of fossil eucaryotic algal remains // Instruments, methods and missions for Astrobiology VI. Proc. of SPIE V. 2003, 4939. P. 47–52.
263. Leonov M.V. Comparative taphonomy of Vendian genera *Beltanelloides* and *Nemiana*: taxonomy and lifestyle // The rise and fall of the Ediacaran biota / Eds. Vickers-Rich P., Komarower P. Spec. Publ. V. 286. L.: Geol. Soc., 2007. P. 259–267.
264. Leonov M.V., Ivantsov A.Yu., Zakrevskaya M.A. Guidebook of the field paleontological excursion. Zimnie Gory // Moscow: PIN RAS, 2007. 27 p.
265. Leonov M.V., Ragozina A.L. Upper Vendian assemblages of carbonaceous micro- and macrofossils in the White Sea Region: systematic and biostratigraphic aspects // The rise and fall of the Ediacaran biota / Eds. Vickers-Rich P., Komarower P. Spec. Publ. V. 286. L.: Geol. Soc., 2007. P. 269–275.
266. Lindsay S.M. Frequency of injury and the ecology of regeneration in marine benthic invertebrates // Integr. Comp. Biol. 2010. V. 50. No. 4. P. 479–493
267. Linnemann U., Ovtcharova M., Schaltegger U. et al. New high resolution age data from the Ediacaran–Cambrian boundary indicate rapid, ecologically driven onset of the Cambrian explosion // Terra Nova. 2019. V. 31. P. 49–58.
268. Liu A.G., Matthews J.J., Menon L.R., et al. The arrangement of possible muscle fibres in the Ediacaran taxon *Haootia quadriformis* // Proc. R. Soc. B. 2015. V. 282, 20142949.
269. Lücking R., Nelsen M.P. Transformative paleobotany // Papers to commemorate the life and legacy of Thomas N. Taylor. San Diego, CA: Academic Press, 2018. P. 551–590
270. Luzhnaia (Serezhnikova) E.A., Ivantsov A.Yu. Skeletal nets of the Ediacaran fronds // Paleontol. J. 2019. V. 53. No. 7. P. 667–675.
271. MacGabhann B.A. There is no such thing as the «Ediacara Biota» // Geosci. Front. 2014. V. 5. P. 53–62.
272. McIlroy D., Dufour S.C., Taylor R., Nicholls R. The role of symbiosis in the first colonization of the seafloor by macrobiota: Insights from the oldest Ediacaran biota (Newfoundland, Canada) // BioSystems. 2021. V. 205, 104413.
273. Malakhov V.V., Gantsevich M.M. The origin and main trends in the evolution of bilaterally symmetrical animals // Paleontol. J. 2022. V. 56. No. 8. P. 887–937

274. *Mangano M.G., Buatois L.A.* The rise and early evolution of animals: where do we stand from a trace-fossil perspective? // *Interface Focus*. 2020. V. 10, 20190103.
275. *Martin M.W., Grazhdankin D.V., Bowring S.A., et al.* Age of Neoproterozoic Bilaterian body and trace fossils, White Sea, Russia: Implications for metazoan evolution // *Science*. 2000. V. 288. P. 841–845.
276. *McCall G.J.H.* The Vendian (Ediacaran) in the geological record: Enigmas in geology's prelude to the Cambrian explosion // *Earth-Sci. Rev.* 2006. V. 77. P. 1–229
277. *McMenamin M.A.S.* The garden of Ediacara: discovering the first complex life. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1998. 295 p.
278. *Menon L.R., McIlroy D., Brasier M.D.* Evidence for cnidaria-like behavior in ca. 560 Ma Ediacaran *Aspidella* // *Geology*. 2013. V. 41. P. 895–898.
279. *Meert J.G., Pandit M.K., Kwafo S., et al.* Stinging news: ‘*Dickinsonia*’ discovered in the Upper Vindhyan of India not worth the buzz // *Gondwana Research*. 2023. V. 117. P. 1–7.
280. *Mitchell E.G., Bobkov N., Bykova N., et al.* The influence of environmental setting on the community ecology of Ediacaran organisms // *Interface Focus*. 2020. V. 10, 20190109.
281. *Narbonne G.M.* New Ediacaran fossils from the Mackenzie Mountains, Northwestern Canada // *J. Paleont.* 1994. V. 68. No. 3. P. 411–416
282. *Narbonne G.M.* The Ediacara biota: Neoproterozoic origin of animals and their ecosystems // *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 2005. V. 33. P. 421–442.
283. *Narbonne G.M., Laflamme M., Greentree C., et al.* Reconstructing a lost world: Ediacaran rangeomorphs from Spaniard’s Bay, Newfoundland // *J. Paleontol.* 2009. V. 83. No. 4. P. 503–523.
284. *Narbonne G.M., Laflamme M., Trusler P.W., et al.* Deep-water Ediacaran fossils from Northwestern Canada: taphonomy, ecology, and evolution // *J. Paleontol.* 2014. V. 88. No. 2. P. 207–223.
285. *Narbonne G.M., Xiao, S., Shields G.A., et al.* Ediacaran period // *Geologic Time scale* / Eds. Gradstein F., Ogg J., Schmidt M.D., Ogg G. N.Y.: Elsevier, 2012. P. 413–435.
286. *Narbonne G.M., Saylor B.Z., Grotzinger J.P.* The youngest Ediacaran fossils from Southern Africa // *J. Paleontol.* 1997. V. 71. No. 6. P. 953–967.
287. *Nesterovsky V.A., Martyshyn A.I., Chupryna A.M.* New biocenosis model of Vendian (Ediacaran) sedimentation basin of Podilia (Ukraine) // *J. Geol. Geograph. Geoecol.* 2018. V. 27. No. 1. P. 95–107.
288. *Psarras C., Donoghue P.C.J., Garwood R.J., et al.* Three-dimensional reconstruction, taphonomic and petrological data suggest that the oldest record of bioturbation is a body fossil coquina // *Pap. Palaeontol.* 2023. V. 9. Iss. 6, e1531

289. Pandey S.K., Ahmad S., Sharma M. *Dickinsonia tenuis* reported by Retallack et al. 2021 is not a fossil, instead an impression of an extant 'fallen beehive' // J. Geol. Soc. India. 2023. V. 99. P. 311–316.
290. Rahman I.A., Darroch S.A.F., Racicot R.A., et al. Suspension feeding in the enigmatic Ediacaran organism *Tribrachidium* demonstrates complexity of Neoproterozoic ecosystems // Sci. Adv. 2015. V. 1. No. 10. P. 1–8.
291. Reid L.M., García-Bellido D.C., Gehling J.G. An Ediacaran opportunist? Characteristics of a juvenile *Dickinsonia costata* population from Crisp Gorge, South Australia // J. Paleontol. 2018. V. 92. No. 3. P. 313–322.
292. Retallack G.J. Were the Ediacaran fossils lichens? // Paleobiology. 1994. V. 20. P. 523–544.
293. Retallack G.J. Growth, decay and burial compaction of *Dickinsonia*, an iconic Ediacaran fossil // Alcheringa. 2007. V. 31. P. 215–240.
294. Retallack G.J. Ediacaran life on land // Nature. 2013. V. 493. P. 89–92.
295. Retallack G.J., Broz A.P. *Arumberia* and other Ediacaran-Cambrian fossils of central Australia // Hist. Biol. 2020. V. 33. Iss. 10. P. 1964–1988.
296. Retallack G.J., Matthews N.A., Master S., et al. *Dickinsonia* discovered in India and late Ediacaran biogeography // Gondwana Res. 2021. V. 90. P. 165–170.
297. Retallack G.J. Reconsideration of the Ediacaran problematicum *Aulozoon* // J. Palaeosci. 2022. V. 71. P. 143–157.
298. Richter R. Die ältesten Fossilien Süd-Afrikas // Senckenbergiana Lethaea. 1955. V. 36. P. 243–289.
299. Rogov V., Marusin V., Bykova N. et al. The oldest evidence of bioturbation on Earth // Geology. 2012. V. 40. P. 395–398.
300. Rozhnov S.V. Development of the trophic structure of Vendian and Early Paleozoic marine communities // Paleontol. J. 2009. V. 43. No. 11. P. 1364–1377.
301. Rozhnov S.V. Combinatorial model for the formation of body plans in higher Metazoan taxa: Paleontological insight // Paleontol. J. 2010. V. 44. No. 12. P. 1500–1508.
302. Runnegar B. Oxygen requirements, biology and phylogenetic significance of the Late Precambrian worm *Dickinsonia*, and the evolution of the burrowing habit // Alcheringa. 1982. V. 6. P. 223–239.
303. Runnegar B. Following the logic behind biological interpretations of the Ediacaran biotas // Geol. Mag. 2021. V. 159. Iss. 7. P. 1093–1117.
304. Ruppert E., Fox R.S., Barnes R.D. Invertebrate zoology: a functional evolutionary approach. 7th ed. Belmont, CA, USA: Thomas-Brooks/Cole, 2004. 505 p.

305. *Schopf K.M., Baumiller T.K.* A biomechanical approach to Ediacaran hypotheses: how to weed the Garden of Ediacara // *Lethaia*. 1998. V. 31. P. 89–97.
306. *Schultz H.A.G.* Handbook of Zoology. V. 1 Echinoidea. Berlin, München, Boston: De Gruyter, 2015. 375 p.
307. *Schmitz M.D.* Radiometric ages used in GTS2012, Appendix 2 // *Geologic Timescale / Eds. Gradstein F., Ogg J., Schmitz M.D., Ogg G. N.Y.: Elsevier, 2012. P. 1045–1082.*
308. *Seilacher A.* Vendozoa: Organismic construction in the Proterozoic biosphere // *Lethaia*. 1989. V. 22. No. 3. P. 229–239.
309. *Seilacher A.* Vendobionta and Psammocorallia: lost construction of Precambrian evolution // *J. Geol. Soc. London*. 1992. V. 149. P. 607–613.
310. *Seilacher A.* Biomat-related lifestyles in the Precambrian // *Palaios*. 1999. V. 14. P. 86–93.
311. *Seilacher A.* The nature of vendobionts // *The rise and fall of the Ediacaran biota / Eds. Vickers-Rich P., Komarower P. Spec. Publ. V. 286. L.: Geol. Soc., 2007. P. 387–397.*
312. *Seilacher A., Grazhdankin D.V., Leguta A.* Ediacaran biota: the dawn of animal life in the shadow of giant protists // *Paleontol. Res.* 2003. V. 7. No 1. P. 43–54.
313. *Smith A.M.* The role of suction in the adhesion of limpets // *J. Exp. Biol.* 1991. V. 161. P. 151–169.
314. *Smith A.M.* Alternation between attachment mechanisms by limpets in the field // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1992. V. 160. P. 205–220.
315. *Soukup V.* Left-right asymmetry specification in amphioxus: review and prospects // *Int. J. Dev. Biol.* 2017. V. 61. P. 611–620.
316. *Sozonov N.G., Bobkov N.I., Mitchell E.G., et al.* The ecology of *Dickinsonia* on tidal flats // *Estudios Geológicos*. V. 75. Iss. 2, e116.
317. *Sperling E.A., Vinther J.* A placozoan affinity for *Dickinsonia* and the evolution of late Proterozoic metazoan feeding modes // *Evol. Dev.* 2010. V. 12. P. 201–209.
318. *Sprigg R.C.* Early Cambrian (?) jellyfishes from the Flinders Ranges, South Australia // *Trans. R. Soc. S. Aust.* 1947. V. 71. P. 212–224.
319. *Sprigg R.C.* Early Cambrian “Jellyfishes” of Ediacara, South Australia and Mouth John, Kimberley District, Western Australia // *Trans. R. Soc. S. Aust.* 1949. V. 73. P. 72–99.
320. *Sprigg R.C.* On the discovery of the Precambrian Ediacarian fossil Fauna in South Australia // *Earth Sci. Hist.* 1988. V. 7. No. 1. P. 46–51.
321. *Steiner M.* *Chuarina circularis* Walcott 1899 – «Megasphaeromorph acritarch» or prokaryotic colony? // *Acta Universitatis Carolinae, Geologica*. 1997. V. 40. P. 645–665.

322. Steiner M., Reitner J. Evidence of organic structures in Ediacara type fossils and associated microbial mats // *Geology*. 2001. V. 29. P. 1119–1122.
323. Tarhan L.G., Droser M.L., Planavsky N.J., et al. Protracted development of bioturbation through the early Palaeozoic Era // *Nat. Geosci.* 2015. V. 8. P. 865–869.
324. Tarhan L.G., Droser M.L., Gehling J.G., et al. Microbial mat sandwiches and other anactualistic sedimentary features of the Ediacara Member (Rawnsley Quartzite, South Australia): Implications for interpretation of the Ediacaran sedimentary record // *Palaios*. 2017. V. 32. P. 181–194.
325. Tiozzo S., Copley R.R. Reconsidering regeneration in metazoans: an evo-devo approach // *Front. Ecol. Evol.* 2015. V. 3, 67.
326. Valentine J.W. *Dickinsonia* as a polypoid organism // *Paleobiology*. 1992. V. 18. No. 4. P. 378–382.
327. Vickers-Rich P., Ivantsov A.Yu., Trusler P.W. et al. Reconstructing *Rangea*: new discoveries from the Ediacaran of Southern Namibia // *J. Paleontol.* 2013. V. 87. No. 1. P. 1–15.
328. Wade M. Preservation of soft-bodied animals in Precambrian sandstones at Ediacara, South Australia // *Lethaia*. 1968. V. 1. P. 238–267.
329. Wade M. Bilateral Precambrian chondrophores from the Ediacara fauna, South Australia // *Proc. R. Soc. Victoria*. 1971. V. 84. P. 183–188.
330. Wade M. *Dickinsonia*: polychaete worms from the Late Precambrian Ediacara fauna, South Australia // *Mem. Queensl. Mus.* 1972. V. 16. P. 171–190.
331. Wang X.-P., Chen Z., Pang K., et al. *Dickinsonia* from the Ediacaran Dengying Formation in the Yangtze Gorges area, South China // *Palaeoworld*. 2021. V. 30. Iss. 4. P. 602–609.
332. Waggoner B.M. Ediacaran lichens: a critique // *Paleobiology*. 1995. V. 21. No. 3. P. 393–397.
333. Waggoner B.M. Phylogenetic hypotheses of the relationships of arthropods to Precambrian and Cambrian problematic fossil taxa // *Syst. Biol.* 1996. V. 45. P. 190–222.
334. Waggoner B.M. The Ediacaran biotas in space and time // *Integr. Comp. Biol.* 2003. V. 43. P. 104–113.
335. Whittington I.D., Cribb B.W. Adhesive secretions in the Platyhelminthes // *Adv. Parasitol.* 2001. V. 48. P. 101–224.
336. Xiao S. Mudding the waters // *Nature*. 2013. V. 493. P. 28–29.
337. Xiao S., Laflamme M. On the eve of animal radiation: phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota // *Trends Ecol. Evol.* 2008. V. 24. No.1. P. 31–40.
338. Yang C., Rooney A.D., Condon D.J., et al. The tempo of Ediacaran evolution // *Science Advances*. 2021. V. 7, eabi9643.

339. *Zakrevskaya M.A., Ivantsov A.Yu. Dickinsonia costata*—the first evidence of neoteny in Ediacaran organisms // *Invertebr. Zool.* 2017a. V. 14. P. 92–98.
340. *Zakrevskaya M.A.* Paleoecological reconstruction of the Ediacaran benthic macroscopic communities of the White Sea (Russia) // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2014. V. 410. P. 27–38.
341. *Zakrevskaya M.A.* Age variability of the Late Vendian microbial mats of the southeastern White Sea region // *The fossil week. 5th Int. Palaeontol. Congr. Abstract book.* 2018. P. 330.
342. *Zakrevskaya M.A., Ivantsov A.Yu.* Ontogenetic development of *Dickinsonia costata* (Ediacaran macrofossil) and its possible implication for phylogeny // *IV Int. Congr. Invertebr. Morph. Program & Abstracts.* Moscow, 2017b. P. 33.
343. *Zhang X., Reitner J.* A fresh look at *Dickinsonia*: removing it from Vendobionta // *Acta Geol. Sin.* 2006. V. 80. P. 635–642.
344. *Zhuravlev A.Yu.* Were Ediacaran Vendobionta multicellulars? // *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 1993. V. 190. 2/3. P. 299–314.

## Фототаблицы и пояснения к ним

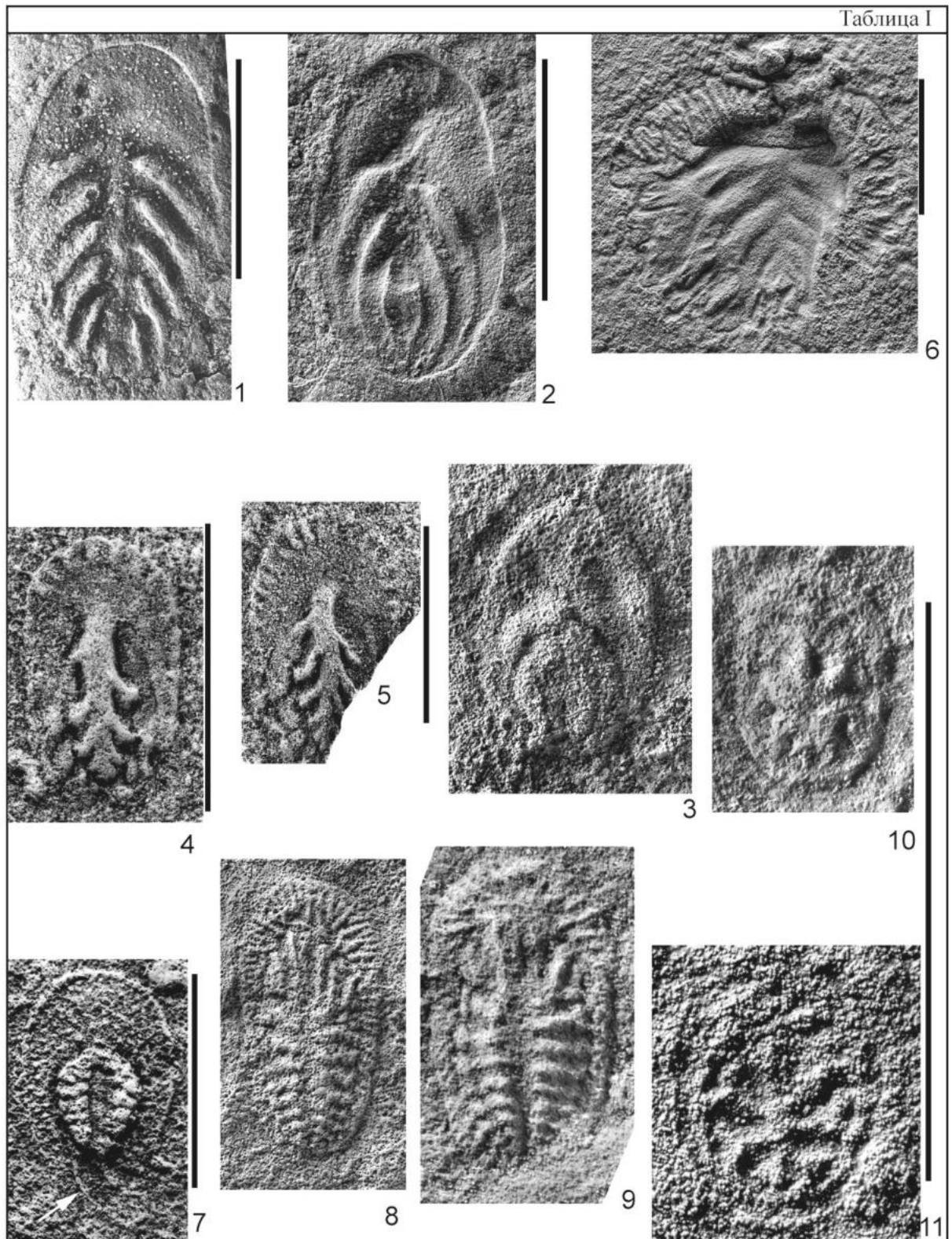


Таблица I. Проартикуляты Юго-Восточного Беломорья; фиг. 1, 3, 6, 11 – естественные отпечатки, остальные – латексные слепки с естественных отпечатков, все сняты с напылением хлористым аммонием. Здесь и далее, за исключением особо отмеченных случаев, длина масштабного отрезка – 1 см; общий для фиг. 3, 9-11 отрезок расположен справа от фиг 10.

Фиг. 1, *Vendia sokolovi* Keller, 1969, экз. ПИН, №3593/1, Архангельская обл., скв. Яренск, гл. 1552 м, сборы Б.М. Келлера, 1963 г.

Фиг. 2, 3. *Paravendia janae* (Ivantsov, 2001), Зимнегорское местонахождение: 1 – голотип ПИН, №3993/5070, захоронение Z1(I); 2 – экз. ПИН, №3993/8499, захоронение Z11(XXII).

Фиг. 4, 5. *Vendia rachiata* Ivantsov, 2004, Солзинское местонахождение, захоронение SL1(VII): 4 – экз. ПИН, №4853/595, 5 – экз. ПИН, №4853/593.

Фиг. 6. *Karakhtia nessoivi* Ivantsov, 2004, экз. ПИН, №4853/250, Карахтинское местонахождение, захоронение K2(VI).

Фиг. 7. *Cephalonega stepanovi* (Fedonkin, 1976), экз. ПИН, №3992/5005, Сюзьминское местонахождение, захоронение SL1(VII).

Фиг. 8, 9. *Cyanorus singularis* Ivantsov, 2004, Зимнегорское местонахождение, захоронение Z11(XXII): 7 – экз. ПИН, №3993/5638, 8 – экз. ПИН, №3993/8490.

Фиг. 10-11. *Tamga hamulifera* Ivantsov, Зимнегорское местонахождение, захоронение Z11(XXII): 10 – экз. ПИН, №3993/9239, 11 – экз. ПИН, №3993/5508.



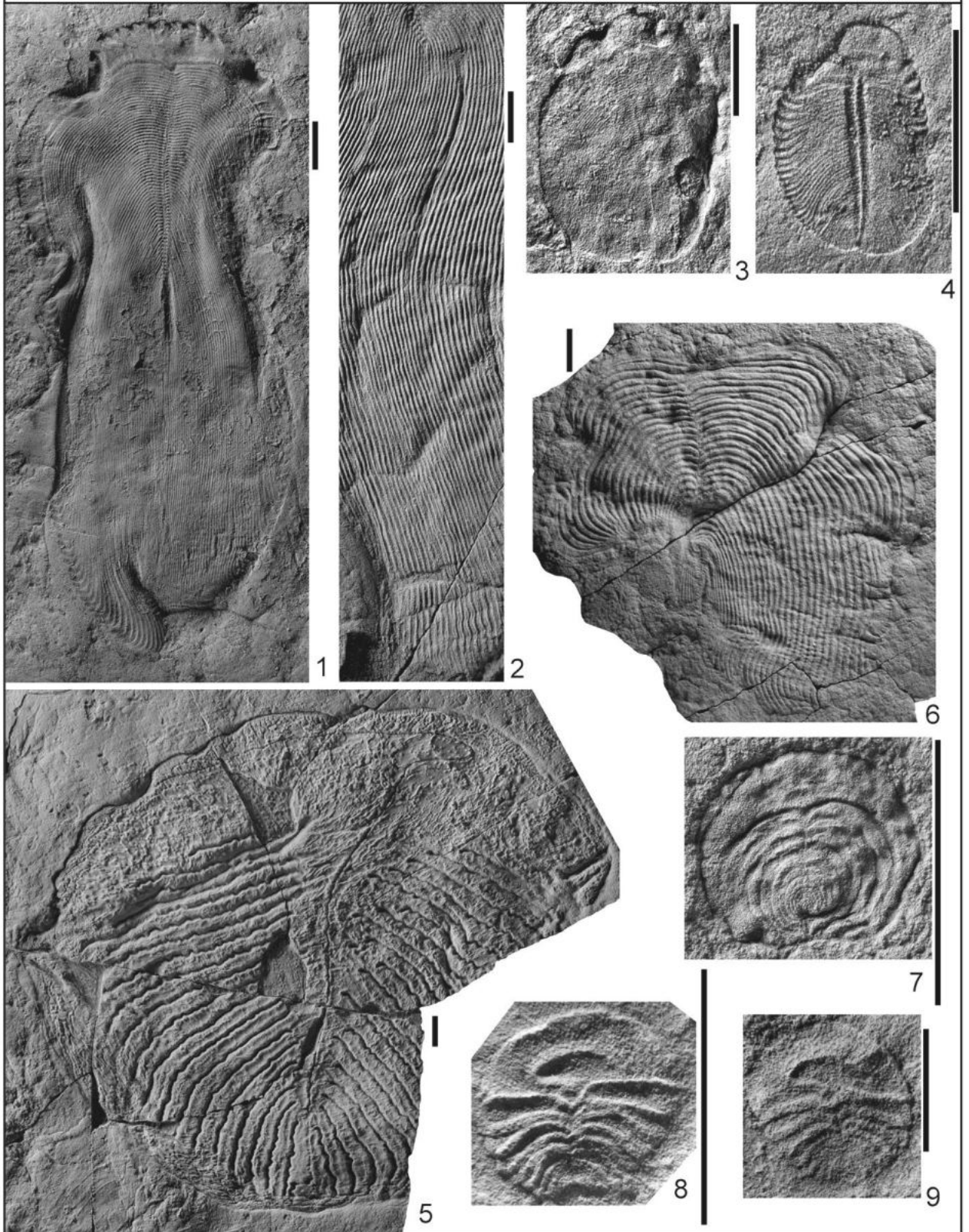


Таблица II. Проартикуляты Юго-Восточного Беломорья; фиг. 8, 9 – латексные слепки с естественных отпечатков, остальные – естественные отпечатки; все сняты с напылением хлористым аммонием.

Фиг. 1-3. *Andiva ivantsovi* Fedonkin, 2002, Зимнегорское местонахождение: 1 – экз. ПИН, №3993/5112, захоронение Z1(I); 2 – фрагмент заднего конца гигантского экземпляра ПИН, №3993/9948, захоронение Z13(XXIV); 3 – экз. ПИН, №3993/5511, захоронение Z1(I)

Фиг. 4. *Ivovicia rugulosa* Ivantsov, 2007, экз. ПИН, №3993/5506, Зимнегорское местонахождение, захоронение Z1(I).

Фиг. 5. *Yorgia waggoneri* Ivantsov, 1999, голотип ПИН, №3993/5024, Зимнегорское местонахождение, захоронение Z2(III).

Фиг. 6, 7. *Ovatoscutum concentricum* Glaessner et Wade, 1966, 6 – экз. ПИН, №3993/6194, Зимнегорское местонахождение, захоронение Z11(XXII), 7 – экз. ПИН, №4853/1119, Солзинское местонахождение, не проиндексированное захоронение.

Фиг. 8, 9. *Archaeaspinus fedonkini* (Ivantsov, 2001), Зимнегорское местонахождение, захоронение Z1(I): 8 – голотип ПИН, №3993/5053, 9 – экз. ПИН, №3993/5131.

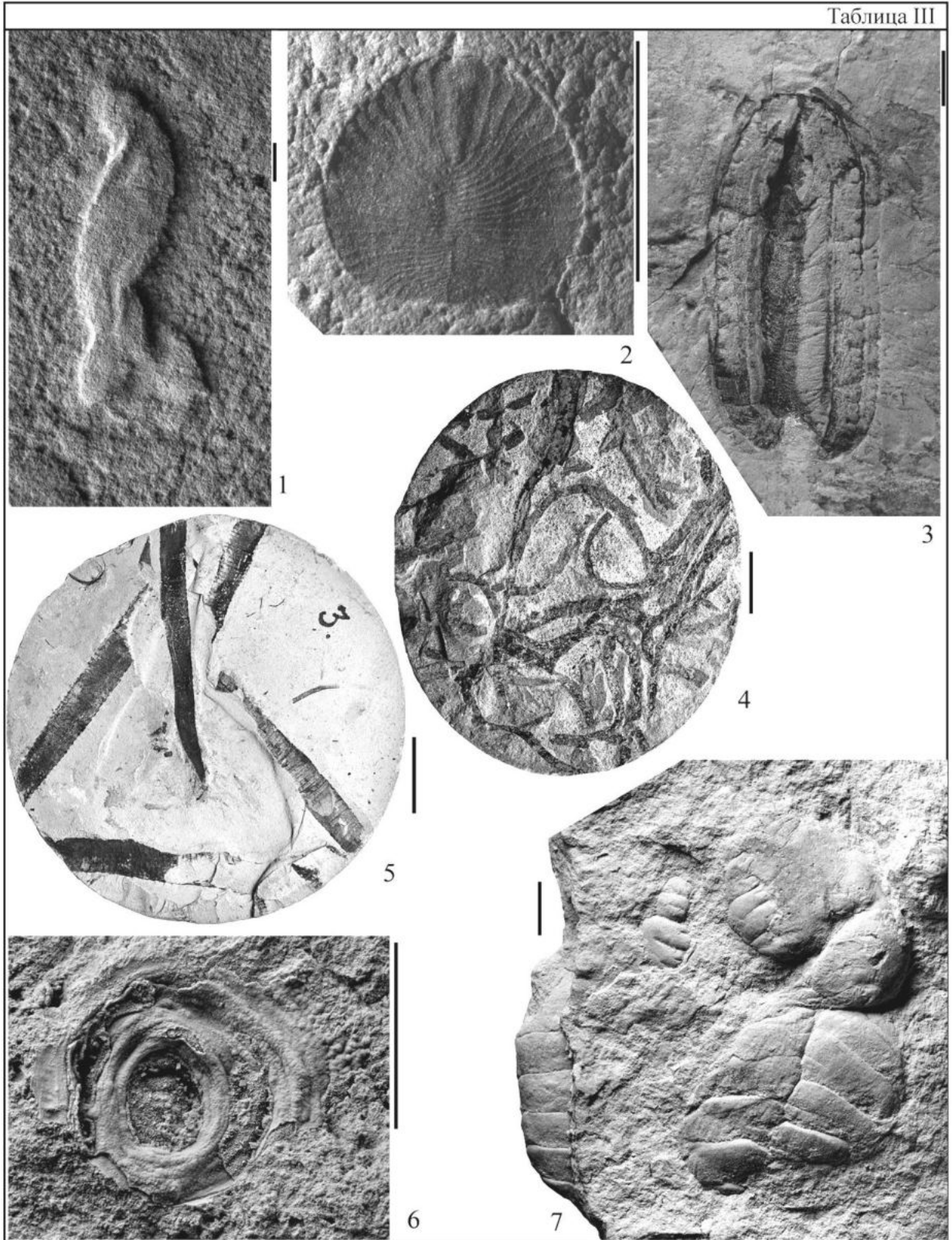


Таблица III. Примеры различных стилей сохранности позднедокембрийских макрофоссилий (Иванцов, Закревская, 2018 б).

Фиг. 1. Стиль Концепшн, слепок (внешнее ядро) тела неопределенного перовидного организма, расположенный на кровле слоя доломита; Саудовская Аравия, серия Джибалла, свита Дайка.

Фиг. 2, 3. Флиндерско-беломорский стиль, отпечатки на подошве пласта песчаника; Юго-Восточное Беломорье, усть-пинежская и мезенская свиты: 2 – *Dickinsonia costata*, экз. ПИН, № 3993/8871, 3 – *Kimberella quadrata*, экз. ПИН, № 3993/5131; темный оттенок отпечатка или его частей вызван в первом случае остатками собственного органического вещества, а во втором – псевдоморфозой пирита по органическому веществу.

Фиг. 4, 5. Балтийский стиль: 4 – мумифицированные остатки (фитолеймы) водоросли *Vendotaenia antiqua*; Белоруссия, скв. Дрисса, валдайская серия, котлинская свита; 5 – псевдоморфное замещение пиритом трубок *Saarina tenera*; Ленинградская обл., скв. Гатчина № 13, балтийская серия, ровенский горизонт.

Фиг. 6. Юдомский стиль, инкрустация доломитом поверхности прикрепительного образования петалонамы *Suvorovella aldanica*, экз. ПИН, № 5119/1058; Восточная Сибирь, Учуро-Майский регион, юдомская серия, усть-юдомская свита.

Фиг. 7. Намский стиль, фрагмент песчаной линзы со слепками (внутренние ядра) петалонамы *Ventogyrus chistyakovi*, экз. ПИН, № 4564/1027; Юго-Восточное Беломорье, усть-пинежская свита.

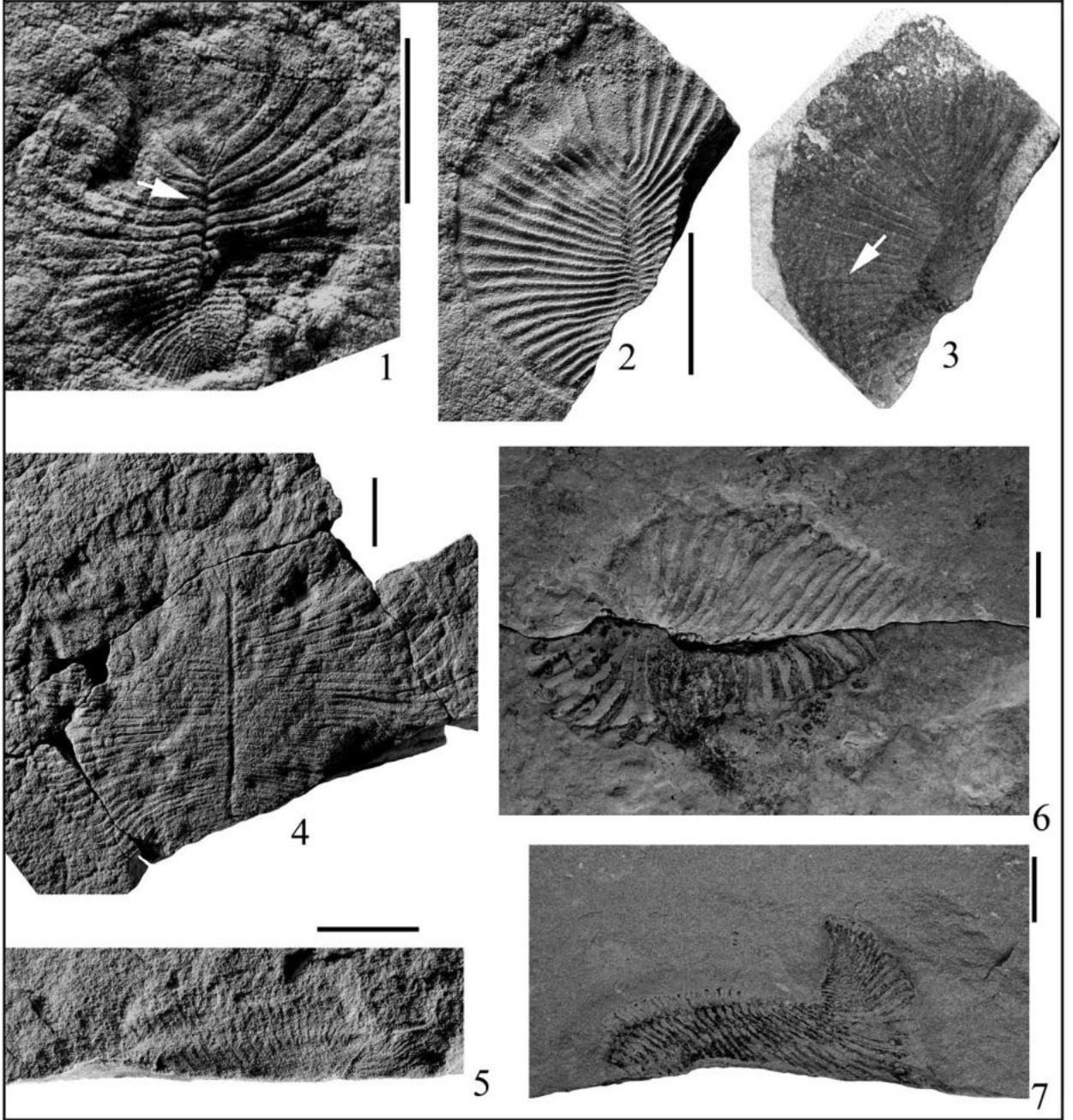


Таблица IV. *Dickinsonia costata* Sprigg, 1947, Зимнегорское местонахождение; естественные отпечатки; фиг. 1, 2, 4, 5 сняты с напылением хлористым аммонием.

Фиг. 1. Экз. ПИН, №3993/5522, отпечаток верхней стороны, демонстрирующий явное чередующееся расположение изомеров (стрелка), захоронение Z11(XXII).

Фиг. 2, 3. Экз. ПИН, №3993/5513, захоронение Z11(XXII): 2 – рельеф, снят при косом освещении; 3 – два слоя органического вещества; на нижнем слое видны линейные уплотнения (вентральные карманы?), развернутые под большим углом относительно изомеров верхнего слоя (стрелка); снято с фронтальным освещением под слоем воды.

Фиг. 4, 5. Экз. ПИН, №3993/8516, захоронение Z11(XXII), отпечаток крупного экземпляра, с поднятым в несущий слой задним концом: 4 – вид с подошвы слоя, 5 – вид на поперечном сколе породы.

Фиг. 6, 7. Экз. ПИН, №3993/9918, захоронение Z1(I), экземпляр со сложенной вдвое и глубоко втянутой в несущий слой центрально-задней областью: 6 – вид на поперечном сколе породы, 7 – вид с подошвы слоя; все глубокие складки заполнены фрамбоидальным пиритом (темная окраска).

Таблица V

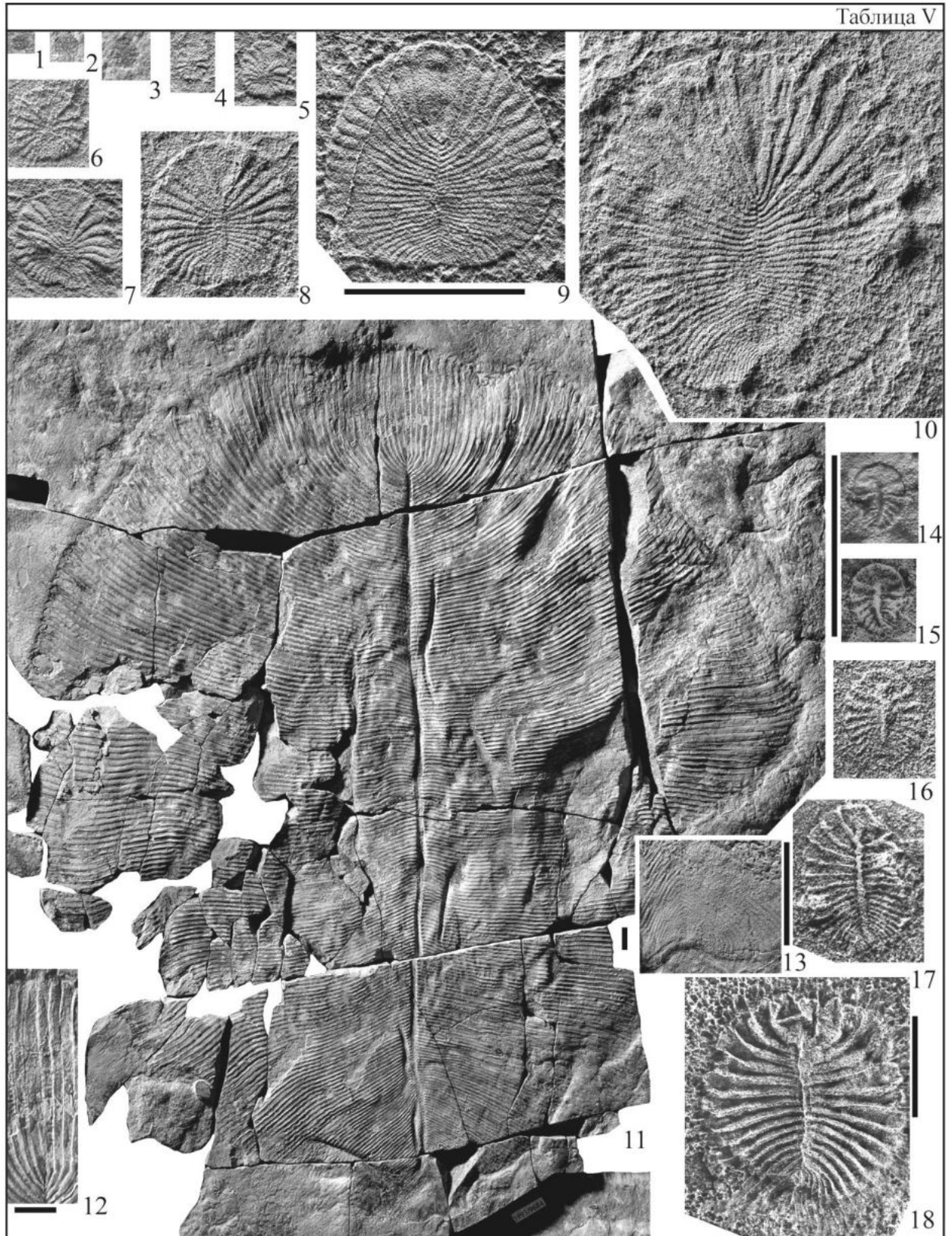


Таблица V. *Dickinsonia costata* Sprigg, 1947 и *D. menneri* (Keller, 1976); фиг. 1-3, 11, 12, 14 – естественные отпечатки, остальные – латексные слепки с естественных отпечатков; все, кроме фиг. 1-3, 11 и 12 сняты с напылением хлористым аммонием.

Фиг. 1-13, 18. *Dickinsonia costata*, Зимнегорское местонахождение (общий для фиг. 1-10 масштабный отрезок расположен под фиг. 9): 1-4, 6 – захоронение Z3(X) (1 – экз. ПИН, №3993/9937, 2 – экз. ПИН, №3993/9888, 3 – экз. ПИН, №3993/9935, 4 – экз. ПИН, №3993/9910, 6 – экз. ПИН, №3993/9905); 5, 7, 8, 10 – захоронение Z11(XXII) (5 – экз. ПИН, №3993/8232, 7 – экз. ПИН, №3993/6794, 8 – экз. ПИН, №3993/8278, 10 – экз. ПИН, №3993/8509); 9 – экз. ПИН, №3993/8871, захоронение Z12(XXIII); 11-13 – экз. ПИН, №3993/9684, наиболее крупный экземпляр вида (11 – общий вид, 12 – передний конец, 13 – задний конец с большим увеличением), захоронение Z2(III); 18 – крайняя степень разложения органического вещества перед фоссилизацией, когда от тела осталось практически только одно расчлененное образование, экз. ПИН, № 3993/5231; Зимнегорское местонахождение, пачка № 5 схемы М.А. Федонкина, осыпь.

Фиг. 14-17 – *D. menneri*, Сюзьминское местонахождение, захоронение SZ1(XX) (общий масштабный отрезок расположен слева от фиг. 14 и 15): 14, 15 – голотип ПИН, №3992/57; 16 – экз. ПИН, №3992/5000, 17 – экз. ПИН, №3992/5001.



Таблица VI

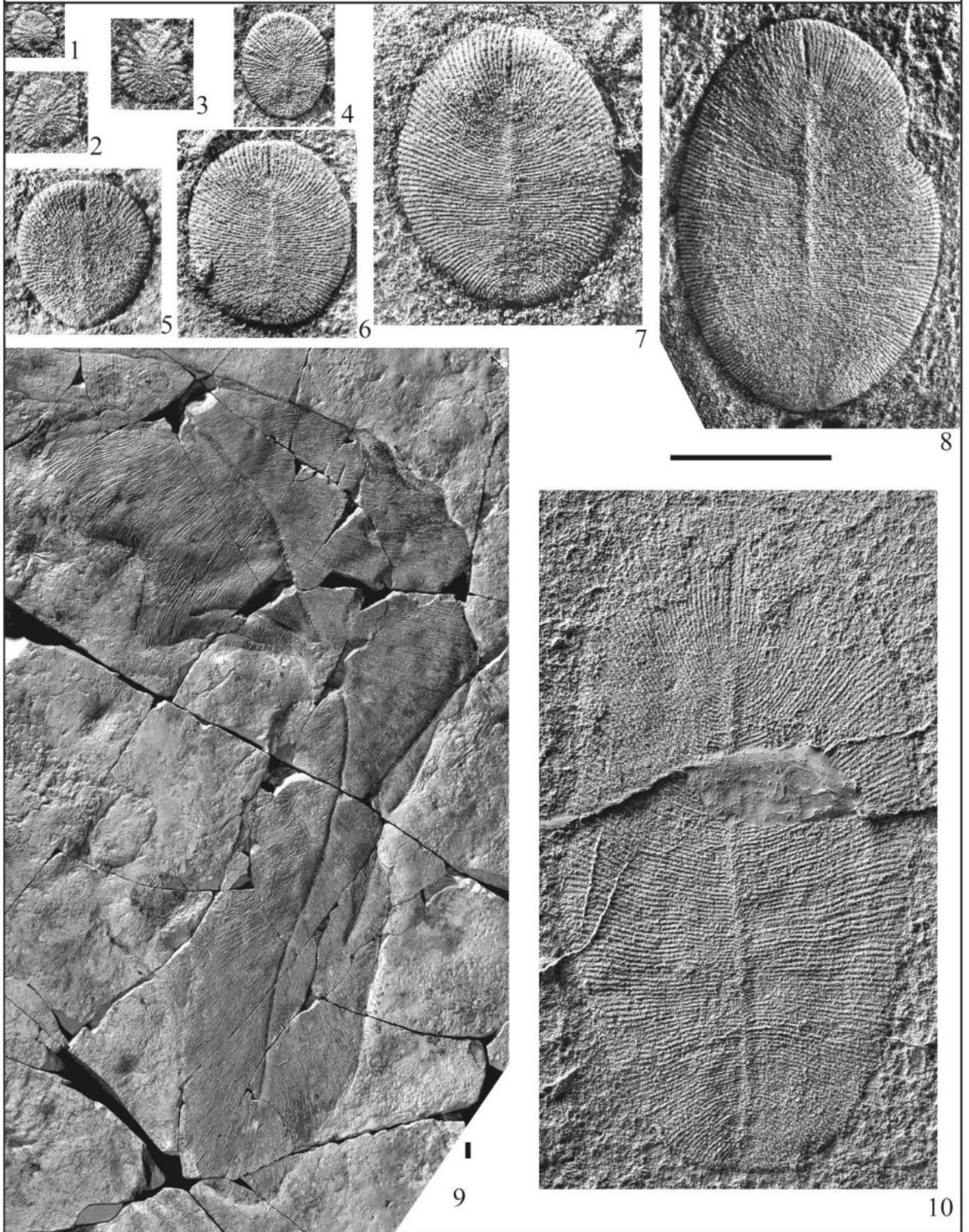


Таблица VI. *Dickinsonia tenuis* Glaessner et Wade, 1966 и *D. costata* (?); фиг. 9 – естественный отпечаток, остальные – латексные слепки с естественных отпечатков (общий для фиг. 1-8 и 10 масштабный отрезок размещен под фиг. 8); все сняты с напылением хлористым аммонием.

Фиг. 1-3 – Карахтинское местонахождение, захоронение K2(VI), маленькие экземпляры, условно отнесенные к *D. costata*: 1 – экз. ПИН, №4852/38, 2 – 4852/39, 3 – 4852/87.

Фиг. 4-8 – Карахтинское местонахождение, захоронение K2(VI), *D. tenuis*: 4 – экз. ПИН, №4852/121, 5 – экз. ПИН, №4852/51, 6 – экз. ПИН, №4852/118, 7 – экз. ПИН, №4852/48, 8 – экз. ПИН, № 4852/17.

Фиг. 9, 10 – Зимнегорское местонахождение, *D. tenuis*: 9 – экз. ПИН, №3993/5195, захоронение Z2(III); 10 – экз. ПИН, №3993/9883, пачка № 5 схемы М.А. Федонкина, осыпь.

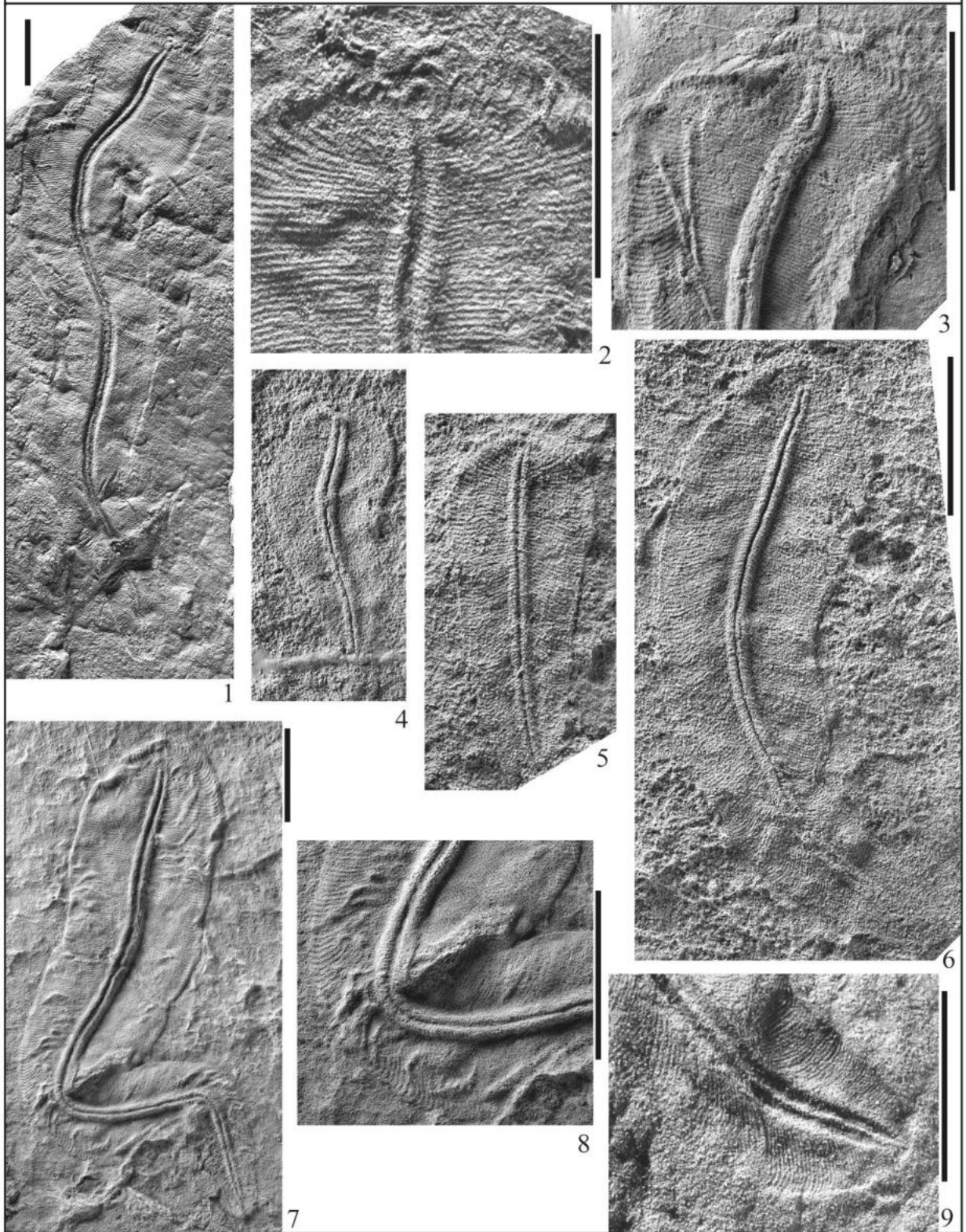


Таблица VII. D. lissa Wade, 1972, Зимнегорское местонахождение; фиг. 1, 9 – естественные отпечатки, остальные – латексные слепки с естественных отпечатков (общий для фиг. 4, 5, 7 масштабный отрезок размещен справа от фиг. 7); все сняты с напылением хлористым аммонием.

Фиг. 1, 2. Экз. ПИН, №3993/5512, захоронение Z1(I): 1 – общий вид, 2 – передний конец.

Фиг. 3. Экз. ПИН, №3993/9956, передний конец, захоронение Z1(I).

Фиг. 4. Маленький экземпляр ПИН, №3993/9438, захоронение Z4(XIV).

Фиг. 5. Маленький экземпляр ПИН, №3993/9431, захоронение Z4(XIV).

Фиг. 6. Экз. ПИН, №3993/6190, пачка № 5 схемы М.А. Федонкина, осыпь.

Фиг. 7, 8. Экз. ПИН, №3993/9468, захоронение Z1(I): 7 – общий вид, 8 – деталь с большим увеличением.

Фиг. 9. Экз. ПИН, №3993/5252, задний конец, захоронение Z1(I).

Таблица VIII

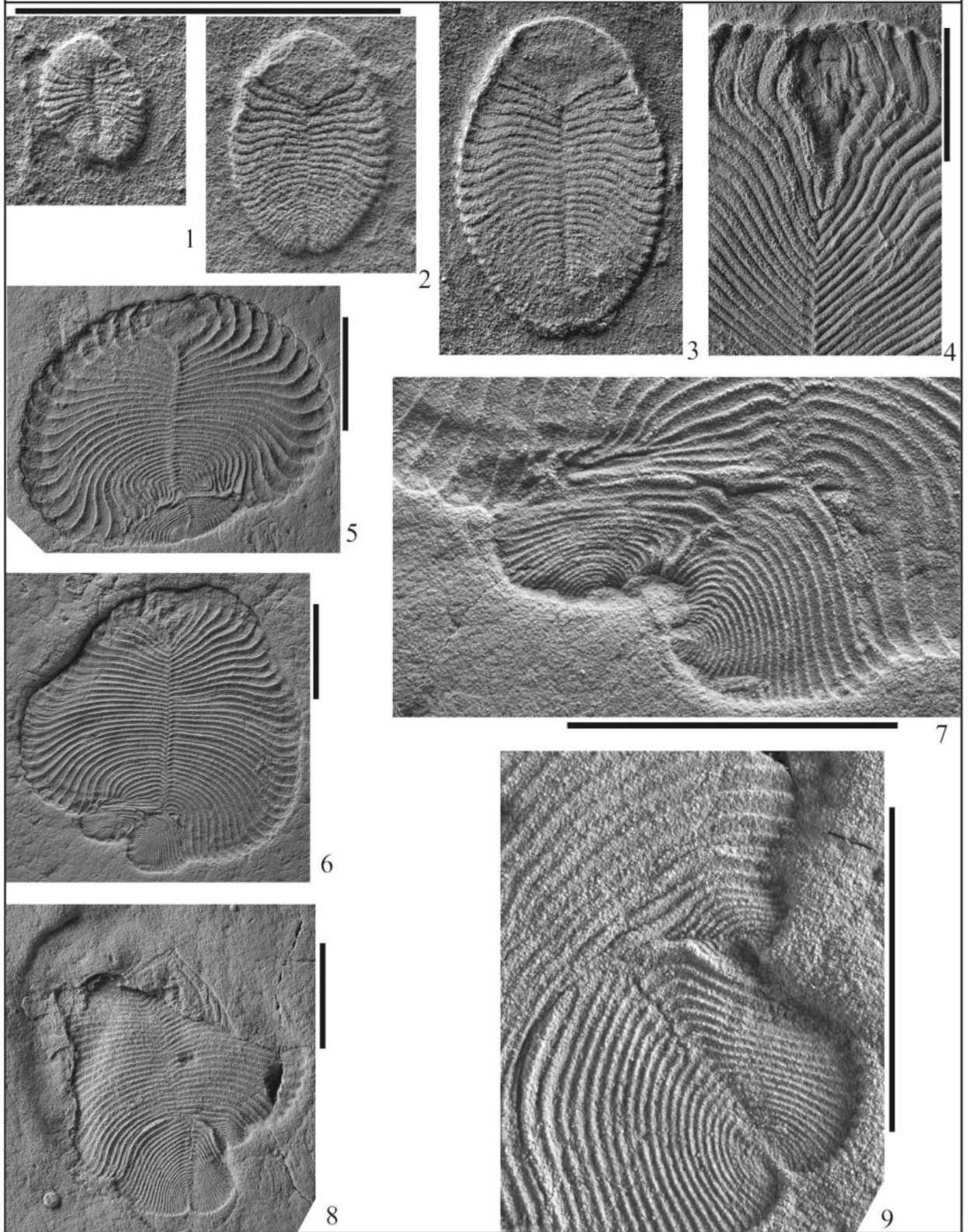


Таблица VIII. *D. cf. menneri*, Лямецкое местонахождение, захоронение L2(XII), фиг. 1-4 – латексные слепки с естественных отпечатков, остальные – естественные отпечатки (общий для фиг. 1-3 масштабный отрезок размещен сверху от фиг. 1, 2); все сняты с напылением хлористым аммонием.

Фиг. 1-3. Маленькие экземпляры: 1 – экз. ПИН, №4716/5239, 2 – экз. ПИН, №4716/5471, 3 – экз. ПИН, №4716/5150.

Фиг. 4. Передний конец крупного экземпляра ПИН, №4716/5170.

Фиг. 5. Экземпляр с признаками повреждения и регенерации зоны роста ПИН, №4716/5187.

Фиг. 6, 7. Экземпляр, демонстрирующий прижизненное повреждение заднего конца тела с последующей регенерацией, приведшей к расщеплению оси тела и росту в двух параллельных направлениях, ПИН, №4716/5188 (см. также рис. 27): 6 – общий вид, 7 – деталь с большим увеличением.

Фиг. 8, 9. Экземпляр, демонстрирующий прижизненное повреждение заднего конца тела с последующей регенерацией, приведшей к расщеплению оси и росту в двух взаимно перпендикулярных направлениях; передняя часть тела была поднята и находится внутри перекрывающего слоя, границы тела выделяются резким перегибом рельефа; экз. ПИН, №4716/5146 (см. также рис. 26): 8 – общий вид, 9 – деталь с большим увеличением.

Таблица IX

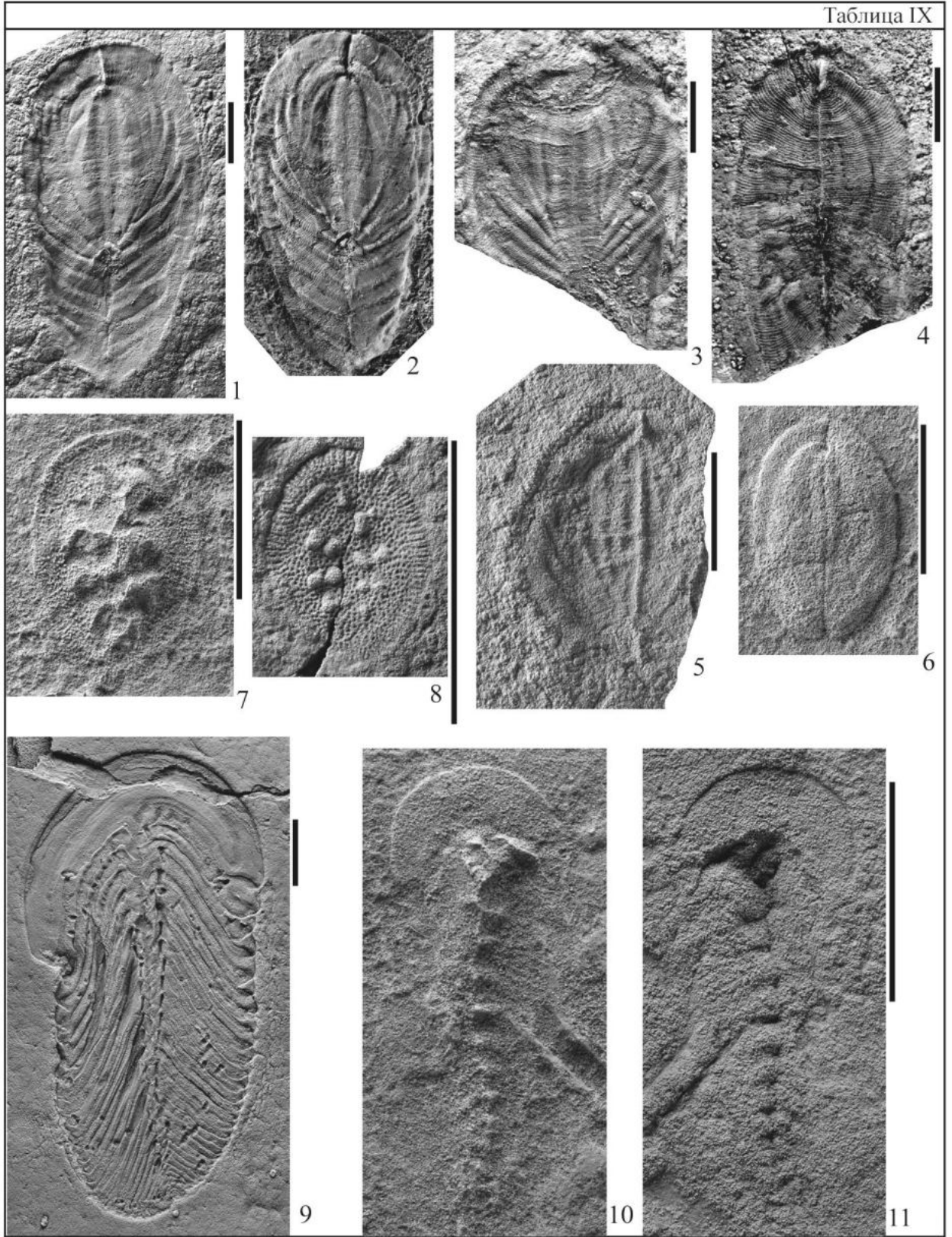


Таблица IX. Проартикуляты Юго-Восточного Беломорья; фиг. 2, 6, 7, 10 – латексные слепки с естественных отпечатков, остальные – естественные отпечатки, все сняты с напылением хлористым аммонием.

Фиг. 1-6 – *D. cf. tenuis*, разветвленная внутренняя структура «просвечивает» сквозь отпечаток верхней стороны расчлененного образования, Зимнегорское местонахождение: 1, 2 – экз. ПИН, №3993/5173, захоронение Z2(III); 3 – экз. ПИН, №3993/5069, захоронение Z2(III); 4 – экз. ПИН, №3993/5062, захоронение Z2(III); 5 – экз. ПИН, №3993/8187, пачка № 1 схемы М.А. Федонкина, осыпь; 6 – экз. ПИН, №3993/2074, пачка № 1 схемы М.А. Федонкина, осыпь.

Фиг. 7, 8 – *Armillifera parva* Fedonkin, 1980: 7 – экз. ПИН, №3993/6387, Зимнегорское местонахождение, захоронение Z11(XXII), 8 – экз. ПИН, №4853/1116, Солзенское местонахождение, не проиндексированное захоронение.

Фиг. 9. *Cephalozoa* gen. et sp. indet., экз. ПИН, № 4716/5173; Лямецкое местонахождение, захоронение L2(XII).

Фиг. 10-11 – *Spriggina?* sp. экз. ПИН, №3993/6392, Зимнегорское местонахождение, захоронение Z11(XXII).



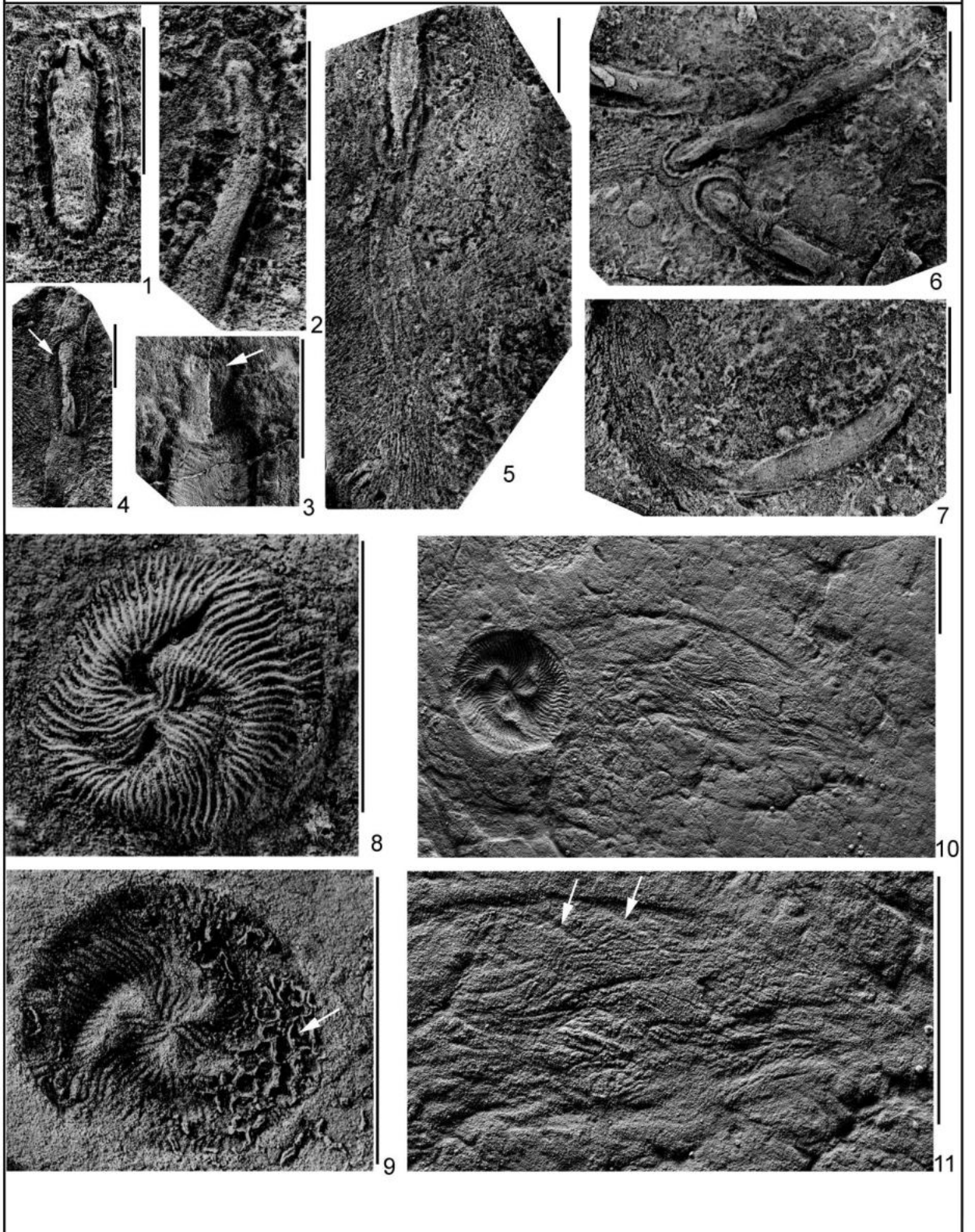


Таблица X. Комбинированные эдиакарские ископаемые Юго-Восточного Беломорья; фиг. 9-11 – латексные слепки с естественных отпечатков, остальные – естественные отпечатки, все сняты с напылением хлористым аммонием.

Фиг. 1-7 – *Kimberella quadrata* (Glaessner et Wade, 1966): 1-3 – изолированные тела (1 – экземпляр с втянутым головным отделом, ПИН, № 4853/314; 2 – экземпляр примерно такой же ширины тела, что и на фиг. 1, но с максимально вытянутым головным отделом, ПИН, № 4853/336; 3 – головной отдел с батареей предполагаемых зубов (стрелка), экз. ПИН, № 3993/9200); 4-7 – следы движения, предположительно – ленты слизи, упроченной алевроглинистым материалом, окруженные бороздами – следами питания кимбереллы (*Kimberichnus*) (4 – экз. ПИН, № 4853/366, тело (стрелка) располагающееся в середине слизистой ленты; 5 – тонкая слабо заметная лента, подходящая к оральному концу растянутого экземпляра, ПИН, № 4853/320; 6 – три экземпляра, сползшиеся в одно место с различных сторон, у нижней на фото особи деформирована нога в результате столкновения с другой особью, ПИН, № 4853/10-12; 7 – одиночная, слегка изогнутая лента, тело следообразователя отсутствует (организм сошел с плоскости напластования в вышележащий осадок?), ПИН, № 4853/316).

Фиг. 8-11 – *Tribrachidium heraldicum* Glaessner, 1959: 8 – общий вид щита, экз. ПИН, № 3993/6416; 9 – отпечаток щита с наложенным на него фрагментом постройки палеопаспихниды (стрелка) у которой были частично разрушены камеры, экз. ПИН, № 3993/6504; 10, 11 – след, тянущийся за щитом, экз. ПИН, № 3993/8400 (10 – общий вид, 11 – фрагмент следа с **большим** увеличением, стрелки указывают на борозды (исходно – валики), оставленные краем щита в результате временных приостановок поступательного движения организма).

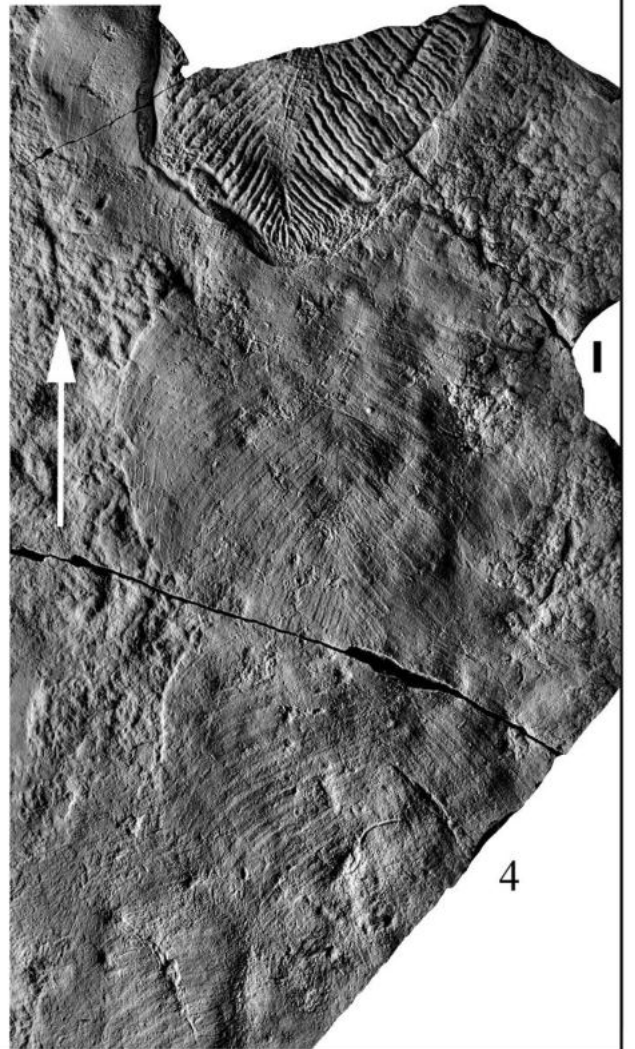
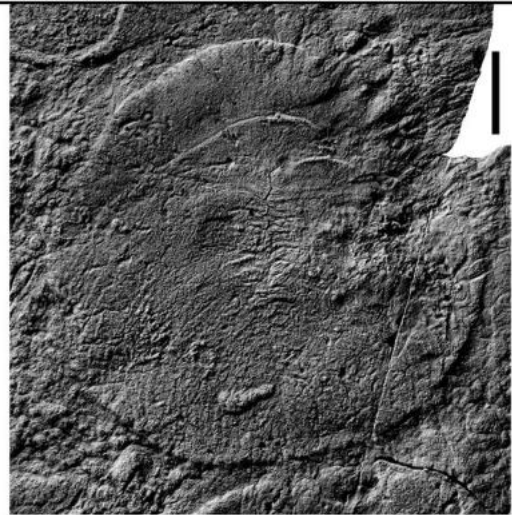
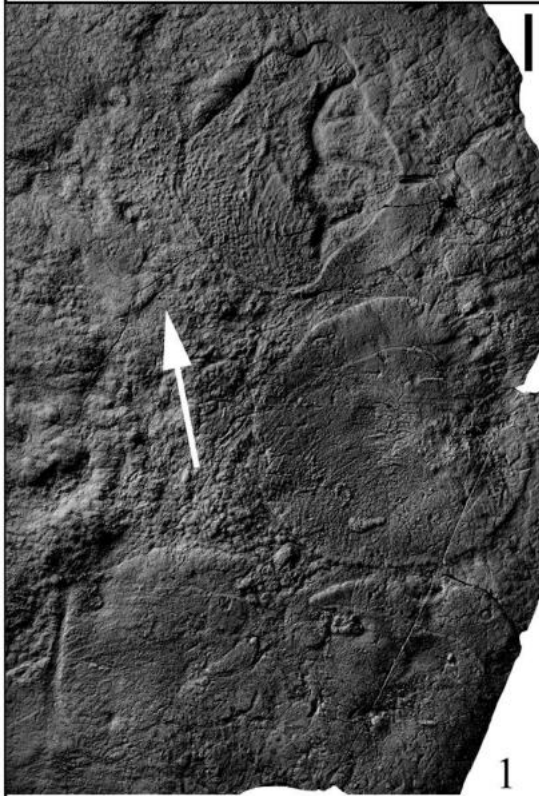


Таблица XI. Комбинированные ископаемые остатки проартикуляты *Yorgia waggoneri* Ivantsov, 1999, состоящие из отпечатка тела и слепка следов питания (*Eribaion waggoneris* Ivantsov, 2011); по цепочкам таких следов определена ориентировка тела проартикуляты при движении (стрелки); Зимнегорское местонахождение, захоронение Z2(III); все сняты с напылением хлористым аммонием.

Фиг. 1. Цепочка слепков следов питания (следовых платформ), экз. ПИН, № 3993/5149-5152 и отпечаток тела создавшего ее небольшого экземпляра *Yorgia* (вверху фотографии, экз. ПИН, № 3993/5058). Занимая меньшую площадь, чем следовая платформа, отпечаток тела имеет неровный контур и покрыт грубыми складками; эти деформации предположительно отражают попытки животного выбраться из-под засыпавшего его осадка.

Фиг. 2. Тот же образец, слепок полностью сформированной следовой платформы – голотип ПИН, № 3993/5149, с большим увеличением.

Фиг. 3. Слепок одиночного следа питания (вверху кадра) и отпечаток тела организма-следообразователя, экз. ПИН, № 3993/5028, 5043.

Фиг. 4. Фрагмент отпечатка тела организма-следообразователя (вверху кадра) и цепочка созданных им следовых платформ, экз. ПИН, № 3993/5138-5141.

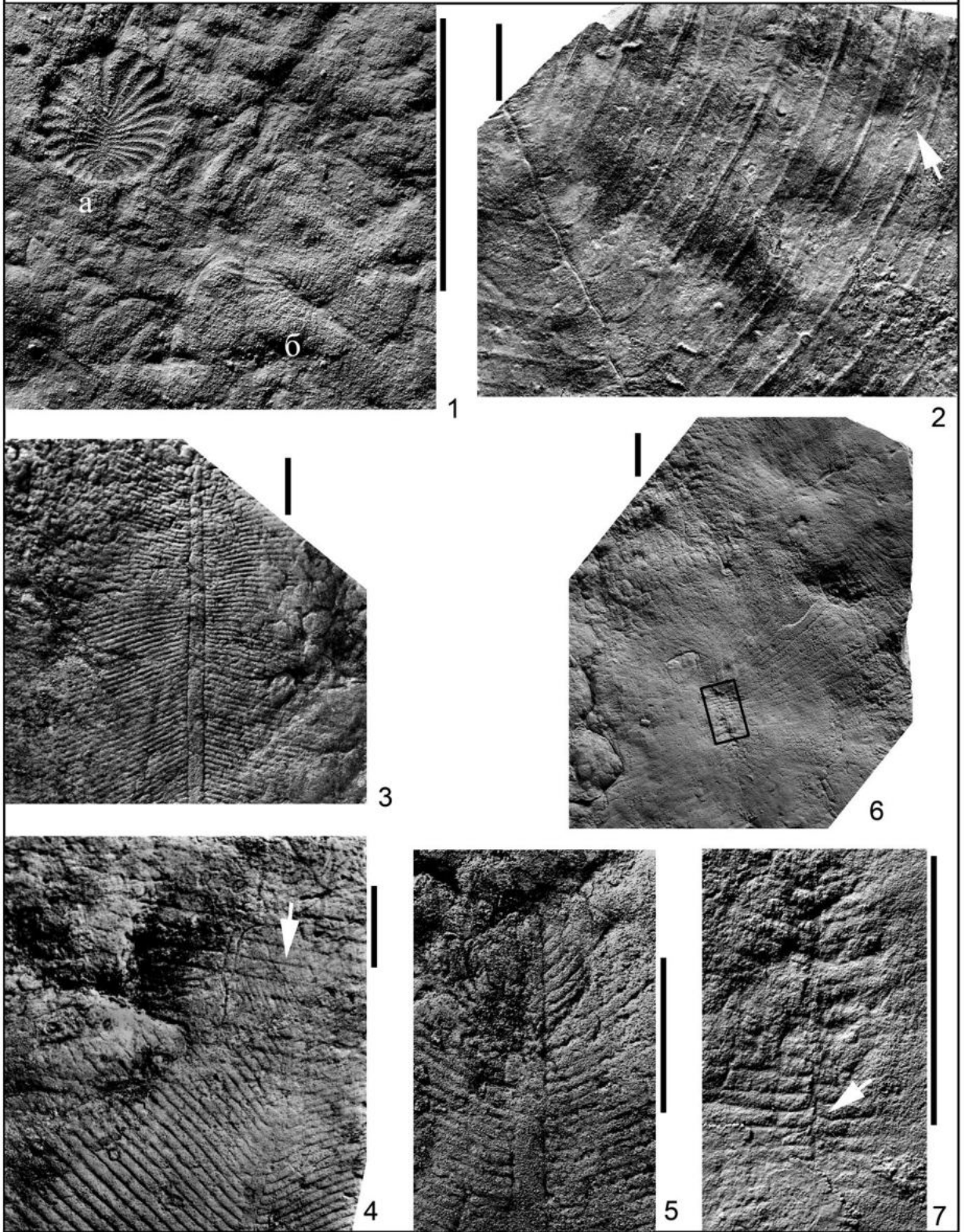


Таблица XII. Следы питания проартикулят – *Eripaion*, Зимнегорское местонахождение, захоронение Z2(III); все, кроме фиг. 2, сняты с напылением хлористым аммонием.

Фиг. 1 – экз. ПИН, №3993/5232, самый маленький известный экземпляр *Dickinsonia costata* (а), оставивший след питания *E. costatus* (б).

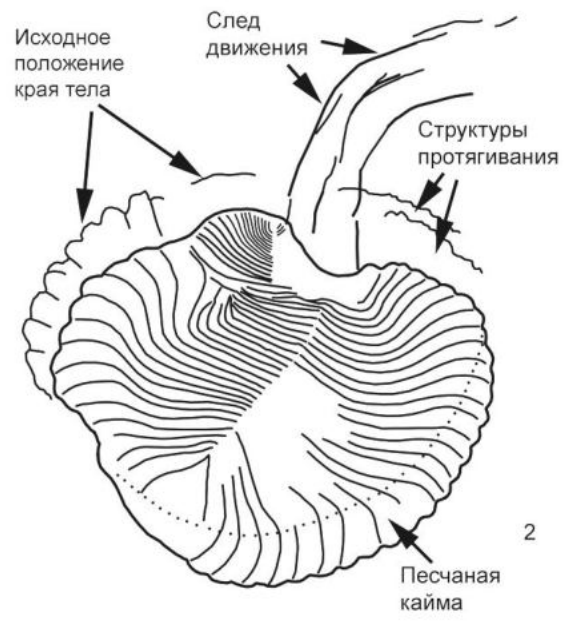
Фиг. 2 – *E. waggoneris*, фрагмент следовой платформы с V-образной штриховкой на поверхности метаизомеров (стрелка).

Фиг. 3-5 – следы питания *E. axiferus*: 3 – экз. ПИН, № 3993/5209-1, передний конец следовой платформы, 4-5 – голотип ПИН, № 3993/5199, (4 – наложение двух следовых платформ с формированием четкого сетчатого рисунка (стрелка)), 5 – передний конец следовой платформы;

Фиг. 6, 7 – цепочка следовых платформ *E. costatus*, голотип ПИН, №3993/5125: 6 – общий вид, 7 – фрагмент центральной области одной из следовых платформ (выделенный рамкой на фиг. 6), снятый при освещении, направленном под другим углом; четко видна осевая борозда и смещение метаизомеров вдоль нее (стрелка).



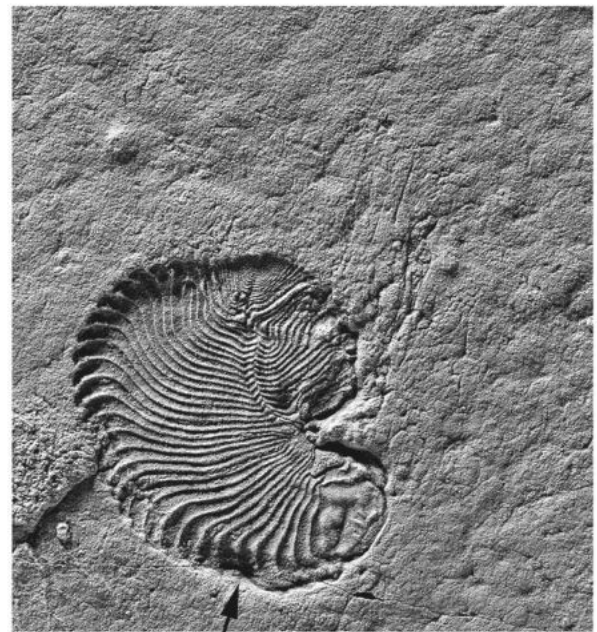
1



2



3



4

Передний по ходу движения конец тела

Таблица XIII. Следы локомоции дикинсоний (*Dickinsonia* cf. *menneri*), Лямецкое местонахождение, захоронение L2(XII); все фотографии выполнены с предварительным напылением хлористым аммонием.

Фиг. 1, 2. Экз. ПИН, № 4716/5178 (1 – общий вид, 2 – прорисовка).

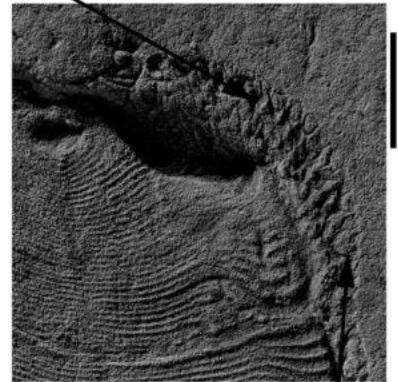
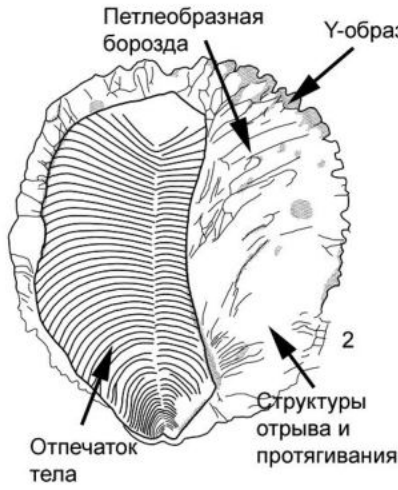
Фиг. 3. Экз. ПИН, № 4716/5270.

Фиг. 4. Экз. ПИН, № 4716/5181.



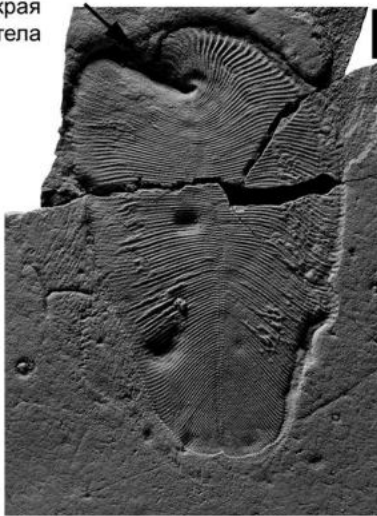


1

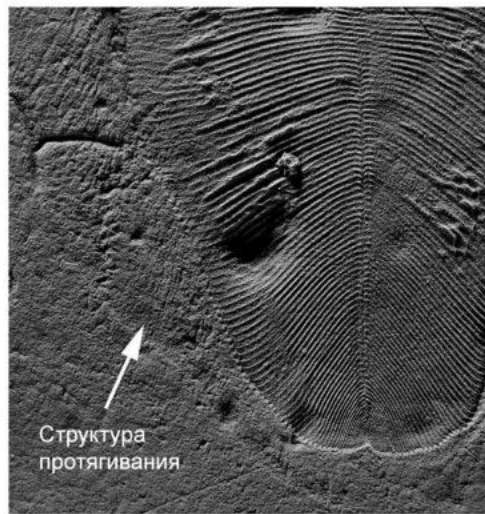


3

Заворот переднего края тела



4



Структура протягивания

5



Структура отрыва, переходящая в структуру протягивания

6

Структура отрыва

Таблица XIV. Структуры отрыва и протягивания *Dickinsonia* cf. *menneri*, Лямыцкое местонахождение, захоронение L2(XII); все фотографии выполнены с предварительным напылением хлористым аммонием.

Фиг. 1, 2. Экз. ПИН, № 4716/5180 (1 – общий вид, 2 – прорисовка).

Фиг. 3. Экз. ПИН, № 4716/5282.

Фиг. 4, 5. Экз. ПИН, № 4716/5209 (4 – общий вид, 5 – фрагмент с большим увеличением).

Фиг. 6. Фрагмент ореола структур протягивания и отрыва, экз. ПИН, № 4716/5175.

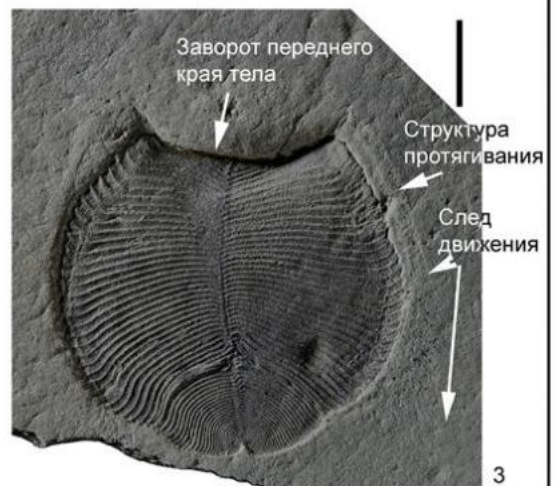
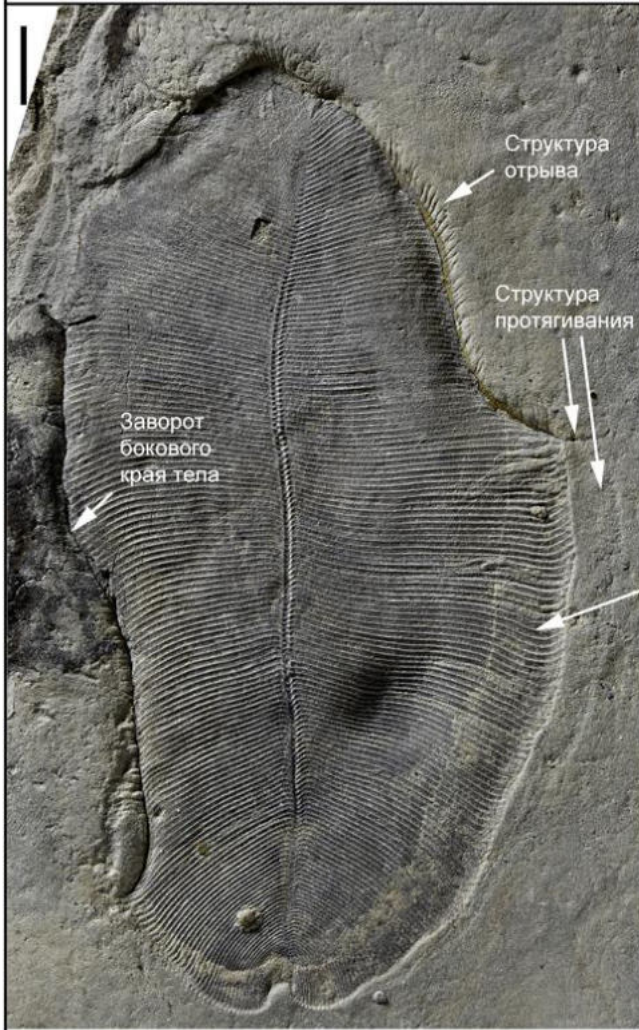


Таблица XV. Алевро-песчаная кайма *Dickinsonia* cf. *menneri*, Лямецкое местонахождение, захоронение L2(XII).

Фиг. 1. Экз. ПИН, № 4716/5165.

Фиг. 2. Экз. ПИН, № 4716/5191.

Фиг. 3. Экз. ПИН, № 4716/5190.

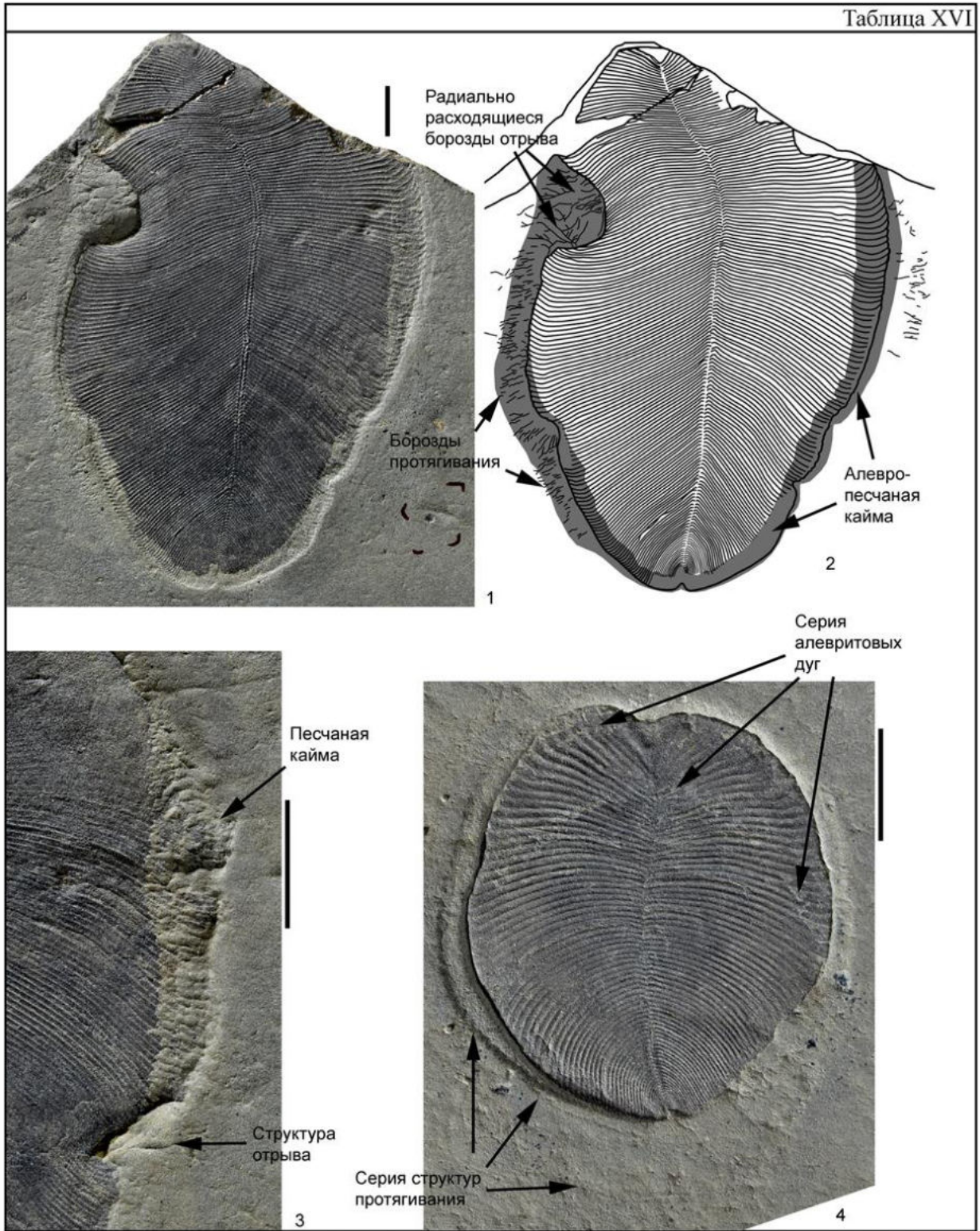


Таблица XVI. Алевро-песчаная кайма, структуры отрыва и протягивания *Dickinsonia* cf. *menperi*, Лямецкое местонахождение, захоронение L2(XII).

Фиг. 1, 2. Экз. ПИН, № 4716/5272 (1 – общий вид, 2 – прорисовка).

Фиг. 3. Экз. ПИН, № 4716/5289, участок песчаной каймы.

Фиг. 4. Экз. ПИН, № 4716/5290.

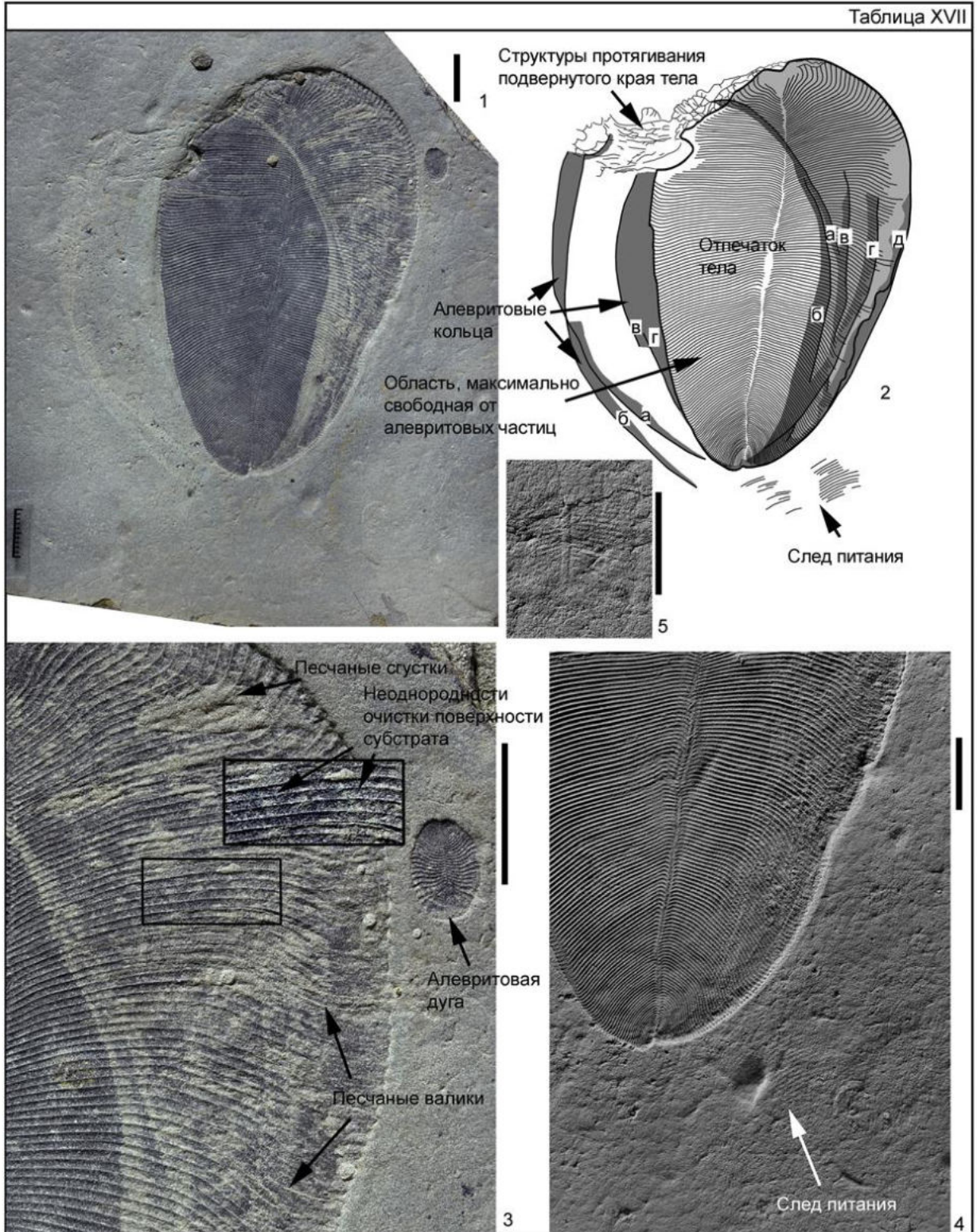


Таблица XVII. Алевро-песчаная кайма, структуры отрыва и протягивания, следы питания *Dickinsonia* cf. *menneri*; Лямыцкое местонахождение, захоронение L2(XII); фиг. 4, 5 выполнены с предварительным напылением хлористым аммонием.

Фиг. 1-4. Экз. ПИН, № 4716/5252: 1 – общий вид; 2 – то же, прорисовка фотографии; 3 – фрагмент песчаной каймы, в рамке с увеличением показан участок с неоднородным распределением обломочного материала; 4 – задний конец тела и слабо проработанный след питания.

Фиг. 5. Изолированный след питания *Eriabaion axiferus*, экз. ПИН, № 4716/5003.



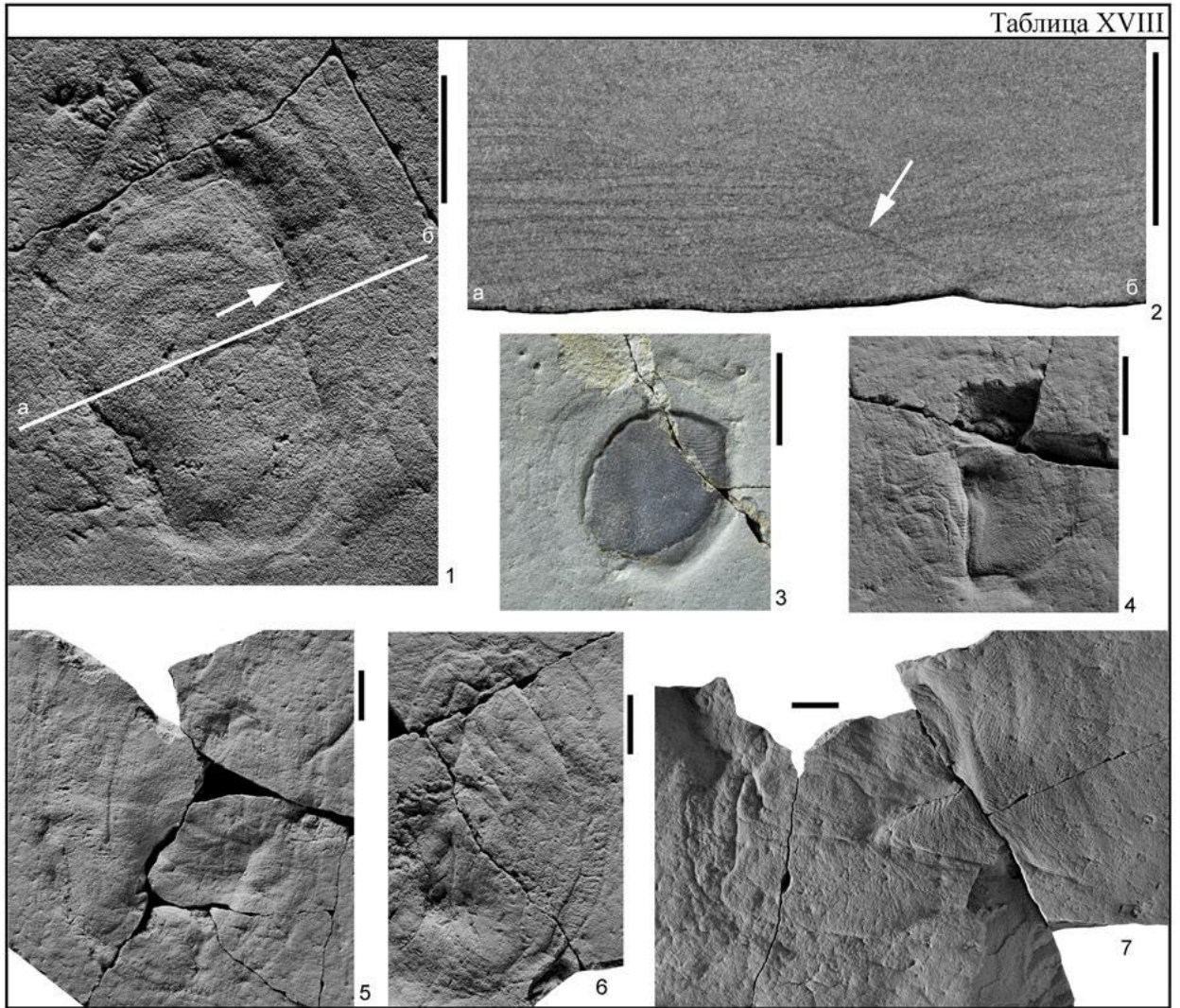


Таблица XVIII. Следы бегства дикинсоний (*Dickinsonia* cf. *menneri*); Лямецкое местонахождение, захоронение L2(XII); все фотографии, кроме 3, выполнены с предварительным напылением хлористым аммонием.

Фиг. 1, 2, 4-7. Полностью сформированный след: 1, 2 – экз. ПИН, № 4716/5266 (1 – общий вид, 2 – поперечное сечение по линии а-б; стрелки указывают на борозду и поверхность отдельности, трассирующие место вхождения дикинсонии в осадок и прохождение сквозь него); 4 – экз. ПИН, № 4716/5267; 5 – экз. ПИН, № 4716/5264; 6 – экз. ПИН, № 4716/5067; 7 – экз. ПИН, № 4716/5006.

Фиг. 3. Неполный след, экз. ПИН, № 4716/5268; одна из стадий формирования следа бегства, когда отпечаток тела со всех сторон окружен структурами протягивания, а его периферическая часть поднята в слой песчаника.

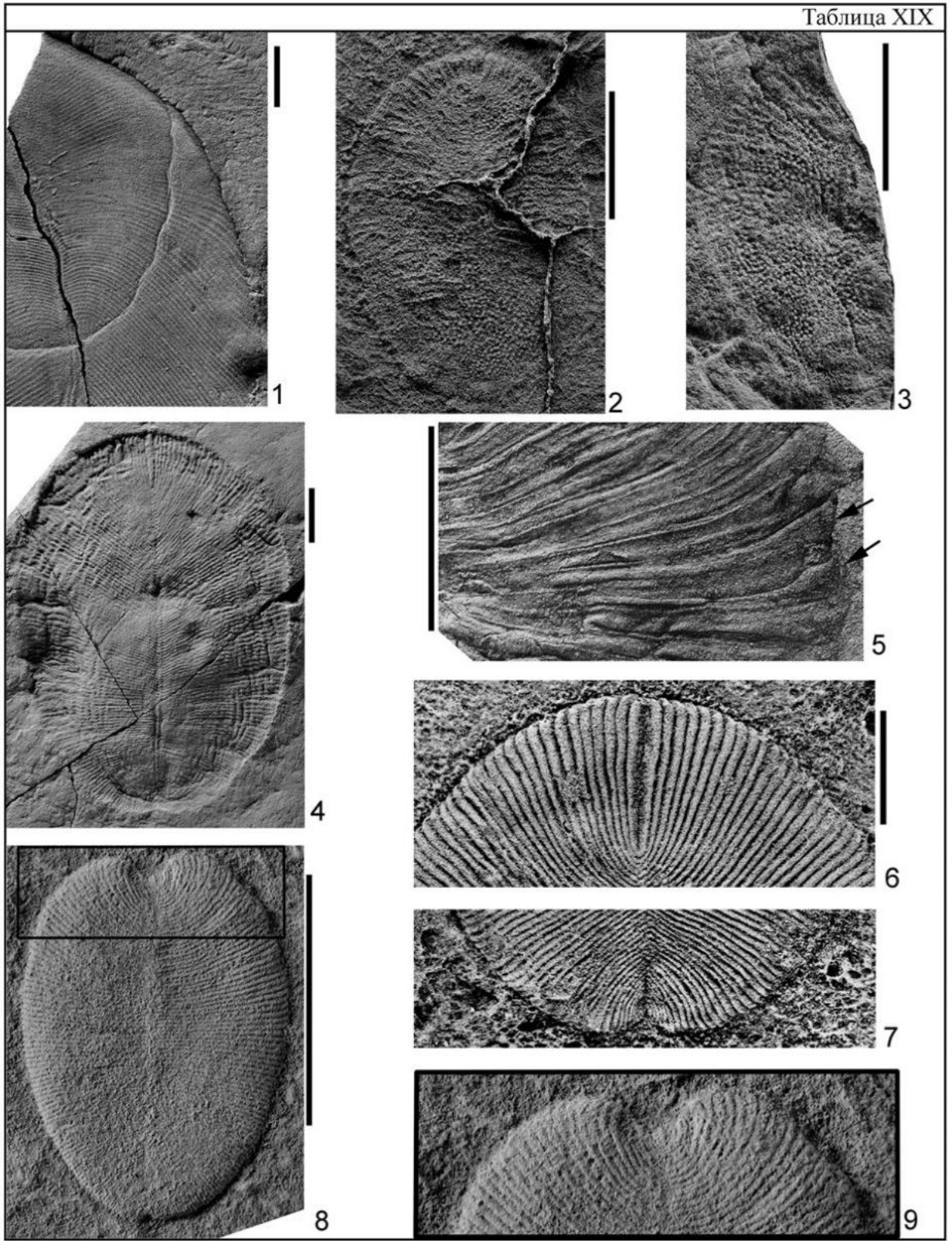


Таблица XIX. Расчлененное образование и спинной покров дикинсоний; 1, 4, 5 – естественные отпечатки, 2, 3, 6-9 – латексные слепки с естественных отпечатков; все, кроме 5 сняты с напылением хлористым аммонием.

Фиг. 1 – рельеф верхнего слоя расчлененного образования, косое освещение (нижний слой того же экземпляра см. на фото табл. XXI, фиг. 4), *D. cf. menneri*, экз. ПИН, № 4716/5175, Лямыцкое местонахождение, захоронение L2(XII).

Фиг. 2, 3. Фрагменты бугристого спинного покрова, перекрывающие структуру расчлененного образования; *D. tenuis*; Зимнегорское местонахождение, захоронение Z11(XXII): 2 – экз. ПИН, № 3993/8500, 3 – экз. ПИН, № 3993/6414.

Фиг. 4. Экземпляр, предположительно испытавший радиальное сжатие, на что указывают многочисленные концентрические складки расчлененного образования, *D. tenuis*, экз. ПИН, № 3993/9967; Зимнегорское местонахождение, захоронение Z1(I).

Фиг. 5. Посмертный сдвиг друг относительно друга верхнего и нижнего слоев расчлененного образования, стрелки указывают на верхнюю и нижнюю пластины, принадлежащие одному изомеру, разделившиеся в ходе тафономического процесса, *D. costata*, экз. ПИН, № 3993/5247; Зимнегорское местонахождение, захоронение Z2(III).

Фиг. 6, 7. Морфология переднего и заднего концов расчлененного образования; *D. tenuis*, экз. ПИН, № 4852/14; Карахтинское местонахождение, захоронение K2(VI) (общий масштабный отрезок размещен справа от фиг. 6): 6 – передний конец, 7 – задний конец.

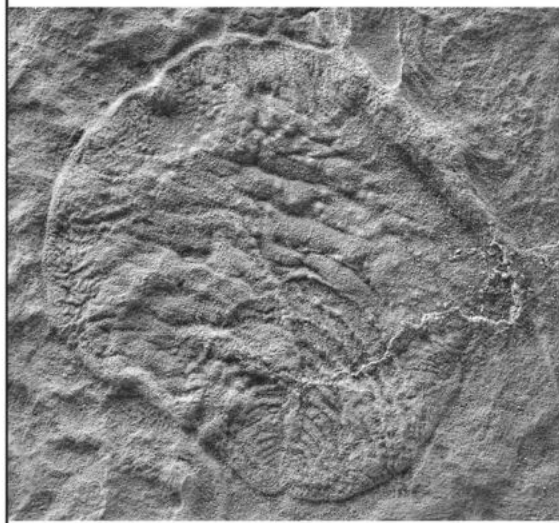
Фиг. 8, 9. Индивид, лишенный передней лопасти; *D. tenuis*, экз. ПИН, № 4852/64; Карахтинское местонахождение, захоронение K2(VI): 8 – общий вид, 9 – передний конец с большим увеличением.



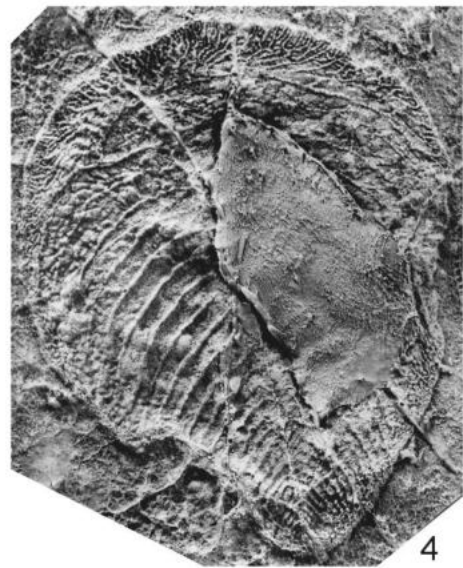
1



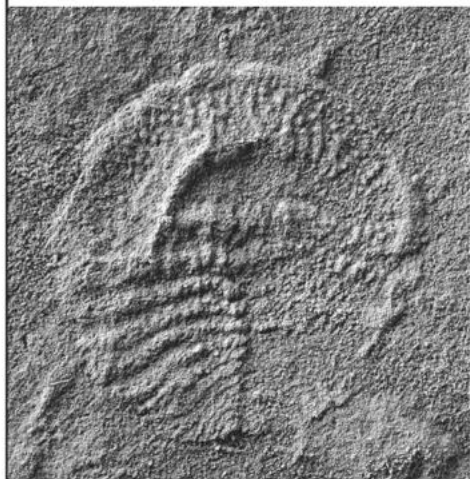
2



3



4



5



6



7

Таблица XX. Спинной покров проартикулят; Зимнегорское местонахождение; латексные слепки с естественных отпечатков, все образцы сняты с напылением хлористым аммонием.

Фиг. 1-4. Различные стадии разрушения спинного покрова перед фоссилизацией несущей породы, *Yorgia waggoneri* Ivantsov, 1999: 1 – полностью сохранившийся спинной покров, экз. ПИН, № 3993/9820, пачки № 5, 7-9 схемы М.А. Федонкина, осыпь; 2, 3 – частично разрушенный спинной покров, из-под которого «просвечивает» расчлененное образование, захоронение Z1(I) (2 – экз. ПИН, № 3993/5135, 3 – экз. ПИН, № 3993/9960); 4 – спинной покров полностью разрушен, экз. ПИН, № 3993/5501, захоронение Z11(XXII).

Фиг. 5. Расчлененное образование «просвечивает» через частично разрушенный спинной покров, *Archaeaspinus fedonkini* (Ivantsov, 2001), экз. ПИН, № 3993/5633, захоронение Z1(I).

Фиг. 6, 7. Полностью сохранившийся спинной покров: 6 – *Cephalonega stepanovi* (Fedonkin, 1976), экз. ПИН, № 3993/6795, захоронение Z11(XXII); 7 – *Lossinia lissetskii* Ivantsov, 2007, экз. ПИН, № 3993/9819, захоронение Z2(III).

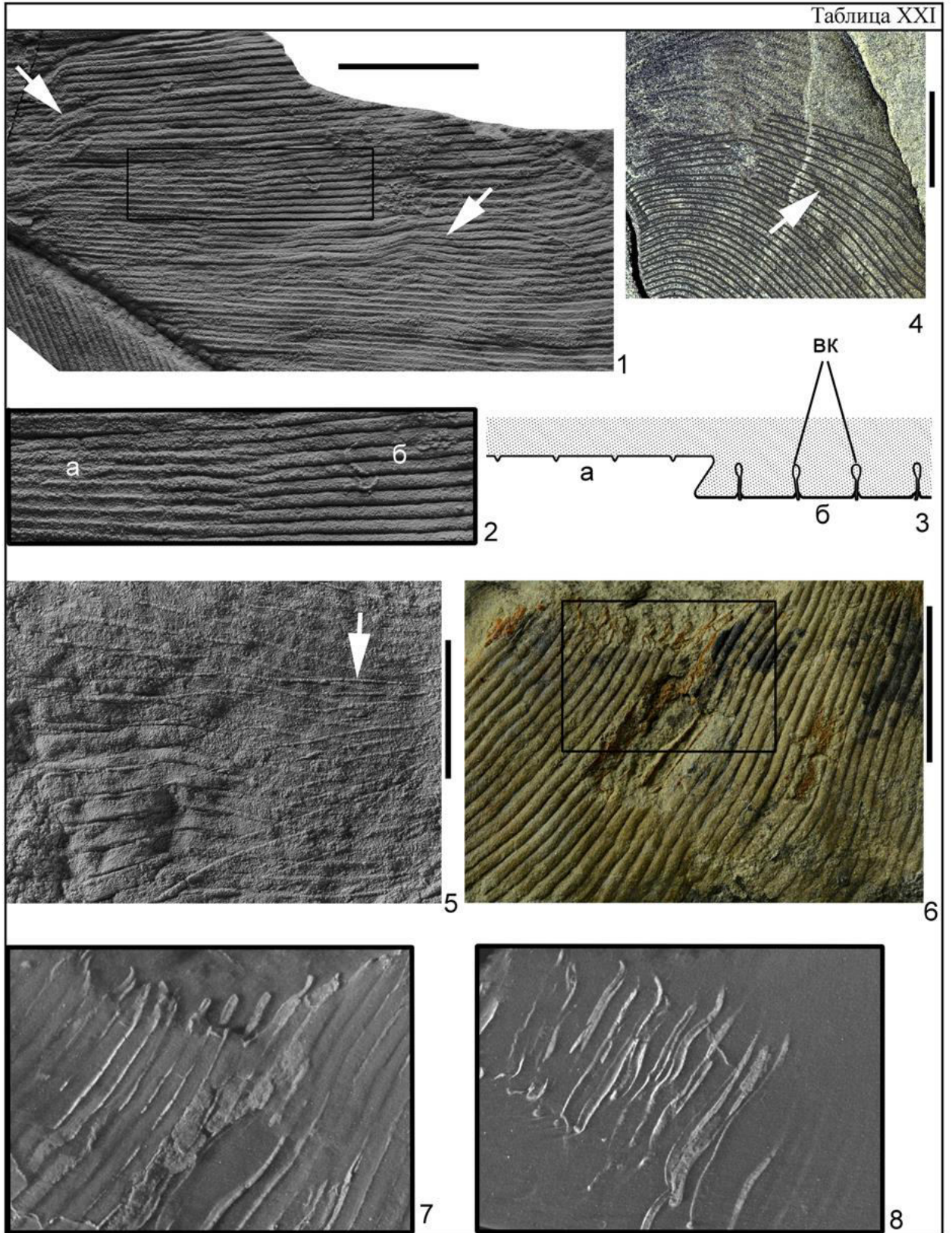


Таблица XXI. Вентральные карманы дикинсоний; Зимнегорское местонахождение; естественные отпечатки, фиг. 1, 2, 5 сняты с напылением хлористым аммонием.

Фиг. 1, 2. Разновидность сохранности тела дикинсонии, при которой возможна фиксация внутренних полостей, фрагмент крупного индивида *D. tenuis* (линейная депрессия от осевого тяжа проходит наискось в левом нижнем углу снимка); экз. ПИН, №3993/9913, захоронение Z2(III): 1 – общий вид, 2 – деталь с большим увеличением. Ископаемое состоит частично из отпечатка верхней стороны расчлененного образования (а), в пределах которого изомеры выглядят как желобки, а границы между ними как ребра, и частично – из опосредованного слепка его нижней стороны (б), на котором изомеры выглядят как валики, а межизомерные границы – как борозды. На опосредованном слепке нижней стороны можно наблюдать волнообразные изгибы, наложение изомеров друг на друга, коленчатые изгибы и обрыв изомеров (стрелки); в толще породы над ним располагаются ожелезненные остатки вентральных карманов.

Фиг. 3. Схема, поясняющая различие между вариантами сохранности а и б (вк – вентральные карманы).

Фиг. 4. Сохранение карманов в виде полос уплотненного органического вещества (стрелка), демонстрирующих посмертный сдвиг верхнего слоя расчлененного образования относительно структур вентральной стороны тела, фронтальное освещение; серые линии – границы изомеров на спинной стороне, прорисованные по фотографии (табл. XIX, фиг. 1), *D. cf. menneri*, экз. ПИН, № 4716/5175; Лямыцкое местонахождение, захоронение L2(XII).

Фиг. 5. Песчаное заполнение полостей вентральных карманов (стрелка) на отпечатке верхней стороны тела, *D. costata*, экз. ПИН, №3993/8875, захоронение Z12(XXIII).

Фиг. 6-8. Фрагмент отпечатка с трехмерно сохранившимися ожелезненными вентральными карманами, *D. tenuis*, экз. ПИН, №3993/9878, захоронение Z2(III): 6 – общий вид, 7, 8 – увеличенный участок, отмеченный прямоугольной рамкой на фиг. 6; виртуальные плоскостные срезы, выполненные с помощью рентгеновского микротомографа (7 – на уровне подводящих щелей, 8 – на уровне трубчатых полостей).



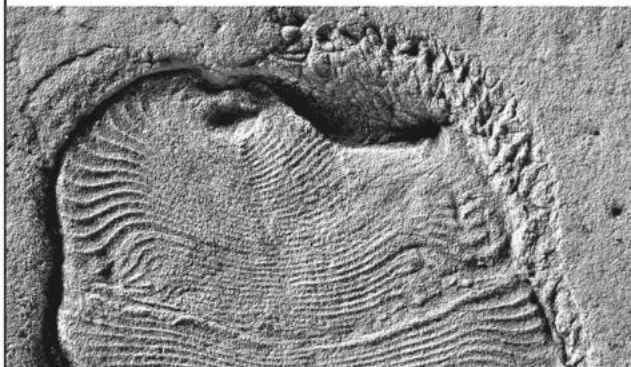
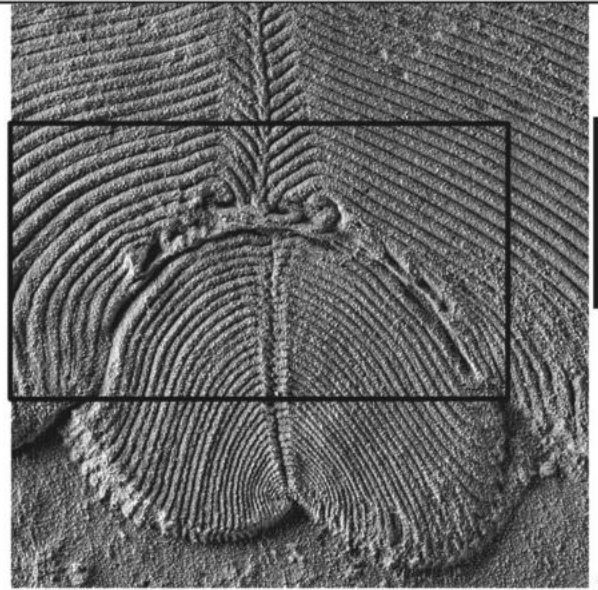
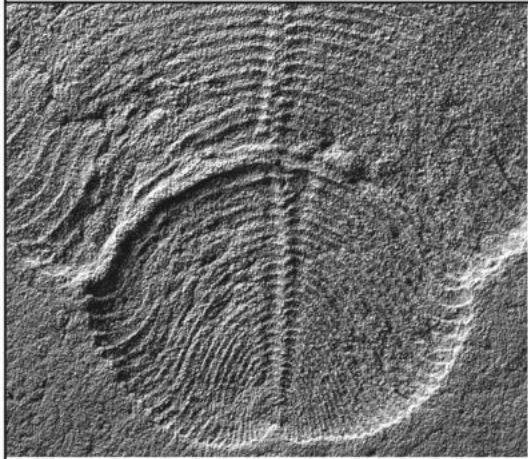


Таблица XXII. Исцеленные травмы *Dickinsonia* cf. *menneri*; Лямецкое местонахождение, захоронение L2(XII) (фиг. 3 – латексный слепок с естественного отпечатка, остальные – естественные отпечатки верхней стороны расчлененного образования); все образцы сняты с напылением хлористым аммонием.

Фиг. 1. Регенерация зоны роста с небольшим поперечным сдвигом оси новообразованного заднего конца тела, экз. ПИН, № 4716/5177.

Фиг. 2. Отсутствие роста дистальных концов поврежденных изомеров (левая часть снимка); общий вид образца показан на табл. XIII, фиг. 3; экз. ПИН, №4716/5270.

Фиг. 3. Регенерационный рост проксимальных концов частично поврежденных изомеров; хорошо видно постепенное ослабление кривизны изгибов изомеров в переднем направлении начиная от зоны повреждения; экз. ПИН, №4716/5170 (см. также рис. 29).

Фиг. 4. Типичный пример повреждения заднего конца тела с последующей регенерацией зоны роста (общий вид образца показан на табл. VIII, фиг. 5); экз. ПИН, №4716/5187.

Фиг. 5. Разделение надвое области повреждений и видимое смещение ее частей к краям тела вследствие длительного роста проксимальных концов поврежденных изомеров; экз. ПИН, № 4716/5282.

Фиг. 6. Экземпляр с глубокими повреждениями правого края тела и зоны роста, экз. ПИН, № 4716/5182 (см. также табл. XIII, фиг. 4 и рис. 30).

Таблица XXIII

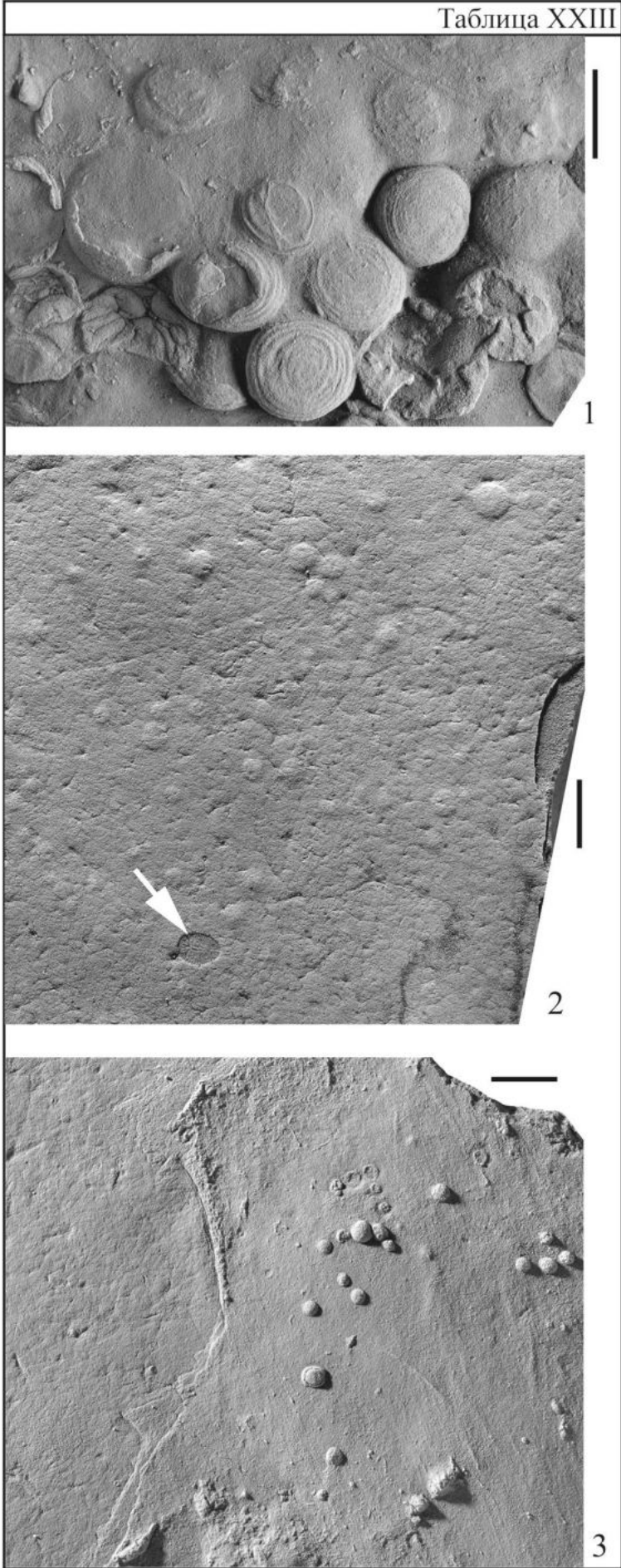


Таблица XXIII. Цианобактериальные колонии *Beltanelliformis brunsaе* Menner, 1974 Лямыцкого местонахождения; все образцы сняты с напылением хлористым аммонием.

Фиг. 1 – Среднего размера экземпляры из осыпи в нижней части Лямыцкого разреза.

Фиг. 2-3 – Маленькие экземпляры из захоронения L2(XII): 2 – слепки депрессий, сформированных над коллапсировавшими колониями, лежавшими внутри или сразу под микробным матом, «просвечивающие» сквозь структуру его поверхности (стрелка указывает на отпечаток маленькой *Dickinsonia* cf. *menneri*, лежавшей на мате); 3 – отпечаток поверхности микробного мата (левая треть фотографии) и слепок эрозионного вреза, удалившего мат и вскрывшего скопление колоний *Beltanelliformis* (правая часть фотографии).

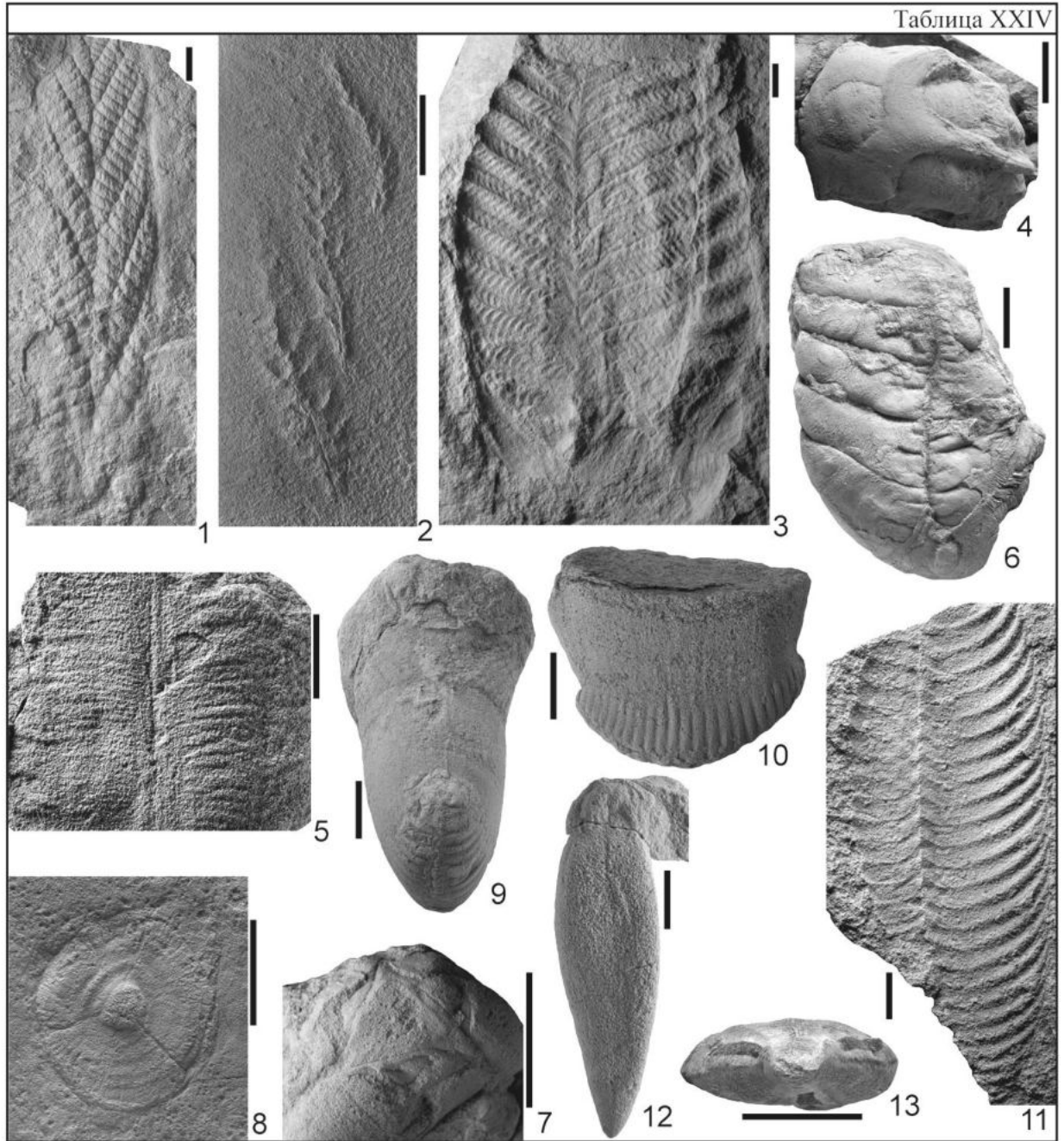


Таблица XXIV. Вендобионты позднего эдиакария, фиг. 2 – латексный слепок, остальные – естественные отпечатки и слепки; все, кроме фиг. 13 сняты с напылением хлоридом аммония; длина масштабного отрезка для фиг. 15 – 2 мм, для остальных – 1 см.

Фиг. 1-11. Petalonamae: 1 – *Charnia masoni* Ford, 1958, экз. ПИН, № 3993/5274, Зимнегорское местонахождение, пачка № 1 схемы М.А. Федонкина, сборы А.Л. Рагозиной; 2 – *Spicodiscus siganus* Bekker, 1990, экз. ЦНИГР музей, № 102/11406, сборы Ю.Р. Беккера; 3 – *Rangea schneiderhoehni* Gürich, 1930, отпечаток кроны, экз. ПИН, № 3993/7021, Зимнегорское местонахождение, захоронение Z14(XXV), сборы Д.В. Гражданкина; 4 – *Basisacculus stellatus* Ivantsov, 2017, слепок базальной части, предположительно, принадлежавшей рангее, экз. ПИН, № 3993/9501, Зимнегорское местонахождение, захоронение Z14(XXV); 5 – *Palaeoplatoda segmentata* Fedonkin, 1979, деталь многослойного отпечатка, экз. ПИН, №3992/5136, Сюзьминское местонахождение, осыпь, сборы М.А. Федонкина; 6, 7 – *Ventogyrus chistyakovi* Ivantsov et Grazhdankin, 1997 (6 – внутренний слепок двух рядов камер, голотип, экз. ПИН, № 4564/25, 7 – слепок базального образования, в центре – основание треугольного осевого стержня, экз. ПИН, № 4564/1014), Ярнемское местонахождение; 8 – *Jamropolium tripartitum* Ivantsov, 2017, отпечаток трехлучевого базального диска, возможно, принадлежавшего вендогирусу, экз. ПИН, № 3993/6533, Зимнегорское местонахождение, захоронение Z1(I); 9, 10 – *Ernietta plateauensis* Pflug, 1966, внутренние слепки (8 – вид с торца, экз. NESM-F722; 9 – вид сбоку, экз. NESM-F684), Ю. Намибия, ферма Аар, серия Нама, свита Дабис, сборы автора; 11 – *Pteridinium nepoha* Keller, 1974, экз. ПИН, № 3992/400, Сюзьминское местонахождение, сборы М.А. Федонкина.

Фиг. 12, 13. Protechiuridae: 12 – *Protechiurus edmondsi* Glaessner, 1979, ядро теки, вид сбоку, экз. № NESM-F669, Ю. Намибия, ферма Аар, серия Нама, свита Дабис, сборы автора; 13 – *Vendoconularia triradiata* Ivantsov, Fedonkin, 2002, ядро теки, экземпляр с замещенным гидроокислами железа первичным органическим веществом, вид с заостренного конца, экз. ПИН, № 4564/1025, Ярнемское местонахождение, сборы М.А. Федонкина.

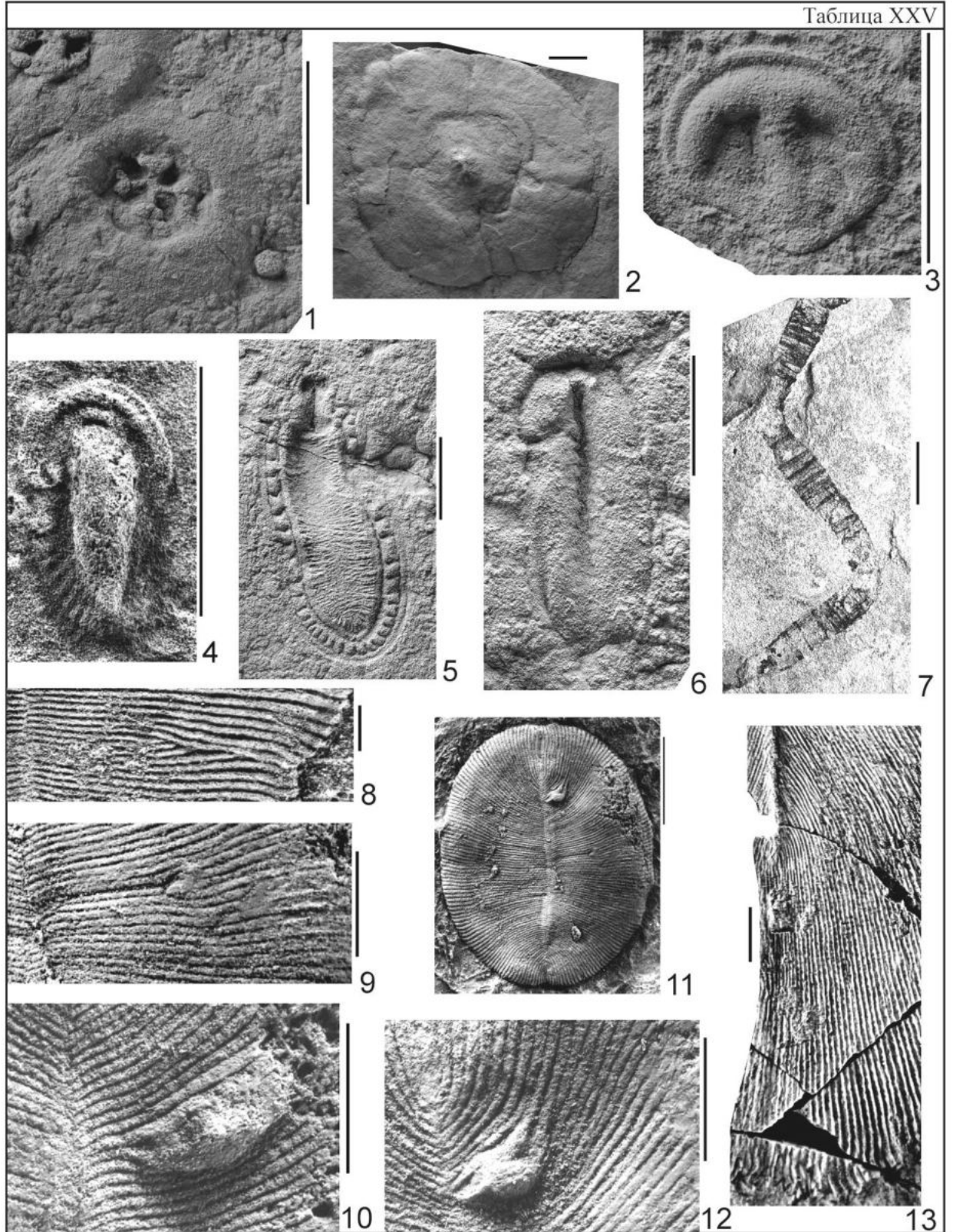


Таблица XXV. Metazoa позднего эдиакария: фиг. 1-7 – организмы «фанерозойского» облика; фиг. 8-13 – прижизненные повреждения различной природы у *Dickinsonia tenuis* (фиг. 2-4, 8-12 – латексные слепки, 7 – пиритовая псевдоморфоза по органическому веществу, остальное – естественные отпечатки и слепки); все, кроме фиг. 2, 7, происходят из Зимнегорского местонахождения; все, кроме фиг. 7, сняты с напылением хлоридом аммония.

Фиг. 1, 2 – радиально-симметричные, четырехлучевые организмы: 1 – *Staurinidia crucicula* Fedonkin, 1985, экз. ПИН, № 3993/392, зимнегорская и ергинская свиты, пачка № 5 схемы М.А. Федонкина; 2 – *Conomedusites cf. lobatus* Glaessner et Wade, 1966, экз. ПИН, № 4158/29; Подолия, могилевская свита, ломозовские слои, сборы М.А. Федонкина.

Фиг. 3-7 – билатеральные и метамерные организмы: 3 – *Parvancorina minchami* Glaessner, 1958, экз. ПИН, № 3993/6382, захоронение Z11(XXII); 4 – *Temnoxa molliuscula* Ivantsov, 2004, экз. ПИН, № 3993/5679, захоронение Z1(I); 5 – *Kimberella quadrata* (Glaessner et Wade, 1966), экз. ПИН, № 3993/9200, захоронение Z11(XXII); 6 – *Keretsa brutoni* Ivantsov, 2017, экз. ПИН, № 3993/6660, захоронение Z11(XXII); 7 – *Calyptrina striata* Sokolov, 1967, голотип ПИН, № 3593/2, Архангельская обл., скв. Обозерская-1, глубина 303,5 м, сборы Н.С. Иголкиной, 1958 г.

Фиг. 8, 9 – дефекты процесса разрастания изомеров: 8 – экз. ПИН, № 4852/14, захоронение K2(VI), 9 – фрагмент экземпляра ПИН, № 3993/5172, захоронение Z2(III).

Фиг. 10-12 – похожие на опухоль вздутия изомеров, захоронение Z2(III): 10 – фрагмент экземпляра ПИН, № 3993/5063, 11, 12 – экз. ПИН, № 3993/5172 (11 – общий вид, 12 – увеличенный фрагмент).

Фиг. 13 – прекращение закладки новых изомеров в зоне роста, экз. ПИН, № 3993/5195, захоронение Z2(III).



## Приложение I

### Ископаемый материал

Отпечатки тела (1946 экз.).

Дикинсонии (1338 экз.):

*Dickinsonia costata* (262 экз.);

маленькие экземпляры, условно отнесенные к *Dickinsonia costata* (213 экз.);

*D. tenuis* (384 экз.);

*D. cf. tenuis* (57 экз.);

*D. lissa* (109 экз.);

*D. menneri* (3 экз.);

*D. cf. menneri* (310 экз.).

Другие проартикуляты (608 экз.):

*Andiva ivantsovi* (81 экз.);

*Archaeaspinus fedonkini* (29 экз.);

*Armillifera parva* (14 экз.);

*Cephalonega stepanovi* (134 экз.);

*Cyanorus singularis* (86 экз.);

*Ivovicia rugulosa* (4 экз.);

*Karakhtia nessovi* (7 экз.);

*Lossinia lissetskii* (3 экз.);

*Ovatoscutum concentricum* (9 экз.);

*Paravendia janae* (14 экз.);

*Spriggina?* sp. (49 экз.);

*Tamga hamulifera* (27 экз.);

*Vendia rachiata* (52 экз.);

*Vendia sokolovi* (1 экз.);

*Yorgia waggoneri* (93 экз.);

*Cephalozoa* gen. et sp. indet. (5 экз.).

Следы питания *Eribaion* (97 экз. одиночных следовых платформ и их групп):

*Eribaion axiferus* (35 экз.);

*E. costatus* (7 экз.);

*E. waggoneris* (55 экз.).

## Отпечатки тела

### **Dickinsonia**

#### Dickinsonia costata Sprigg, 1947

Зимнегорское местонахождение

Подъемный материал из осыпей

Пачка № 1 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/1301, 1304, 1305, 9984, 9985, 9986, 9987, 9988, экз. ПИН, № 4482/2.

Пачка № 5 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/536, 537, 5068, 5156, 5231, 6455, 6457, 6459, 9947, 10053, 10054, 10073, 10074, 10075, 10076, 10077, 10080, 10081, 10082, 10083, 10084, 10085, 10105, 10120, 10121, 10122, 10217.

Пачки № 5, 7-9 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/10089, 10090, 10092, 10093, 10094, 10095, 10096, 10099, 10100.

Пачки № 7-9 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/5235, 5824, 9875, 10222.

Пачка № 11 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/5243, 4482/152.

#### Материал из захоронений

Захоронение Z1(I): экз. ПИН, № 3993/5066, 5107, 5117, 5119, 5128, 5155, 5269, 5270, 5612, 5794, 8361, 8384, 8292, 9874, 9876, 9918, 9971, 9989, 9990, 9991, 9992, 9993, 9994, 9995, 9996, 9997, 9998, 9999, 10005, 10009, 10010, 10011, 10016, 10017, 10018, 10019, 10021, 10022, 10023, 10024, 10025, 10026, 10027, 10028, 10091, 10097, 10108, 10111, 10123, 10211, 10213, 10214, 10215.

Захоронение Z2(III): экз. ПИН, № 3993/5118, 5232-а, 5240, 5247, 8419, 9682, 9683, 9684.

Захоронение Z3(X): экз. ПИН, № 3993/9884, 9885, 9886, 9887, 9888, 9889, 9890, 9891, 9892, 9893, 9894, 9895, 9896, 9897, 9898, 9899, 9900, 9901, 9902, 9903, 9904, 9905, 9906, 9907, 9908, 9909, 9910, 9911, 9912, 9914, 9916, 9917, 9919, 9920, 9921, 9922, 9923, 9924, 9925, 9926, 9927, 9928, 9929, 9930, 9931, 9932, 9933, 9934, 9935, 9936, 9937, 9938, 9939, 9940, 9941, 9942, 9943, 9944, 9980, 9981, 9982.

Захоронение Z6(XVI): экз. ПИН, № 3993/8216, 8218.

Захоронение Z7(XVII): экз. ПИН, № 3993/8201, 8208.

Захоронение Z11(XXII): экз. ПИН, № 3993/4106, 5513, 5514, 5515, 5516, 5517, 5518, 5520, 5521, 5522, 5524, 5526, 5528, 6192, 6711, 6715, 6719, 6721, 6724, 6728, 6750, 6754, 6772, 6780, 6781, 6782, 6783, 6784, 6785, 6786, 6787, 6788, 6789, 6790, 6791, 6792, 6793, 6794, 8090, 8231, 8232, 8233, 8234, 8278, 8504, 8506, 8507, 8508, 8509, 8510, 8511, 8512, 8513, 8514, 8515,

8516, 8517, 8518, 8519, 8526, 8938, 8939, 8997, 9290, 9291, 9292, 9293, 9294, 9295, 9296, 9297, 9298, 9300, 9301, 9877, 9879, 9954, 10225.

Захоронение Z12(XXIII): экз. ПИН, № 3993/8871, 8872, 8873, 8875, 9952, 10086.

Dickinsonia costata?

Сюзьминское местонахождение

Подъемный материал из осыпей

Экз. ПИН, №4464/17, определенный М.А. Федонкиным как *D. costata*.

Маленькие экземпляры, условно отнесенные к *Dickinsonia costata*

Солзинское местонахождение

Захоронение SL1(VII): экз. ПИН, № 4853/029, 085, 172, 206, 214, 231, 237, 239, 242, 243, 250, 251, 270, 271, 275, 277, 279, 280, 281, 282, 284, 285, 286, 287, 289, 290, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 305, 306, 307, 309, 310, 311, 319, 678, 680, 685, 686, 687, 688, 690, 691, 695, 700, 702, 703, 705, 708, 711, 719, 723, 724, 727, 729, 731, 732, 733, 734, 740, 749, 757, 1106, 1107, 1112, 1113.

Карахтинское местонахождение

Захоронение K1(V) (нижнее): экз. ПИН, № 4852/029, 054, 182, 183, 184, 185, 186, 187, 188, 190, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 197, 199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 232, 233, 234, 235, 236, 237, 257, 262, 263, 266, 268, 269, 270, 271, 272, 273, 274, 275, 276, 277, 278, 279, 280, 281, 282, 290, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 297, 298, 299, 300, 301, 302, 304, 305, 306, 307, 308, 309, 311, 312, 313, 314, 315, 316, 317, 318, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 325, 326, 327, 328, 329, 330, 331, 332, 333, 334, 335, 336, 337, 338, 339, 341.

Захоронение K2(VI) (среднее): экз. ПИН, № 4852/032, 033, 034, 036, 038, 039, 058, 059, 071, 082, 087, 088, 091, 119, 122, 134, 135.

Захоронение K3(VIII) (верхнее): экз. ПИН, № 4852/008, 343, 344, 345.

*Dickinsonia tenuis* Glaessner et Wade, 1966

Зимнегорское местонахождение

Подъемный материал из осыпей

Пачка № 1 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/119.

Пачка № 2 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/8423,

Пачка № 5 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/6189, 8874, 9883, 9953, 10079, 10126, 10127, 10128, 10129, 10202, 10203.

Пачки № 5, 7-9 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/9946, 10098.

Пачки № 7-9 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/5052, 5054, 6480, 8221, 9225, 10101, 10103, 10104, 10106, 10107, 10130, 10131, 10219.

Пачка № 11 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/256, 2096.

Материал из захоронений.

Захоронение Z1(I): экз. ПИН, № 3993/5123, 5167, 5263, 5561, 5562, 5562, 5810, 6171, 6195, 8364, 8416, 9967, 10000, 10001, 10002, 10003, 10004, 10007, 10012, 10014, 10015, 10029, 10013, 10212.

Захоронение Z2(III): экз. ПИН, № 3993/5063, 5172, 5195, 5230, 5234, 5236, 5238, 5241, 8362, 9878, 9913, 9951, 10008, 10030, 10031, 10032, 10033, 10034, 10035, 10208, 10216, 10223, 10224.

Захоронение Z6(XVI): экз. ПИН, № 3993/8209, 8210, 8213, 8214, 8215, 8217.

Захоронение Z7(XVII): экз. ПИН, № 3993/8172, 8173, 8174, 8175, 8176, 8177, 8181, 8182, 8183, 8184, 8185, 8186, 8178, 8179, 8188, 8189, 8191, 8192, 8193, 8194, 8195, 8196, 8197, 8198, 8199, 8200, 8202, 8203, 8204, 8205, 8206, 8207.

Захоронение Z11(XXII): экз. ПИН, № 3993/6414, 6748, 8500.

Захоронение Z12(XXIII): экз. ПИН, № 3993/8876.

Захоронение Z13(XXIV): экз. ПИН, № 3993/9225, 9233, 10125.

Солзинское местонахождение

Материал из захоронений

Не проиндексированное захоронение: экз. ПИН, № 4853/004, 006, 022, 1614, 1616.

Захоронение SL1(VII): экз. ПИН, № 4853/001, 003, 005, 010, 014, 015, 017, 018, 020, 021, 023, 024, 025, 026, 027, 088, 125, 160, 165, 167, 173, 202, 204, 205, 207, 210, 211, 212, 213, 215, 216, 218, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 233, 234, 235, 236, 238, 240, 241, 244, 245, 246, 247, 248, 249, 252, 253, 254, 255, 256, 257, 259, 260, 261, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 273, 278, 283, 298, 300, 301, 302, 303, 304, 308, 382, 386, 547, 549, 589, 612, 613, 614, 681, 682, 683, 684, 689, 692, 693, 694, 696, 697, 698, 699, 701, 706, 707, 709, 710, 712, 713, 714, 715, 717, 718, 720, 721, 726, 728, 730, 735, 736, 737, 738, 739, 741, 743, 744, 745, 746, 747, 748, 751, 753, 754, 755, 759, 760, 762, 763, 767, 768, 1027, 1028, 1029, 1108, 1110, 1111, 1607, 1608, 1617, 1618.

Захоронение SL2(IX): экз. ПИН, № 4853/002, 016, 1609, 1610.

Карахтинское местонахождение

Материал из захоронений

Захоронение K1(V) (нижнее): экз. ПИН, № 4852/009, 020, 053, 055, 218, 219, 181, 198, 265, 283, 284, 303, 340, 346.

Захоронение K2(VI) (среднее): экз. ПИН, № 4852/013, 014, 015, 016, 017, 018, 019, 022, 021, 024, 025, 026, 027, 028, 030, 031, 035, 037, 040, 041, 042, 043, 044, 045, 047, 048, 049, 050, 051, 052, 056, 057, 060, 061, 062, 063, 064, 065, 066, 067, 068, 069, 070, 072, 073, 074, 075, 076, 077, 078, 079, 080, 081, 083, 084, 085, 086, 089, 090, 112, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 120, 121, 123, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 130, 131, 132, 133, 136, 137, 138, 255, 256, 258, 259, 260, 261, 263, 264, 288.

D. lissa Wade, 1972

Зимнегорское местонахождение

Подъемный материал из осыпей

Пачка № 1 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/6450, 8219.

Пачка № 5 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/5268, 6190, 10048.

Пачки № 5, 7-9 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/7015, 7016, 10057, 10058.

Пачка № 11 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/77, 451, 4482/77, 203А, 256, 451, 10154.

Материал из захоронений

Захоронение Z1(I): экз. ПИН, № 3993/5078, 5252, 5512, 5763, 6174, 8164, 8171, 8389, 8955, 9468, 9586, 9823, 9955, 9956, 10047, 10049, 10050, 10051, 10052, 10066, 10067, 10068, 10069, 10070, 10071, 10234.

Захоронение Z2(III): экз. ПИН, № 3993/5142, 5153, 10056, 10201.

Захоронение Z4(XIV): экз. ПИН, № 3993/9400, 9401, 9402, 9403, 9404, 9405, 9406, 9407, 9408, 9409, 9410, 9411, 9412, 9413, 9414, 9415, 9416, 9417, 9418, 9419, 9420, 9421, 9422, 9423, 9424, 9425, 9426, 9427, 9428, 9430, 9431, 9432, 9433, 9434, 9435, 9436, 9437, 9438, 9439, 9440, 9441, 9442, 9444, 9445, 9446, 9447, 9448, 9449, 9450, 9451, 9452, 9453, 9454, 9455, 9456, 9457, 9458, 9459.

Захоронение Z7(XVII): экз. ПИН, № 3993/6450.

Захоронение Z11(XXII): экз. ПИН, № 3993/8355, 8490, 8491, 8501.

Dickinsonia cf. menneri

Лямыцкое местонахождение.

Подъемный материал из осыпей

Устье р. Лямца: экз. ПИН, № 4716/0001, 5008.

Материал из захоронений

Захоронение L2(XII): экз. ПИН, № 4716/5145, 5146, 5147, 5148, 5149, 5150, 5151, 5152, 5153, 5154, 5155, 5156, 5157, 5158, 5159, 5160, 5161, 5162, 5163, 5164, 5165, 5166, 5167, 5168, 5169, 5170, 5171, 5172, 5175, 5177, 5178, 5179, 5180, 5181, 5182, 5184, 5185, 5186, 5187, 5188, 5190, 5191, 5192, 5198, 5199, 5201, 5202, 5204, 5205, 5206, 5207, 5208, 5209, 5210, 5211, 5212, 5213, 5214, 5215, 5216, 5217, 5218, 5219, 5220, 5221, 5222, 5223, 5224, 5225, 5226, 5227, 5228, 5229, 5230, 5231, 5232, 5233, 5234, 5235, 5236, 5237, 5238, 5239, 5240, 5241, 5242, 5243, 5244, 5245, 5246, 5247, 5248, 5249, 5250, 5251, 5252, 5253, 5254, 5256, 5258, 5261, 5262, 5268, 5269, 5270, 5271, 5272, 5273, 5276, 5277, 5279, 5280, 5281, 5282, 5285, 5286, 5289, 5290, 5291, 5292, 5293, 5296, 5299, 5300, 5302, 5304, 5305, 5306, 5307, 5308, 5310, 5312, 5313, 5314, 5315, 5319, 5320, 5321, 5322, 5323, 5324, 5325, 5326, 5327, 5328, 5329, 5330, 5331, 5332, 5333, 5334, 5335, 5336, 5365, 5366, 5392, 5423, 5424, 5428, 5459, 5460, 5461, 5462, 5464, 5465, 5466, 5467, 5468, 5469, 5470, 5471, 5473, 5474, 5543, 5544, 5545, 5546, 5547, 5548, 5549, 5550, 5551, 5552, 5553, 5554, 5555, 5556, 5557, 5558, 5559, 5560, 5561, 5562, 5563, 5564, 5565, 5566, 5567, 5568, 5569, 5570, 5571, 5572, 5573, 5574, 5575, 5576, 5577, 5578, 5579, 5580, 5581, 5582, 5583, 5584, 5596, 5597, 5643, 5649, 5650, 5651, 5652, 5653, 5654, 5655, 5656, 5657, 5658, 5661, 5662, 5663, 5664, 5699, 5701, 5703, 5705, 5706, 5707, 5708, 5709, 5710, 5711, 5712, 5713, 5714, 5715, 5716, 5717, 5718, 5719, 5720, 5721, 5722, 5723, 5724, 5725, 5726, 5727, 5728, 5729, 5730, 5731, 5732, 5733, 5734, 5735.

Захоронение L3(XIII): экз. ПИН, № 4716/5011, 5012, 5016, 5018, 5019, 5020, 5021, 5023, 5026, 5028, 5030, 5032, 5033, 5034, 5035, 5037, 5038, 5039, 5042, 5045, 5046, 5047, 5048, 5050, 5051, 5056, 5057, 5059.

?Захоронение L3(XIII): экз. ПИН, № 4716/5585, 5586, 5588, 5589, 5590, 5591, 5592, 5593, 5594, 5595.

Без привязки к захоронениям: экз. ПИН, № 4716/5005, 5505, 5318, 5587.

Dickinsonia cf. tenuis

Зимнегорское местонахождение

Подъемный материал из осыпей

Пачка № 1 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/2074, 8119, 8187, 10087, 10088.

Пачка № 5 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/10055, 10078.

Пачки № 5, 7-9 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/5060, 5067.

Пачки № 7-9 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/10102.

Материал из захоронений

Захоронение Z1(I): экз. ПИН, № 3993/5154, 5231, 9977, 9978, 9979, 9980, 9982, 10020, 10036.

Захоронение Z2(III): экз. ПИН, № 3993/5062, 5063, 5064, 5065, 5069, 5137, 5173, 5196, 5197, 5215, 5230, 5233, 5234, 5236, 5237, 5238, 5239, 6180, 8362, 8391, 8419, 9972, 9973, 9975, 9976, 9981, 9983, 10037, 10038, 10039, 10040, 10041, 10042, 10043, 10044, 10045, 10046.

Захоронение Z6(XVI): экз. ПИН, № 3993/8211.

Захоронение Z13(XXIV): экз. ПИН, № 3993/10124.

Dickinsonia menneri (Keller, 1976)

Сюзьминское местонахождение

Материал из захоронений

Захоронение SZ1(XX): экз. ПИН, №3992/57 (голотип), 5000, 5001.

**Andiva ivantsovi Fedonkin, 2002**

Зимнегорское местонахождение

Подъемный материал из осыпей

?Пачка № 5 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/8106.

Пачки № 7-9 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/6667.

Материал из захоронений

Захоронение Z1(I): экз. ПИН, № 3993/5086, 5087, 5088, 5089, 5090, 5091, 5092, 5093, 5094, 5095, 5096, 5097, 5098, 5099, 5100, 5101, 5102, 5103, 5104, 5105, 5108, 5110, 5112, 5121, 5254, 5271, 5272, 5505, 5511, 5704, 5775, 5776, 5777, 5778, 5779, 5781, 5782, 5783, 5784, 5786, 5788, 5789, 5790, 5793, 5841, 5842, 5844, 5847, 5848, 5851, 5887, 5888, 5889, 8363, 8405, 8417, 9202, 9465, 10115, 10135, 10136, 10150, 10151, 10221.

Захоронение Z2(III): экз. ПИН, № 3993/5623, 5799, 5840, 5849, 10138, 10139.

Захоронение Z6(XVI): экз. ПИН, № 3993/5845, 8220.

Захоронение Z13(XXIV): экз. ПИН, № 3993/9948, 9949.

**Archaeaspinus fedonkini (Ivantsov, 2001)**

Зимнегорское местонахождение

Подъемный материал из осыпей

Пачки № 5, 7-9 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/5074.

Материал из захоронений

Захоронение Z1(I): экз. ПИН, № 3993/5053, 5077, 5131, 5132, 5133, 5134, 5171, 5251, 5627, 5628, 5629, 5630, 5631, 5632, 5633, 5634, 5703, 8084, 8085, 8086, 8365, 8418.

Карахтинское местонахождение

Материал из захоронений

Захоронение K1(V): 4852/1, 3, 248, 266, 267.

Солзинское местонахождение

Подъемный материал из осыпей

Экз. ПИН, № 4853/178.

### **Armillifera parva Fedonkin, 1980**

Зимнегорское местонахождение

Подъемный материал из осыпей

Пачка № 11 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/5213.

Материал из захоронений

Захоронение Z1(I): экз. ПИН, № 3993/5130.

Захоронение Z11(XXII): экз. ПИН, № 3993/ 6387, 8496.

Солзинское местонахождение

Не проиндексированное захоронение: экз. ПИН, № 4853/1116.

Захоронение SL1(VII): экз. ПИН, № 4853/062, 150, 808, 880, 882, 881, 883, 884, 885.

### **Cephalonega stepanovi (Fedonkin, 1976)**

Зимнегорское местонахождение

Подъемный материал из осыпей

Пачка № 1 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/6439.

Материал из захоронений



Захоронение Z1(I): экз. ПИН, № 3993/5685, 5689, 6417, 6418, 6893, 8298, 8299, 8301, 8345, 8436, 8437, 8438, 9255, 9256, 9257.

Захоронение Z11(XXII): экз. ПИН, № 3993/5682, 5690, 6395, 6396, 6397, 6415, 6663, 6664, 6665, 6666, 6795, 8300, 8439, 8440, 8441, 8937, 9254.

#### Солзинское местонахождение

Не проиндексированное захоронение: экз. ПИН, № 4853/59, 1120, 1121.

Захоронение SL1(VII): экз. ПИН, № 4853/94, 158, 598, 600, 601, 602, 603, 840, 841, 842, 843, 844, 845, 846, 1042, 1043, 1096, 1109.

#### Карахтинское местонахождение

Материал из захоронений

Захоронение K2(VI): экз. ПИН, № 4852/103, 111, 270, 276.

#### Сюзьминское местонахождение

Материал из захоронений

Захоронение SL1(VII): экз. ПИН, № 4853/401, 504, 505, 5005, 5008, 5016, 5017, 5018, 5019, 5020, 5021, 5022, 5024, 5025, 5026, 5027, 5028, 5029, 5030, 5031, 5032, 5033, 5034, 5035, 5036, 5037, 5038, 5039, 5040, 5041, 5042, 5043, 5044, 5045, 5046, 5049, 5050, 5051, 5074, 5078, 5081, 5082, 5083, 5084, 5085, 5087, 5088, 5089, 5102, 5103, 5104, 5105, 5106, 5107, 5111, 5112, 5113, 5114, 5115, 5116, 5117, 5118, 5119, 5120, 5121, 5122, 5123, 5124, 5125, 5126, 5127, 5128, 5129, 5130, 5131, 5133.

#### **Cyanorus singularis Ivantsov, 2004**

Зимнегорское местонахождение

Материал из захоронений

Захоронение Z1(I): экз. ПИН, № 3993/5055, 5075, 5127, 5168, 5635, 5636, 5637, 5638, 5639, 5640, 5641, 5644, 5645, 5646, 5647, 6895, 6896, 8083, 9204, 9241, 9242.

Захоронение Z2(III): экз. ПИН, № 3993/5248.

Захоронение Z11(XXII): экз. ПИН, № 3993/5624, 5625, 6538, 6539, 6540, 6647, 6648, 6649, 6650, 6651, 6652, 6653, 6654, 6655, 6656, 6657, 6658, 6659, 6669, 8230, 8351, 8451, 8452, 8453, 8454, 8455, 8456, 8457, 8458, 8459, 8460, 8461, 8462, 8463, 8464, 8465, 8466, 9243, 9244, 9245, 9246, 9247, 9248, 9249, 9253, 9267, 10157.

Захоронение Z12(XXIII): экз. ПИН, № 3993/6334.

Солзинское местонахождение

Материал из захоронений

Захоронение SL1(VII): экз. ПИН, № 4853/028, 081, 084, 086, 129, 131, 134, 622, 623, 624, 849.

Карахтинское местонахождение

Материал из захоронений

Захоронение K2(VI): экз. ПИН, № 4852/005, 006, 007, 139, 140.

**Ivovicia rugulosa Ivantsov, 2007**

Зимнегорское местонахождение

Материал из захоронений

Захоронение Z1(I): экз. ПИН, № 3993/5504, 5506, 8468, 8469.

**Karakhtia nessoivi Ivantsov, 2004**

Карахтинское местонахождение

Материал из захоронений

Захоронение K2(VI): экз. ПИН, № 4852/249, 250, 251, 252, 253, 254, 269.

**Lossinia lissetskii Ivantsov, 2007**

Зимнегорское местонахождение

Материал из захоронений

Захоронение Z2(III): экз. ПИН, № 3993/5057, 9819.

Солзинское местонахождение

Материал из захоронений

Захоронение SL1(VII): экз. ПИН, № 4853/592.

**Ovatoscutum concentricum Glaessner & Wade, 1966**

Зимнегорское местонахождение

Подъемный материал из осыпей

Пачка № 5 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/1105, 6886.

Пачка № 11 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/380, 382, 5850.

Материал из захоронений

Захоронение Z11(XXII): экз. ПИН, № 3993/6194, 9634, 9687.

Солзинское местонахождение

Не проиндексированное захоронение: экз. ПИН, № 4853/1119.

**Paravendia janae (Ivantsov, 2001)**

Зимнегорское местонахождение

Материал из захоронений

Захоронение Z1(I): экз. ПИН, № 3993/6184, 5070, 5071, 5079, 5126.

Захоронение Z2(III): экз. ПИН, № 3993/5072, 9227, 9228.

Захоронение Z11(XXII): экз. ПИН, № 3993/8499.

Захоронение Z13(XXIV): экз. ПИН, № 3993/9226, 9229, 9230, 9232.

Солзинское местонахождение

Не проиндексированное захоронение: экз. ПИН, № 4853/1615.

**Spriggina? sp.**

Зимнегорское местонахождение

Материал из захоронений

Захоронение Z1(I): экз. ПИН, № 3993/5619, 5649, 5674, 8407, 8410, 8411, 8412, 8474, 8475, 8476, 9270, 10155.

Захоронение Z11(XXII): экз. ПИН, № 3993/5681, 6391, 6392, 6393, 6394, 6643, 6644, 6645, 8353, 8354, 8393, 8394, 8395, 8396, 8397, 8477, 8478, 8479, 8481, 8482, 8483, 8484, 8485, 8486, 8487, 8488, 8489, 9266, 9269, 8480, 9260, 9261, 9262, 9263, 9264, 9265.

Солзинское местонахождение

Не проиндексированное захоронение: экз. ПИН, № 4853/1619.

**Tamga hamulifera Ivantsov, 2007**

Зимнегорское местонахождение

Подъемный материал из осыпей

Пачка № 5 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/5626.

Материал из захоронений

Захоронение Z11(XXII): экз. ПИН, № 3993/5507, 5508, 5509, 5510, 6398, 6399, 6400, 6401, 6402, 6403, 6404, 6440, 6441, 6442, 8352, 8442, 8445, 8446, 8447, 8448, 8449, 8450, 9238, 9239, 9240.

Солзинское местонахождение

Не проиндексированное захоронение: экз. ПИН, № 4853/1090.

### **Vendia rachiata Ivantsov, 2004**

Солзинское местонахождение

Материал из захоронений

Захоронение SL1(VII): экз. ПИН, № 4853/063, 065, 067, 068, 069, 070, 071, 072, 074, 076, 077, 078, 079, 080, 103, 104, 187, 188, 189, 191, 192, 194, 197, 198, 199, 200, 201, 269, 593, 595, 819, 851, 852, 853, 854, 855, 856, 857, 858, 859, 860, 862, 863, 864, 865, 868, 870, 872, 873, 877, 5188, 5189.

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

Архангельская обл., скв. Яренск, глубина 1552 м: экз. ПИН, № 3593/1.

### **Yorgia waggoneri Ivantsov, 1999**

Зимнегорское местонахождение

Подъемный материал из осыпей

Пачка № 5 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/5157, 5755, 5758, 10072, 10142.

Пачки № 5, 7-9 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/5711, 9820.

Материал из захоронений

Захоронение Z1(I): экз. ПИН, № 3993/5001, 5004, 5005, 5008, 5010, 5022, 5135, 5276, 5613, 5614, 5708, 7709, 5710, 5712, 5713, 5715, 5716, 5717, 5718, 5719, 5723, 5724, 5726, 5727, 5728, 5729, 5730, 5731, 5732, 5733, 5734, 5735, 5737, 5739, 5740, 5741, 5743, 5744, 5745, 5746, 5747, 5748, 5756, 5762, 5787, 9282, 9467, 9471, 9960, 9962, 10142, 10143, 10144, 1046, 10200.

Захоронение Z2(III): экз. ПИН, № 3993/5002, 5006, 5007, 5009, 5015, 5018, 5023, 5024, 5028, 5030, 5051, 5058, 5138, 5725, 5742, 5749, 5760, 9686, 9868, 10137, 10140, 10145, 10148, 10149, 10153, 10209.

Захоронение Z6(XVI): экз. ПИН, № 3993/5707.

Захоронение Z11(XXII): экз. ПИН, № 3993/5501, 8520, 8521, 9281.

**Cephalozoa gen. et sp. indet.**

Ляницкое местонахождение

Подъемный материал из осыпей

Устье р. Лямца: экз. ПИН, № 4716/5174.

Материал из захоронений

Захоронение L2(XII): экз. ПИН, № 4716/5000, 5173, 5263.

Непроиндексированное захоронение: экз. ПИН, № 4716/5194.

**Следы питания Eribaion****E. costatus Ivantsov, 2013**

Солзинское местонахождение

Подъемный материал из осыпей

4853/1025 (4-5 следовых платформ).

Зимнегорское местонахождение

Материал из захоронений

Захоронение Z11(XXII): экз. ПИН, № 3993/9969, 9970 (по 1 следовой платформе).

Захоронение Z2(III): экз. ПИН, № 3993/5061 (1 следовая платформа), 5125 (голотип, 2 следовые платформы), 5229 (1 следовая платформа), 5232-b (1 следовая платформа).

**Eribaion axiferus Ivantsov, 2002**

Зимнегорское местонахождение

Материал из захоронений

Захоронение Z1(I): экз. ПИН, № 3993/8225, 10133.

Захоронение Z2(III): экз. ПИН, № 3993/5198 (2 следовые платформы), 5199 (голотип, более 15 следовых платформ), 5201 (1 следовая платформа), 5202 (2 следовые платформы), 5203 (2 следовые платформы), 5204 (3 следовые платформы), 5205 (3 следовые платформы), 5206 (2 следовые платформы), 5207 (2 следовые платформы), 5208 (?), 5209 (9 следовых платформ), 5210 (?), 5757 (1 следовая платформа), 5769 (1 следовая платформа), 8286 (неопределенно много), 10147, 10204, 10206 (по 1 следовой платформе).

Захоронение Z7(XVII): экз. ПИН, № 3993/6450-b (3 следовых платформы), 6452 (2 следовые платформы), 6481 (более 5 следовых платформ), 6482 (около 5 следовых платформ), 10113 (1 следовая платформа), 10114 (2 следовые платформы), 10115, 10116, 10117, 10118, 10119, 10132 (по 1 следовой платформе).

Лямицкое местонахождение

Материал из захоронений

Захоронение L2(XII): экз. ПИН, № 4716/5003, 5738, 5739.

***Eribaion waggoneris* Ivantsov, 2013**

Зимнегорское местонахождение

Подъемный материал из осыпей

Пачка № 1 схемы М.А. Федонкина: экз. ПИН, № 3993/10134.

Пачка № 5 схемы М.А. Федонкина: 2 следовые платформы около отпечатка тела экз. ПИН, № 3993/5758.

Материал из захоронений

Захоронение Z2(III): экз. ПИН, № 3993/5011, 5012, 5014, 5016, 5017 (2 следовые платформы), 5019, 5020, 5027, 5031, 5032, 5033, 5034, 5035, 5036, 5037, 5038, 5039, 5040, 5041, 5043, 5045, 5048, 5049, 5050, 5139, 5140, 5141, 5149, 5150, 5151, 5152, 5158, 5159, 5160, 5161, 5162, 5163, 5164, 5165, 5166, 5759, 5761, 5764, 5765, 5766, 5768, 5770, 5771, 5773, 5774, 10205, 10207.

Захоронение Z6(XVI):4 следовые платформы около отпечатка тела экз. ПИН, № 3993/5707.