РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. А.А. Борисяка

на правах рукописи

УДК 562:551.72(470.11)

Закревская Мария Андреевна

ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОЗДНЕВЕНДСКИХ СООБЩЕСТВ БЕНТОСНЫХ МАКРООРГАНИЗМОВ ЮГО-ВОСТОЧНОГО БЕЛОМОРЬЯ

25.00.02 Палеонтология и стратиграфия

Диссертация на соискание ученой степени

кандидата геолого-минералогических наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук, академик РАН

Федонкин Михаил Александрович

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ стр. 4
Глава 1. История палеоэкологических исследований вендской биоты стр. 13
1.1. Палеоаутэкологические исследования. Эволюция подходов стр. 14
1.2. Палеосинэкологические исследования стр. 21
Глава 2. Геология и стратиграфия верхневендских отложений Юго-Восточного
Беломорья стр. 32
2.1. Краткий очерк геологического строения Юго-Восточного Беломорья стр. 32
2.2. История изучения верхнего венда Юго-Восточного Беломорья стр. 34
2.3. Стратиграфическое расчленение верхневендских отложений Юго-
Восточного Беломорья стр. 38
2.4. Стратиграфическое положение изученных локальных скоплений отпечатков
вендских организмов стр. 43
Глава 3. Материал и методика изучения стр. 58
Глава 4. Результаты статистического анализа локальных скоплений отпечатков
стр.72
4.1. Палеоэкологические параметры сообществ изученных скоплений стр. 72
4.2. Анализ палеоэкологической структуры локальных скоплений отпечатков
стр. 76
Глава 5. Анализ микробных поверхностей стр. 95
5.1. Внешнее морфологическое описание микробных поверхностей изученных
скоплений стр. 95
5.2. Структуры микробных поверхностей по данным электронной микроскопии
стр. 111
Глава 6. Палеогеография вендского периода стр. 115
6.1. Палеогеография позднего венда на основании палеомагнитных данных
стр. 115
6.2. Уточнение палеогеографических схем позднего венда на основании
палеонтологических данных стр. 116

6.3. Сравнительный анализ комплексов вендских макроорганизмов по регионам
мира стр. 118
6.4. Палеогеография Юго-Восточного Беломорья в поздневендское время
стр. 122
Глава 7. Выводы о палеоэкологической структуре изученных сообществ
стр. 128
Глава 8. Систематическое описание ископаемых таксонов стр. 150
ЗАКЛЮЧЕНИЕ стр. 171
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ стр. 173
ПРИЛОЖЕНИЕ стр. 194
ФОТОТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ стр. 195
ТАБЛИЦЫ ИЗМЕРЕНИЙ ИСКОПАЕМЫХстр. 204

введение

Актуальность темы исследования. Вендский период представляет собой интервал доминирующих микробных, перехода OT В основном прокариотических, экосистем криптозоя к экосистемам с участием эвкариот фанерозоя. В иностранной литературе большее распространение имеет термин «эдиакарский период», и хотя эдиакарский и вендский временные интервалы не являются полностью синхронными, при описании комплексов ископаемых организмов, из-за сходства таксономического состава, эти два названия используются как синонимы. Этот критический интервал истории биосферы интенсивно изучается коллективами палеонтологов разных стран на протяжении нескольких последних десятилетий. Усилия ученых направлены, в основном, на морфологии и изучение выяснение природы вендских организмов, а палеоэкологическим исследованиям уделяется меньше внимания. Однако палеоэкологические элементы присутствуют практически во всех работах, описанию и систематике вендских ископаемых. Попытки посвященных проведения палеоэкологического анализа венлской биоты начались одновременно с появлением первых массовых находок. Вначале это были только палеоаутэкологические исследования отдельных таксонов, но со временем стало возможно проводить и палеосинэкологические исследования целых сообществ. Сейчас активно проводится палеоэкологическое изучение сообществ таких эдиакарских местонахождений как п-ов Ньюфаундленд, Канада (Clapham et al., 2003; Laflamme, Narbonne, 2008; Darroch et al., 2013), Хребты Флиндерс, Южная Австралия (Droser et al., 2006; Bottjer, Clapham, 2006) и Южная Намибия (Grazhdankin, Seilacher, 2002; Bottjer, Clapham, 2006; Vickers-Rich et al., 2013). Это связано как с накоплением большого количества материала, так и с разработкой специальной методики раскопок целых скоплений и новых методик палеоэкологических исследований. Например, анализ частотного распределения по размерам используется для установления аспектов размножения и оседания организмов (Darroch et al., 2013; Закревская, 2013а; Zakrevskaya, 2014). Изучение разнообразия и равномерности распределения дает информацию о локальных уровнях продуктивности, насыщенности питательными веществами или гидродинамических условия среды и, кроме того, может помочь установить стадии развития сообществ (Clapham et al., 2003).

Ha Юго-Восточного располагаются территории Беломорья местонахождения остатков вендских макроорганизмов самой лучшей, наиболее детальной сохранности. Коллекция ископаемых, собранная за последние 40 лет на территории Юго-Восточного Беломорья, также является наиболее богатой по сравнению с коллекциями из других мировых местонахождений. Однако в палеосинэкологическом аспекте этот материал изучался сравнительно мало. В 1996 г. Д.В. Гражданкиным совместно с А.Ю. Иванцовым было проведено изучение биотопов и тафономических условий вендских беломорских сообществ, которое является первым в мире примером использования методики обширных раскопок с подсчетов комплекса ископаемых конкретного скопления в докембрийских paspesax (Grazhdankin, Ivantsov, 1996). Гражданкиным также изучалась экологическая структура беломорской биоты (Grazhdankin, 2003, 2004). Во всей последовательности вендских отложений им были выделены четыре типа литофаций, каждый из которых соответствовал определенному палеосообществу (Grazhdankin, 2004). В данном исследовании сделана попытка описать реально наблюдаемые локальные скопления ископаемых остатков и реконструировать экологическую ситуацию представленных для ИМИ конкретных палеосообществ, используя статистические методы (Zakrevskaya, 2011, 2012, 2014). Палеосинэкологическое изучение уникальной беломорской коллекции с использованием новых разработанных методик, уже опробованных на материале, например, из Авалонского комплекса п-ова Ньюфаундленд, позволит получить новые важнейшие данные о структуре вендских сообществ, размножении и оседании вендских макроорганизмов, а также о развитии субстрата их обитания – микробного мата.

Примененные в настоящем исследовании методы и подходы имеют направлений большое значение палеоэкологии Так ДЛЯ всех венда. статистический метод ближайшего соседа и анализ частотного распределения по размерам позволяют установить аспекты размножения и оседания организмов (Clapham et al., 2003; Droser, Gehling, 2008; Darroch et al., 2013). Изучение разнообразия и равномерности распределения дает информацию о локальных уровнях продуктивности, насыщенности питательными веществами или гидродинамических условия среды и, кроме того, может помочь установить стадии экологической сукцессии (Clapham et al., 2003; Wilby et al., 2011). В будущем исследования такого рода могут предоставить данные о потоках питательных веществ, поведении и размножении вендских организмов, о природе их биотических взаимодействий без каких бы то ни было априорных предположений о биологической или филогенетической принадлежности макроископаемых. В настоящей работе изучение разнообразия и равномерности распределения ископаемых, а также анализ частотного распределения остатков по размерам используется для интерпретации способов размножения и оседания вендских организмов.

Цель и задачи исследования. Целью диссертационной работы является проведение палеоэкологического анализа комплексов наиболее представительных скоплений отпечатков флиндерского типа сохранности из верхневендских отложений Юго-Восточного Беломорья, установление на основании различных статистических методов палеоэкологической структуры сообществ этих скоплений, выявление закономерностей образования и развития этих сообществ.

В ходе написания данной работы были поставлены следующие задачи:

1. Изучить комплексы наиболее представительных скоплений отпечатков флиндерского типа сохранности из верхневендских отложений Юго-Восточного Беломорья. Дать характеристику таксономического и количественного состава биоты этих скоплений, а также ее палеоэкологических

параметров.

2. На основании различных статистических методов провести сравнительный анализ палеоэкологической структуры сообществ изучаемых скоплений.

3. Провести детальное исследование несущих отпечатки поверхностей, отражающих строение субстрата обитания вендских организмов – микробного мата.

4. Выполнить сравнительный анализ комплексов вендских макроорганизмов по регионам мира, на основании чего выяснить наиболее вероятные палеогеографические и палеоклиматические обстановки, характерные для изученных сообществ.

5. В результате комплексного анализа полученных результатов определить процесс формирования вендских сообществ на территории Юго-Восточного Беломорья, а также аспекты размножения и оседания вендских макроорганизмов на этой территории.

Материал. Материалом для данной работы послужили коллекции отпечатков поздневендских морских бентосных подвижных и седентарных макроорганизмов (под макроорганизмами понимаются организмы размерностью более нескольких мм), собранные на территории Юго-Восточного Беломорья (Архангельская обл.), происходящие из пяти местонахождений (Зимнегорское, Лямицкое, Солзинское, Сюзьминское, Карахтинское) и десяти локальных скоплений, располагающихся в отложениях лямицкой, верховской, зимнегорской и ергинской свит. Коллекции были собраны в разные годы сотрудниками Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН, а также автором в 2007 г. в составе полевого отряда Лаборатории докембрийских организмов под руководством А.Ю. Иванцова. Они хранятся в фондах Лаборатории докембрийских организмов Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН под номерами 3992, 3993, 4716, 4852, 4853). Для анализа были выбраны скопления ископаемых флиндерского типа сохранности, т. е. отпечатков на подошвах пластов песчаника, как наиболее многочисленные, и содержащие наиболее богатый и разнообразный материал. Более 6000 экз. ископаемых из лаборатории докембрийских организмов Палеонтологического коллекции института были использованы в этом исследовании и около 1800 экземпляров, относящихся к 25 родам и 29 видам, были измерены. В качестве геологической основы использовались работы Д.В. Гражданкина (2003), А.Ю. Иванцова (2004, 2007), M.B. Леонова соавторами (Leonov al., 2007), С et а также неопубликованные материалы отчета по основным местонахождениям вендских макроископаемых на территориии Юго-Восточного Беломорья (Иванцов и др., 2005). Использование материалов отчета производится с разрешения заказчика – филиала ФБУ «Территориальный руководителя Архангельского фонд геологической информации по Северо-Западному федеральному округу» В.Г. Дрюпина.

Научная новизна. Автором впервые выполнено всестороннее изучение комплексов палеосинэкологическое наиболее представительных скоплений отпечатков флиндерского типа сохранности из верхневендских Юго-Восточного Беломорья. Дана отложений детальная характеристика таксономического и количественного состава биоты этих скоплений, а также ее параметров, палеоэкологических включая количество видов, плотность ископаемых, индексы разнообразия и равномерности распределения Шеннона, и доминирования при помощи программы PAST. На основании индексы использования статистического метода вероятностного отбора моделей информационного критерия Байеса (BIC), в программе R впервые при изучении материала из Юго-Восточного Беломорья проведен анализ палеоэкологической структуры сообществ вендских макроорганизмов. Всестороннее изучение фоссиленосных поверхностей скоплений как макроскопически, так и под сканирующим электронным микроскопом, позволило создать классификацию микробных поверхностей И обнаружить фоссилизированные остатки микроорганизмов, входивших в состав микробного мата. С помощью методики

8

сравнительного анализа комплексов вендских макроорганизмов по регионам наиболее вероятные палеогеографические мира выявлены И палеоклиматические обстановки, характерные для изученной территории. позволил Комплексный полученных результатов анализ впервые для местонахождений ИЗ Юго-Восточного Беломорья определить процесс формирования вендских сообществ, а также выявить аспекты размножения и оседания вендских макроорганизмов на данной территории.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты работы имеют существенное значение для понимания процесса формирования сообществ вендских макроорганизмов и их палеоэкологической структуры. Полученные данные о способах размножения и оседания вендских макроорганизмов важны для понимания образа жизни, биотических взаимодействий и самой природы этих загадочных существ. Разработанная терминология и классификация фоссиленосных поверхностей изученных скоплений может использоваться для описания вендских микробных поверхностей из других местонахождений. Полученные данные сравнительного анализа комплексов вендских макроорганизмов регионам мира быть ПО могут использованы для палеогеографических реконструкций позднего венда И составления палеогеографических карт. Кроме того, результаты проведенного исследования могут быть использованы в курсе «Палеонтология докембрия» кафедры палеонтологии геологического факультета МГУ.

Защищаемые положения

1. Совокупности отпечатков в изученных скоплениях подразделяются на статистически распознаваемые размерные классы, которые представляют собой отдельные возрастные группы в популяциях.

2. Текстуры поверхностей микробных матов в изученных скоплениях различаются по своим характеристикам. Совокупность текстур изученных поверхностей можно выстроить в последовательность, которая интерпретируется как последовательность изменения микробных матов от более

9

молодых к более зрелым.

3. Комплекс ископаемых Юго-Восточного Беломорья имеет наибольшие показатели сходства с комплексами Южной Австралии и Подолии. Результаты сравнительного анализа указывают на расположение территории Юго-Восточного Беломорья (Балтика) в вендское время в высоких широтах, что подтверждает некоторые палеогеографические реконструкции, основанные на палеомагнитных данных.

4. Сообщества изученных скоплений можно разделить на три группы (А, Б и В), различающиеся по видовому разнообразию и другим палеоэкологическим параметрам, а также характеристикам микробного мата. Группа А представляет собой начальную, группа Б – среднюю, а группа В - позднюю стадию развития сообществ вендских макроорганизмов на данной территории.

5. Формирование сообществ бентосных макроорганизмов на территории Юго-Восточного Беломорья является результатом взаимодействия трех процессов:

- а) эпизодического осадконакопления;
- б) развития субстрата обитания организмов микробного мата;
- в) сезонности размножения зообентоса.

Изученные сообщества представляют собой различные стадии развития схожих по своей палеоэкологической структуре биоценозов морских бентосных организмов сублиторали.

Апробация работы. По теме диссертации опубликовано 3 статьи (1 из них в соавторстве), 9 тезисов докладов и материалов конференций. Результаты доложены на VI, X и XII научных школах молодых ученых-палеонтологов (г. Москва, ПИН РАН, 2009, 2013, 2015 гг.), на LIX, LX и LXI сессиях Палеонтологического общества (г. Санкт-Петербург, ВСЕГЕИ, 2013 – 2015 гг.), на конференции "Neoproterozoic Sedimentary Basins. Stratigraphy, Geodynamics and Petroleum Potential" (г. Новосибирск, 2011 г.), на 34 Международном

геологическом конгрессе (г. Брисбен, Австралия, 2012 г.), на отчетной конференции по проекту «Палеонтологическая основа реконструкций палеогеографии раннего палеозоя Сибирской платформы» (г. Москва, ПИН РАН, 2014 г.) и на конференции, посвященной 100-летию со дня рождения академика Б.С. Соколова (г. Москва, ПИН РАН, 2014 г.).

Структура и объем работы. Работа состоит из введения, 8 глав, заключения, приложения (фототаблицы с объяснениями, таблицы измерений страницах, ископаемых), списка литературы. Она изложена на 193 55 рисунками, проиллюстрирована содержит 10 текстовых таблиц. 3 фототаблицы. Список литературы включает 199 источников, в том числе на иностранных языках – 134.

Представленная работа выполнена в Лаборатории докембрийских организмов Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН под руководством академика М.А. Федонкина.

Благодарности. Автор особую благодарность научному выражает руководителю академику Михаилу Александровичу Федонкину за помощь на всех этапах выполнения диссертационной работы, важные замечания и неоценимую поддержку. Автор искренне признателен всем сотрудникам лаборатории за доброе отношение, помощь и ценные советы в научной работе. Особое значение для автора имели консультации А.Ю. Иванцова, Е.А. Сережниковой, А.Л. Рагозиной и Н.В. Бочкаревой. Большая помощь на ранних этапах проведения данных исследований была оказана преподавателями Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова А.С. Алексеевым и О.Б. Бондаренко. Автор благодарен группе сотрудников полевого отряда Лаборатории докембрийских организмов ПИН РАН во главе с А.Ю. Иванцовым за предоставленный для исследований материал. В течение многих лет они проводили планомерные раскопки захоронений вендских макроорганизмов на территории Архангельской области.

Автор выражает благодарность С.А.Ф. Дэрроу (Отдел геологии и

11

геофизики Йельского университета) за ценные консультации по вопросам использования статистического программного обеспечения (язык программирования R, программный пакет MCLUST), результаты работы с которым заложили основы палеосинэкологических исследований в настоящей работе. Автор признателен Е.А. Жегалло и Л.Т. Протасевичу за содействие при работе на сканирующем микроскопе. Фотографии макрофауны были выполнены в ПИН РАН А.В. Мазиным и С.В. Багировым.

Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 12-05-09296-моб_з, 14-05-00870), НШ 5512.2014.5 и Программы №28 фундаментальных исследований Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

Глава 1. История палеоэкологических исследований вендской биоты

Первая находка вендского ископаемого — Aspidella terranovica — была сделана в 1872 году на о. Ньюфаундленд в Северной Америке Э. Биллингсом. Этот же исследователь предположил докембрийский возраст аспиделлы на основании нахождения ее ниже кембрийских слоев с трилобитами (Billings, 1872). Но в то время ученые еще не обладали опытом исследования позднедокембрийских фаун, большинстве И своем посчитали В ЭТИ макроскопические дискоидальные отпечатки за псевдофоссилии неорганического происхождения. В 1946 г. Р. Спригг открыл первые ископаемые в хребтах Флиндерс в Австралии, но отнес их по возрасту к кембрию (Sprigg, 1947; Sprigg, 1949). То, что это докембрий, стало понятно только в 1958 г., когда Трэвор Форд опубликовал статью о мягкотелых дисковидных отпечатках из протерозоя центральной Англии. Это позволило австралийскому ученому Мартину Глэсснеру предположить, что в конце протерозоя существовала особая фауна, имевшая глобальное распространение. В своей статье 1959 года Глесснер доказал, что эти остатки относятся к докембрию и дал этому необычному комплексу ископаемых название "эдиакарская фауна" по наименованию места, где были сделаны находки (Glaessner, 1959). В русских работах чаще используется термин "вендская" фауна, производный от вендского периода, выделенного Б. С. Соколовым в 1952 году. Уникальные местонахождениях вендской фауны были открыты и в других странах, наиболее богатыми из них являются: Юго-Восточное Беломорье в России, Хребты Флиндерс в Австралии, п-ов Авалон на о. Ньюфаундленд, Намибия в юго-восточной Африке и Подолия на Украине. Менее богатые комплексы известны из северо-запада Канады, югозападной части Северной Америки, Северной Каролины, Англии и Шотландии, Ирана, севера Сибири и Уральских гор, Индии, Китая, Аргентины и Бразилии (Fedonkin et al., 2007а). Попытки проведения палеоэкологического анализа вендской фауны начались одновременно с появлением первых находок. Вначале это были только палеоаутэкологические исследования, но с накоплением большого материала стало возможно проводить палеоэкологические исследования и вендских сообществ.

1.1. Палеоаутэкологические исследования. Эволюция подходов

вендской фауны Палеоэкологическое изучение началось С палеоаутэкологических исследований отдельных видов ископаемых. Уже первые находки в Южной Австралии, сделанные Р. Сприггом, были уникальными и нуждались в осмыслении. Форма сохранности в виде мягкотелых отпечатков на породе резко отличалась от распространенной в фанерозое сохранности окаменелостей в виде скелетных остатков. Для интерпретации новых находок первым был применен актуалистический метод традиционной сравнительной морфологии. Единственными известными к тому времени находками остатков мягкотелых организмов раннего палеозоя являлись ископаемые, сохранившиеся в кембрийском лагерштетте Сланцы Берджесс. Найденные в эдиакарских отложениях дисковидные отпечатки (Cyclomedusa, Medusinites, Ediacaria, Mawsonites) напоминали отпечатки мягкотелых медуз из таких лагерштеттов, как Сланцы Берджесс, Зольнхофен и другие, поэтому эти остатки описывались австралийскими учеными как отпечатки гидроидных и сцифоидных медуз (Sprigg, 1947; Glaessner, Daily, 1959; Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1969; Wade, 1972). Вытянутые сегментированные отпечатки (Dickinsonia, Spriggina) с применением того же метода описывались сначала как кишечнополостные неясной принадлежности (Sprigg, 1947), затем как морские черви типа Annelida (Sprigg, 1949; Glaessner, Wade, 1966). Harrington и Moore установили для рода Dickinsonia специальный класс кишечнополостных Dipleurozoa (Harrington, Moore, 1955). Перовидные отпечатки, имевшие стебель и прикрепительное образование (Rangea) описывались как мягкие кораллы отряда Pennatulacea (Anthozoa) (Glaessner, Daily, 1959). Однако не все исследователи принимали

такую интерпретацию. Rangea также относили к Gorgonaria – другому отряду восьмилучевых кораллов (Richter, 1955), современным водорослям (Sprigg, 1949) и гребневикам (Gürich, 1930; 1933). Другие загадочные вендские ископаемые также интерпретировались как предки современных организмов, например Parvancorina была отнесена к членистоногим (Glaessner, 1980), а Tribrachidium (Табл. III, фиг. 7) — к иглокожим (Glaessner, Wade, 1966). В этот первый период изучения были опубликованы очень важные работы по систематике вендских таксонов, стратиграфии местонахождений, в них были сделаны первые интерпретации этих ископаемых как многоклеточных животных (Metazoa).

На втором этапе изучения стало ясно, что использование только актуалистического метода недостаточно для понимания вендских организмов, слишком резкие отличия обнаруживаются между ними и фанерозойскими животными. Необходимо было понять природу наблюдаемых у ископаемых структур, для чего требовалось применение морфофункционального и других методов палеоэкологического изучения. На этом долгом этапе изучения загадочных вендских организмов выдвигались совершенно различные гипотезы об их природе. Специфичные черты, присущие вендской фауне и ставившие в тупик ученых, такие как гигантизм, симметрия зеркального отражения и трехрадиальная симметрия, не встречающиеся у современных животных, но характерные для растений, отсутствие на отпечатках ротового отверстия и других важнейших структур, позволили Адольфу Зейлахеру установить особое вымершее царство Vendobionta (Seilacher, 1989, 1992). Но, несмотря на это, ученые понимали, что сравнение с современными организмами может внести большой вклад в понимание биологии этих организмов, поэтому такие попытки продолжались. М. А. Федонкин выделил все сегментированные формы, характеризующиеся наличием зоны роста сегментов в задней части и симметрией скользящего отражения, в особый вымерший тип метазой Proarticulata (Федонкин, 1985). Грегори Реталляк на основании листовидной

15

морфологии, очень крупного размера некоторых вендских организмов, а также данных сравнительной тафономии, предположил, что вендские ископаемые представляют собой остатки водорослей, грибов и лишайников (Retallack, 1994). Некоторые ученые также поддерживают возможное биологическое сходство некоторых вендских таксонов (Aspidella, Charnia, Charniodiscus) с царством грибов (Peterson et al., 2003). Вендские организмы интерпретировались как гигантские протисты (Zhuravlev, 1993), колониальные бактерии или Protozoa (Grazhdankin, Gerdes, 2007) и даже хордовые (Dzik, 2003).

Природа вендских организмов до сих пор вызывает много споров, хотя новые находки помогают лучше аргументировать различные точки зрения. Например, находки дисковидных отпечатков с прикрепленной к ним перовидной стебле переинтерпретировать структурой на позволили большинство дисковидных ископаемых (таких как Aspidella, Hiemalora, Protodipleurosoma) как прикрепительные образования перовидных организмов (Jenkins, Gehling, 1978; Hofmann et al., 2008). Эти организмы, вероятнее всего, могли расселяться на обширные территории c помощью планктонной личинки, 0 чем свидетельствуют огромные площади равномерно рассеянных прикрепительных дисков одного размера (Закревская, 2011; Zakrevskaya, 2014). Hiemalora, интерпретировавшаяся ранее как медузоподобный организм с краевыми щупальцами (Федонкин, 1980, 1985), представляет собой прикрепительное образование неизвестного стебельчатого организма, несущее корневые выросты (Сережникова, 2005б, Hofmann et al., 2008). Другое дисковидное ископаемое Cyclomedusa sp., ранее считавшееся медузоидом (Glaessner, Wade, 1966), также прикрепительное образование неизвестного интерпретируется как часто организма (Иванцов, Леонов, 2009). Но, по мнению Д. В. Гражданкина, Cyclomedusa могла представлять собой микробную колонию (Grazhdankin, Gerdes, 2007). Отпечатки Palaeophragmodictya spinosa, представляющие собой прикрепительные образования неизвестного сидячего организма, часто сохраняются с фрагментами стебля (Иванцов, Леонов, 2009). По мнению Е.А.

Сережниковой нельзя интерпретировать массивные и сложно устроенные диски Palaeophragmodictya приспособление только как ДЛЯ механического прикрепления к субстрату. Они могли служить также для извлечения из грунта веществ (Сережникова, 2007). Прикрепительные структуры питательных Aspidella (Табл. III, фиг. 12, 13) (и схожих ископаемых) по наиболее вероятной гипотезе имели перовидные образования типа Charniodiscus (Tarhan et al., 2015). Многие исследователи предполагают, что этим перовидным организмам был присущ осмотрофный тип питания (табл. 1), путем впитывания пищевых частиц из толщи воды поверхностными клетками тела (Laflamme et al., 2004, 2009; Laflamme, Narbonne, 2008; Seilacher, 1999).

Переломным моментом в изучении вендской фауны с помощью морфофункционального подхода стало нахождение в Архангельской области следов Yorgia waggoneri (Табл. III, фиг. 11) – представителя типа Proarticulata – в организма-следообразователя ассоциации с отпечатками тел (Иванцов, Малаховская 2002). Позднее подобные ассоциации Dickinsonia costata были найдены в Австралии (Gehling, 2005; Evans et al., 2015). Это позволило доказать животную природу этих традиционных представителей вендских сообществ, их подвижность, а также установить их способ питания, указывающий на то, что эти животные питались, выедая своей брюшной стороной верхние слои микробного мата (Иванцов, Малаховская 2002; Gehling, 2005; Иванцов, 2008, 2011a, 2013). Сперлинг и Винтер (Sperling, Vinther, 2010) предположили, что для Dickinsonia был характерен способ питания путем внешнего пищеварения (табл. 1) через вентральную поверхность, что позволило им высказать гипотезу о плакозойном (Placozoa) уровне организации Dickinsoniomorpha. Для некоторых проартикулят были обнаружены специфические представителей также внутренние интерпретированные как пищеварительноструктуры, распределительные системы (Иванцов, 2004; Иванцов, Закревская, 2014), что делает спорными предположение (Seilacher, 1999) об их питании путем впитывания растворенной органики всей поверхностью тела, с помощью

17

	Образ жизни	Подвижность	Питание		
Виды				Наличие	
			Способ питания	следов питания	
Albumares brunsae	бентосный	сидячий	неизвестно	-	
Andi va i vantsovi	бентосный	подвижный	неизвестно	-	
Archaeaspinus fedonkini	бентосный	подвижный	неизвестно	-	
Armilifera parva	бентосный	подвижный	неизвестно	-	
Aspidella sp.	бентосный	сидячий	осмотрофный	-	
Cyanorus singularis	бентосный	подвижный	неизвестно	-	
Dickinsonia sp.	бентосный	подвижный	голозойный	+	
Dickinsonia costata	бентосный	подвижный	голозойный	+	
Dickinsonia lissa	бентосный	подвижный	голозойный	-	
Dickinsonia menneri	бентосный	подвижный	голозойный	-	
Fedomia mikhaili	бентосный	сидячий	голозойный	-	
Hiemalora sp.	бентосный	сидячий	осмотрофный	-	
Inaria sp.	бентосный	сидячий	осмотрофный	-	
Ivovicia rugulosa	бентосный	подвижный	неизвестно	-	
Karakhtia nessovi	бентосный	подвижный ?	неизвестно	-	
Kimberella quadrata	бентосный	подвижный	голозойный	+	
Lossinia lissetskii	бентосный	подвижный ?	неизвестно	-	
Onega stepanovi	бентосный	подвижный	неизвестно	-	
Palaeophragmodictya spinosa	бентосный	сидячий	осмотрофный	-	
Paravendia janae	бентосный	подвижный	неизвестно	-	
Parvancorina minchami	бентосный	подвижный	неизвестно	-	
Parvancorina sagitta	бентосный	подвижный	неизвестно	-	
Solza margarita	бентосный	подвижный	неизвестно	-	
Tamga hamulifera	бентосный	подвижный	неизвестно	-	
Temnoxa molliuscula	бентосный	подвижный	неизвестно	-	
Tribrachidium heraldicum	бентосный	сидячий	неизвестно	-	
Vaveliksia vana	бентосный	сидячий	голозойный	-	
Vendia rachiata	бентосный	подвижный	неизвестно	-	
Yorgia waggoneri	бентосный	подвижный	голозойный	+	

фотосимбиоза или хемосимбиоза.

Табл. 1. Предполагаемый образ жизни, подвижность и способы питания изученных видов, согласно последним публикациям.

К проартикулятам относятся и некоторые другие виды вендских организмов (Armillifera parva (Табл. II, фиг. 2), Cyanorus singularis (Табл. II, фиг. 1), Onega stepanovi (Табл. II, фиг. 3), Paravendia janae (Табл. II, фиг. 7), Tamga hamulifera (Табл. III, фиг. 2), Vendia rachiata (Табл. II, фиг. 8)), на основании такого же как у Dickinsonia и Yorgia билатерального строения тела с переднезадней дифференциацией. Они также считаются бентосными подвижными животными, однако более детальные исследования затруднены ограниченным количеством материала.

Другой традиционный представитель вендской фауны – Kimberella quadrata (Табл. III, фиг. 5) – интерпретировался изначально как кубомедуза (Glaessner, Wade, 1966). Ситуация изменилась с появлением множества находок кимбереллы в Архангельской области в ассоциации со следами питания (Fedonkin, 2003; Иванцов, 2009, 2013), получившими название Kimberichnus teruzzii Ivantsov, 2013. Похожие следы, но изолированные от остатков тел, ранее встречались на территории Южной Австралии (пачка Эдиакара, кварциты Ронсли) (Gehling, 1991; Seilacher, 1999; Gehling et al., 2014), где они интерпретировались как следы членистоногих (Jenkins et al., 1983; Gehling, 1991; Jenkins, 1992). Новые находки позволили интерпретировать ископаемое как подвижное донное животное. Согласно недавним реконструкциям (Fedonkin, Waggoner, 1997; Fedonkin et al., 2007б) кимберелла имела спинную покровную (мантию), упрочненную известковыми пластину спикулами, брюшное уплощенное двигательное образование («ногу»), твердые зубы в ротовом Этих элементов достаточно отнесения кимбереллы аппарате. для К примитивным раковинным моллюскам, вроде моноплакофор или хитонов (Fedonkin et al., 2007б). По новой интерпретации (Иванцов, 2009, 2013; Ivantsov, 2012; Ivantsov, Zakrevskaya, 2012) способность значительно вытягивать тело сближает кимбереллу с гастроподами и другими высшими моллюсками, а наличие мощной спинной мускулатуры и известковых спикул в покровах – с соленогастрами. О том, что кимберелла передвигалась, свидетельствуют вереницы вееров питания и длинные ленты, исходно, вероятно, слизистые. Передвижение, как на поверхности осадка, так и в его толще могло осуществляться посредством перистальтических волн ноги. Кимберелла питалась, вытягивая передний конец тела, на котором располагалась структура, содержащая зубы, и, царапая ими микробный мат (табл. 1), иногда на всю его глубину или даже вырывая целые куски (Иванцов, 2013; Gehling et al., 2014). Судя по следам, кимберелла передвигалась аборальным концом вперед. При засыпании осадком животное выделяло слизь и предпринимало попытки

выбраться на поверхность, что часто удавалось (Fedonkin et al., 20076; Иванцов, 2009). Иногда обсуждается интерпретация следов кимбереллы в качестве следов Radulichnus, однако направление скребущих движений у нее обратное, а было Выше присутствие радулы так И не доказано. перечисленные представителя свидетельства позволяют рассматривать кимбереллу, как примитивных Trochozoa (Иванцов, 2013) или стволовой группы моллюсков (Laflamme et al., 2013; Gehling et al., 2014).

Отпечатки Parvancorina minchami (Табл. II, фиг. 10) и Parvancorina sagitta (Табл. II, фиг. 11) представляют собой слепки верхней стороны панциря донного подвижного животного (табл. 1), возможно, одного из первых представителей типа членистоногих (Glaessner, 1980; Наймарк, Иванцов, 2009). Tribrachidium heraldicum (Табл. III, фиг. 7), Albumares brunsae (Табл. III, фиг. 6) и Anfesta stankovskii, Trilobozoa (возможно, относящиеся К группе классу кишечнополостных животных (Федонкин, 1985)), вели донный прикрепленный образ жизни (Glaessner, Daily, 1959; Glaessner, Wade, 1966; Иванцов, Леонов, 2009). Губкоподобные ископаемые Vaveliksia vana (Табл. III, фиг. 10) и Fedomia mikhaili (Табл. III, фиг. 8) имели мешковидное тело и вели сидячий образ жизни. У Vaveliksia vana наблюдается специальное образование для прикрепления к поверхности дна (Ivantsov et al., 2004). Fedomia mikhaili имела внутренний звездчатый скелет (Serezhnikova, Ivantsov, 2007).

А. Зейлахер рассматривал вендскую биоту в связи с субстратом ее обитания. По его мнению, морское дно в вендское время было покрыто прочными, устойчивыми к эрозии биоматами. На основании взаимоотношений с субстратом этим исследователем были выделены экологические группировки вендских организмов: прикрепляющиеся к биомату (mat encrusters), скребущие биомат (mat scratchers), воткнутые в биомат (mat stickers) и зарывающиеся под биомат (undermat miners) организмы, чье существование было определено на основании находок горизонтальных нор (Seilacher, 1999). Прикрепляющиеся организмы (например, Trilobozoa, перовидные и губкоподобные формы)

существовали благодаря фотосимбиозу или фильтрации. Скребущие биомат организмы, такие как Kimberella, питались верхней поверхностью мата, не разрушая его полностью. Группа вендских организмов, существовавших на морском дне в воткнутом в него состоянии (например, Cloudina), вероятнее всего питались взвесью из толщи воды, и использовали свою коническую форму для поддержания вертикального положения в биомате. Группа зарывающихся под биомат организмов вероятнее всего питалась нижней разлагающейся частью биомата (Seilacher, 1999).

В докембрии, вероятно, отсутствовали активные хищники, так как не известно ни одного остатка животного имеющего повреждения, оставленные хищниками, и не найдено также организмов, питавшихся крупными пищевыми частицами (в том числе трупоедов).

Таким образом, ископаемые сообщества вендских организмов, повидимому, включают группы индивидов самого широкого спектра уровней организации, от бактериального до метазойного различной степени сложности (Laflamme et al., 2013).

1.2. Палеосинэкологические исследования

Палеосинэкологические исследования позднего венда начали проводиться позже палеоаутоэкологических, но на данный момент они интенсивно ведутся для всех крупных местонахождений вендских организмов, таких как о. Ньюфаундленд, Канада (Clapham et al., 2003; Laflamme, Narbonne, 2008), Хребты Флиндерс, Южная Австралия (Droser et al., 2006; Bottjer, Clapham, 2006), Юго-Восточного Беломорье, Россия (Grazhdankin, 2003, 2004; Grazhdankin, Ivantsov, 1996; Закревская, 2009, 2011; Zakrevskaya, 2011, 2012, 2014) и Южная Намибия (Grazhdankin, Seilacher. 2002; Bottjer, Clapham, 2006). В процессе палеосинэкологических исследований позднедокембрийской биоты многими учеными предпринимались попытки объединения ископаемых комплексов отдельных местонахождений в рамках более крупных подразделений. При этом

использовалась различная терминология, В зависимости принципа OT объединения категорий. Джеймс Гелинг в 2001 году первым выделили три глобальных комплекса: Авалонский (объединяющий местонахождения 0. Англии), Беломорский (объединяющий Ньюфаундленд центральной И Беломорское и Южноавстралийское местонахождения) и Намский (Южная Намибия), на основании эволюционных изменений данных биот (Gehling, 2001). Впоследствии другие исследователи использовали иные принципы выделения: биогеографический (Авалонский, Беломорский и Намский биогеографические комплексы) (Waggoner, 2003), экологический (Авалонская, Эдиакарская и Намская биофации) (Grazhdankin, 2004) и тафономический (типы сохранности Флиндерс, Нама, Консепшн и Фермез) (Narbonne, 2005) (табл. 2). Споры о том, какой из принципов выделения является решающим для разделения типов биот, продолжаются. Так как Авалонский, Беломорский и Намский комплексы одновременно отличаются таксономическим составом. возрастными характеристиками, тафономией образования захоронений и обстановками осадконакопления, на данном этапе исследований невозможно определить главный фактор, обуславливающий эти различия. Наиболее удачным вариантом на данный момент является использование комплексного подхода для выделения данных комплексов. Такой подход был, например, применен Д.В. Гражданкиным (2011) в его диссертационной работе (табл. 2).

Далее приводится описание результатов палеосинэкологических исследований основных комплексов местонахождений венд-эдиакарских ископаемых, собранных по литературным данным. С применением используемых в современной экологии, таких количественных методов, исследований становится все больше. Рассматриваются только те ископаемые комплексы, количество и сохранность ископаемых которых позволяет проводить такие исследования. Беломорский и Эдиакарский комплексы, схожие по таксономическому составу, возрастным датировкам, типу сохранности ископаемых и обстановкам осадконакопления, которые в большинстве случаев объединяются в один комплекс, в данной главе будут рассмотрены отдельно. Это изучения сообществ обоих местонахождений идет связано с тем, что независимо, к настоящему моменту существует очень мало И палеоэкологических работ, демонстрирующих их сравнительный анализ. Поэтому в настоящей работе комплексы рассматриваются как группы объединенных ископаемых, не по эволюционному, экологическому, тафономическому или другому подобному принципу, а на основании близости их географического расположения.

Табл. 2. Терминологическая таблица основных подразделений, в которые объединяются комплексы ископаемых вендского периода, на основании данных по публикациям различных исследователей.

-						ļ			
Nº	Термин	 перевод термина на русский язык 	Значение	принцип выделения		Подразделения	Автор		
1	Association		Группа ископаемых, найденных вместе в одном слое или ряде слоев	эволюционный	Авалонский (Avalon)	Древнейшие дисковидные, перовидные и фрактально-организованные огранизмы, обитавшие в глубоководно-морских обстановках	Gehling et al., 2001		
		Ассоциация			Беломорский (White Sea)	Ископаемые из северо-западной части России и Южной Австралии, представленные архетипическими эдиакарскими таксонами, сохранившимися в мелководно-морских терригенных отложениях			
					Намский (Nama)	Самые молодые эдиакарские ископаемые, известные из Намибии, сохраняющиеся в мелководных, смешанных, терригенно-карбонатных отложениях			
2	Biofacies	Биофация	Автохтонно сохранившееся палеосообщество донных эдиакарских организмов, находящихся в ассоциации с определенными условиями окружающей среды	экологический	Авалонская	Палеосообщество донных организмов, приуроченных к глубоководно морским склоновым обстановкам	Grazhdankin, 2004		
					Эдиакарская	Палеосообщество донных организмов, обитавших в мелководно морских продельтовых обстановках			
					Намская	Палеосообщество донных организмов, обитавших в распределительных каналах устьевых баров отмелей			
3	Biogeographic assemblage	: Биогеографический комплекс	Комплекс организмов, приуроченный к определенной биогеографической провинции, выявленный с помощью методов фенетической	биогеографический	Авалонский (Avalon)	Объединяет биоты п-ова Ньюфаундленд и центральной Англии. Соответствует Авалонскому комплексу по Gehling, 2001. Располагается в умеренных широтах, представлен географически близко расположенными комплексами	Waggoner, 2003		
					Беломорский (White Sea)	Включает биоты из Австралии и восточной Европы, а также из отдельных местонахождений Сибири и северо-запада Канады. Соответствует Беломорскому комплексу по Gehling, 2001. Приурочен к умеренным широтам обоих полушарий. Является наиболее широко распространенным комплексом среди мировых местонахождений			
			минимизирующего эндемизма		Намский (Nama)	Объединяет биоты из Южной Намибии, юго-запада США и Южного Китая. Соответствует Намскому комплексу по Gehling, 2001. Приурочен к акратлональным шиоттам			
4	4 Preservational style Тип сохранности			Флиндерс (Flinders-style)	отеа соумальным широтам Позитивные и негативные отпечатки на подошвах слоев; развивался в мелководных, богатых солнцем обстановках между уровнями волнового воздействия обычных и штормовых волн; заключался в событийном отложении штормовых слоев на морском дне с хорошо развитым микробном матом; литификация вышележащего слоя происходила быстро, после разложения организмов нелитифицированная глина из нижележащего слоя перемещалась вверх и заполняла отпечатки организмов; лучшим образом представлен в пачке Эдиакара на хребтах Флиндерс Австралии и в Беломоских местонахождениях России				
		^{tional} Тип сохранности	Вариант сохранности ископаемых, коренным образом влияющий на то, какие именно организмы сохранятся, и какие из их черт будут представлены у ископаемого		Нама (Nama- style)	организмы сохранялись в виде трехмерных слепков внутри слоев штормовых или турбидитных песчаников, а не на их подошве; часто представлен богатыми моновидовыми комплексами ископаемых, которые захоранивались под влиянием течений иногда в сочитании с волновой деятельностью; нет свидетельств образования слепков в результате микробной деятельности, что привело к частичному разложению внешних покровов организмов, выявившему устойчивые внутренние органические структуры, не наблюдающиеся при других типах сохранности; представлен лучшим образом в надсериях Кьюбис и Шварцранд Намибии, также встречен на изолированных уровнях в местонахождениях Австралии, США,			
				то, какие именно организмы сохранятся, и какие из их черт будут представлены у ископаемого	тафономический	ню нятся, екрт ены у о	Консепшн (Conception- style)	России и Ньюфаундленда Организмы сохранялись под слоем вулканического пепла, который внезално покрывал целые сообщества организмов и образовывал слепки с их верхних поверхностей; сохранность верхних частей перовидных организмов со стеблями, а не только их прикрепительных образований подразумевает более быструю литификацию вулканического пепла, чем в песчаниках с типом сохранности Флиндерс, предположительно благодаря раннему диагенезису нестабильных минералов в пеплах; доминирует в ости Какиелии и пострати и пострати и пострати с пострати.	Narbonne, 2005
					Фермез (Fermeuse- style)	серии консепши нъюдаундленда и местонахождении чарявуд Англии Обычно сохраняются только ископаемые следы или прикрепительные образования; характерен для условий внешнего шельфа или для склоновых комплексов; характеризуется меньшим развитием микробного мата или особым его составом (гетеротрофные или сульфат окисляющие бактерии), которые не производили быстрой минерализации, способной литифицировать подошву вышележащего слоя и сохранить эпифаунные организмы в ископаемом состоянии; однако, прикрепительные образования и следы хорошо сохранились, благодаря тому, что были частично погружены в субстрат, и для их сохранности не требовалось микробного покрытия; представлен в свите Фермез Ньюфаундленда, надсерии Уиндермир сверо-запада Канады и пачке Иннерелв Финмарка на севере Норветии			
5	Taphonomic window	Тафономическое окно	Временной интервал, характеризующийся уникальными условиями сохранности ископаемых	тафономический		На настоящий момент в литературе упоминаются только тафономические окна типа Хатыспыт и Миаохе (Khatyspyt-type; Miaohe-type (Grazhdankin et al., 2008)), комплексы других местонахождений рассматривались в этой терминологии, но конкретных типов не выделялось (Xiao et al., 2005; Zhu et al., 2008)	Jensen et al., 1998		
6	Ископаемая биотическая ассоциация	_	Комплекс организмов, приуроченый к определенным обстановкам осадконакопления и в течение длительного времени существовший	комплексный	Авалонская	Ископаемая биота, отличающаяся от других более древним возрастом, специфическим таксономическим составом и приуроченностью к определенным обстановкам обитания, представляющим собой низкоэнергетические зоны шельфа			
					Эдиакарская	Ископаемая биота, являющаяся средней по возрасту и имеющая характерный таксономический состав. Приурочена к определенным обстановкам обитания, представляющим собой зоны слабого волнения и течений продельты	Гражданкин, 2011		
				одновременно с представителям других биотическ ассоциаций, но разных с ними биотопах		одновременно с представителями других биотический ассоциаций, но в разных с ними биотопах	одновременно с представителями других биотический ассоциаций, но в разных с ними биотопах		Намская

Авалонский комплекс (575 – 560 млн. лет)

Этот комплекс представлен в различных захоронениях п-ова Авалон, на о. Канаде. Ньюфаундленд, В Это единственный известный богатый И разнообразный комплекс, происходящий из отложений глубоководного склона, располагавшихся гораздо ниже фотической зоны (Bottjer, Clapham, 2006). О глубоководности отложений свидетельствует присутствие слоев ПОТОКОВ обломочного материала, оползневых блоков, а также слабое расхождение направлений турбидных палеопотоков и отсутствие элементов волновой деятельности (Wood et al., 2003).

По результатам статистических анализов было выявлено, что в авалонском комплексе почти полностью преобладают сидячие формы (более 90%; Clapham et al., 2003). Это загадочные фрактально-организованные существа, такие как Charnia, Bradgatia, которые объединяются в группу «Rangeomorpha» (Narbonne et al., 2009). Представители этого комплекса также отличаются от остальных формой сохранности – отпечатки присутствуют не на подошве слоев, а на их кровле, покрытой слоем пепла, благодаря которому сохранились отпечатки (тип сохранности Консепшн или Conception-style, Narbonne, 2005). Благодаря этому здесь часто встречаются остатки целых организмов, состоящих из пера, стебля и прикрепительного диска. Отсюда известно около 30 форм, но из-за плохой сохранности многим из них даны неформальные имена ("веретено", "куст", "гребень"). Недавние находки удлиненных макроскопических следов свидетельствуют о присутствие в данном комплексе каких-то крупных подвижных организмов (Liu et al., 2010). Однако отпечатки тел и следы билатерий не известны в этом комплексе, возможно потому, что такие организмы к этому времени еще не появились, или могли обитать только в мелководных и тиховодных условиях (Bottjer, Clapham, 2006).

Лю с соавторами (Liu et al. 2011, 2012) предположили, что некоторые эдиакарские ископаемые Авалонского комплекса представляют собой тафоморфы, чья морфология была сильно изменена вследствие посмертного

разложения, произошедшего еще до момента их захоронения. Первоначальную видовую принадлежность таких ископаемых очень трудно определить, поэтому они были объединены в специальную группу Ivesheadiomorpha (Liu et al., 2011). При исследовании палеоэкологической структуры на материале с п-ова Ньюфаундленд авторы исключили представителей Ivesheadiomorpha из анализа, чтобы избежать потенциальных ошибок (Darroch et al. 2013).

Авалонский большое морфологическое комплекс демонстрирует разнообразие рангеоморф (от плоских, листовидных форм до кустистых и длинных перьевидных организмов; Narbonne, 2004), и хорошо развитую ярусную структуру (Clapham, Narbonne, 2002). Выделены три яруса: нижний средний и верхний. Также как это характерно для фанерозойских комплексов с высокой ярусностью, в авалонском комплексе более 90% представителей располагались на нижнем ярусе (0-8 см выше поверхности морского дна). В основном это веретеновидные формы и маленькие представители других видов. В среднем ярусе (8–22 см) преобладали кустистые формы, такие как Bradgatia, гребешковидные формы и перья небольших размеров. Верхний ярус (22–35 см) представлен только перьевидными формами, такими как Charnia и Charniodiscus. Морщинистые структуры, обнаруживаемые на фоссиленосных поверхностях пова Авалон, свидетельствуют о возможном развитии там микробных матов (Bottjer, Clapham, 2006).

В настоящий момент активно изучается палеоэкологическая структура Авалонского комплекса (Clapham, Narbonne, 2002; Darroch et al., 2013). При проведении количественного статистического анализа материала из местонахождения Мистейкен Пойнт, подавляющее большинство таксонов было отнесено к одним протяженным размерным кластерам, включающим как мелких, так и более крупных представителей. Это позволило предположить, что эдиакарские организмы из данного местонахождения размножались несезонно и продолжительно в течение всего года (Darroch et al., 2013). На основании новых статистических исследований отпечатков авалонского ископаемого Fractofusus

26

была выдвинута гипотеза о наличие у него стадии бесполого размножения, осуществлявшегося с помощью столонов, в сочетании с расселением за счет выпуска в воду свободноплавающих дочерних особей (Mitchell et al., 2015).

Эдиакарский комплекс Южной Австралии (560 – 550 млн. лет)

Эдиакарский комплекс, происходящий из местонахождения Хребты Флиндерс в Южной Австралии, одновозрастен беломорскому комплексу Архангельской области, а также он очень близок к нему по составу и форме сохранности ископаемых, поэтому в палеоэкологических работах эти два Clapham, комплекса обычно объединяются (Bottjer, 2006). Отложения, содержащие типичную вендскую фауну (например, Dickinsonia, Kimberella, Parvancorina), формировались в тиховодных мелководно-морских условиях шельфа, подверженного прибрежного штормовому влиянию И В низкоэнергетических донных условиях проградирующей дельты (Droser et al., 2006).

Ископаемые сохраняются в виде отпечатков на подошвах пластов кварцитов (флиндерский тип сохранности или Flinders-style; Narbonne, 2005), в результате засыпания бентосных сообществ штормовыми осадками (Droser et al., 2006). В результате ископаемые сохранились в прижизненном положении (in situ). Сообщество представлено как ископаемыми, характерными ДЛЯ авалонского комплекса (Charnia, Charniodiscus), так и другими организмами, многочисленны проартикуляты (Dickinsonia, среди которых Spriggina), возможная предковая форма моллюсков (Kimberella) и другие загадочные формы (Tribrachidium, Parvancorina). Также для этого комплекса характерны следы питания Kimberella, напоминающие царапины, и следы питания проартикулят (Dickinsonia). Для фоссиленосных поверхностей характерны типичные структуры микробного мата. Мат сохранился в виде слепка (Seilacher, 1999), его былое присутствие диагностируется по нескольким признакам: седиментационным структурам (MISS), признакам заворачивания мата в толщу

осадка (Иванцов, Малаховская, 2002), а также наличию ископаемых следов, оставленных животными после направленного воздействия на мат. Микробный мат играл важную роль в образовании отпечатков, способствуя быстрой литификации на ранней стадии диагенеза и образуя «посмертную маску», сохраняющую отпечаток (Gehling, 1999) (см. главу 6).

Количественный палеоэкологический анализ, проведенный ДЛЯ австралийских сообществ, сообществ выявил несколько типов С таксономическим составом от 2 до 11 видов (Droser et al., 2006). В некоторых скоплениях заметно преобладали дисковидные отпечатки Aspidella (до 99%), в других содержались многочисленные Dickinsonia (до 84%), Arkarua (до 76%) или Palaeophragmodictya (до 90%) (Droser et al., 2006; Bottjer, Clapham, 2006). Ярусная структура эдиакарского и беломорского комплексов была, вероятно, менее развитой, чем авалонского. Широко представлены только два яруса (Bottjer, Clapham, 2006). В первом ярусе преобладали подвижные донные животные, питавшиеся матом (например, "проедая" его как Dickinsonia, или царапая, как Kimberella) и в меньшем количестве прикрепленные формы, питавшиеся взвесью, а второй ярус занимали перьевидные формы (Charnia, Charniodiscus). Экземпляры Charniodiscus из Австралии, чьи перья достигали в длину 30 см, указывают на то, что третий ярус тоже существовал в некоторых сообществах. Закономерность, характерная для беломорских сообществ, когда в одних сообществах сильно преобладают дисковидные отпечатки, а в других наоборот сильно преобладают отпечатки проартикулят и других недисковидных животных (Grazhdankin, Ivantsov, 1996), в основном проявляется И В австралийских сообществах. Однако в Австралии встречаются и такие скопления, где и Charniodiscus (52%) и Dickinsonia (26%) представлены в значительном количестве (Droser et al., 2006; Bottjer, Clapham, 2006). В этом комплексе были сделаны уникальные находки проявления тактофобии у вендских животных, представляющие собой следы взаимного отталкивания сблизившихся особей дикинсоний (Gehling, 2005).

Намский комплекс (549 – 542 млн. лет)

Намский комплекс Южной Намибии (Южная Африка) – самый молодой комплекс вендских организмов – по возрасту весьма близок к самому началу кембрия (Bottjer, Clapham, 2006). Вендские отложения Намибии формировались в мелководных морских условиях дельт и распределительных устьевых баров (Grazhdankin, Seilacher, 2002). Форма сохранности ископаемых этого комплекса существенно отличается от остальных комплексов, они сохранились в результате захвата, переноса и переотложения тел потоками мелкообломочного осадочного материала (Иванцов, Гражданкин, 1997), в виде трехмерных слепков в толще слоев песчаника (намский тип сохранности или Nama-style; Narbonne, 2005).

Намский комплекс имеет более низкое разнообразие по сравнению с авалонским, беломорским и эдиакарским комплексами и представлен в основном четырьмя родами: Pteridinium, Rangea, Swartpuntia, Ernietta (их обычно объединяют в группу петалонамы (Petalonamae, т.е. «намибийские листья»)), а также Nemiana (Bottjer, Clapham, 2006). Для Намского комплекса характерно очень высокое доминирование отдельных таксонов в скоплениях, таких, например, как Pteridinium, или Ernietta, или Swartpuntia. Поэтому ярусная структура этих сообществ была довольно простой, двухъярусной, в основном преобладали перьевидные представители второго яруса (все петалонамы). Первый ярус насчитывал меньшее количество видов, например Nemiana (Bottjer, Clapham, 2006).

<u>Беломорский комплекс (560 – 550 млн. лет)</u>

На территории Юго-Восточного Беломорья палеосинэкологическое изучение вендских сообществ проводилось Д.В. Гражданкиным (Grazhdankin, 2003, 2004; Grazhdankin, Ivantsov, 1996). В 1996 году им совместно с А.Ю. Иванцовым было проведено изучение биотопов и тафономических условий вендских беломорских сообществ, которое является первым в мире примером использования методики обширных раскопок с подсчетом комплекса

ископаемых отдельных скоплений. Во всей последовательности вендских отложений Д.В. Гражданкиным были выделены четыре типа литофаций, каждому из которых соответствовало определенное палеосообщество: сообщество Inaria, ограниченное отложениями нижней прибрежной полосы, сообщество Charnia – в отложениях средней прибрежной полосы, сообщество Dickinsonia-Kimberella, приуроченное к переслаиванию песчаников и сланцев продельты, и сообщество Onegia-Rangea, сохранившееся в распределительных каналах устьевых баров (Grazhdankin, 2004). В этих работах внимание было в основном сфокусировано на определении типов палеосообществ отдельных захоронений.

В вендских отложениях Юго-Восточного Беломорья, северо-западной части России представлены захоронения двух типов сохранности — намского и флиндерского. Скопления намского типа (в средней части верховской и в верхней части зимнегорской, а также в ергинской свите) по составу более разнообразны, чем в Намибии, и включают такие ископаемые, как Onegia, Palaeoplatoda, Rangea и Ventogyrus (Федонкин, 1985; Grazhdankin, 2014; Иванцов, Гражданкин, 1997; Fedonkin, Ivantsov, 2007). В большинстве преобладают скопления флиндерского В местонахождений типа. них доминируют ископаемые, относящиеся к типу Proarticulata. Эти животные вели подвижный донный образ жизни, питаясь микробными пленками и детритом. В Архангельской области были найдены следы проартикуляты Yorgia waggoneri (Табл. III, фиг. 11) в ассоциации с отпечатками тел организма-следообразователя (Иванцов, Малаховская, 2002). Судя по ним, эти животные питались, выедая своей брюшной стороной верхние слои микробного мата.

Также в большинстве скоплений распространены отпечатки прикрепительных дисков. Aspidella sp. (Табл. III, фиг. 12, 13) представляет собой слепок прикрепительного образования неизвестного сидячего организма. Очень похожие прикрепительные диски имела перовидная петалонама Charniodiscus sp., полные отпечатки которой найдены в Зимнегорском местонахождении.

Перовидные организмы, могли расселяться на обширные территории с планктонной личинки. Заселения морского дна происходило помощью Для вендского бассейна было характерно наличие импульсами. резко контрастной сезонности климата, поэтому и для фауны была должна наблюдаться сезонность размножения (Zakrevskaya, 2012, 2014) (см. главу 7).

Ярусная структура беломорских сообществ была довольно простой, четко выделяются только два яруса. В первом ярусе преобладали подвижные бентосные животные, питавшиеся матом (например, проартикуляты, Kimberella) и в меньшем количестве прикрепленные формы, вероятно, питавшиеся взвесью (Tribrachidium), а также бентосные формы (Beltanelliformis), которые вероятно являлись колониями бактериальных микроорганизмов (Ivantsov et al., 2014), а второй ярус занимали перьевидные формы, имеющие прикрепительные диски рода Cyclomedusa sp. и Protodipleurosoma sp., а также губкоподобные организмы (Vaveliksia, Fedomia).

Среди беломорских ископаемых тафоморф типа Ivesheadiomorpha описано не было, поскольку отпечатки из местонахождений Юго-Восточного Беломорья имеют прекрасную сохранность, позволяющую точно определить род или вид ископаемых. Исключение составляют несколько форм неописанных остатков, которые могут представлять собой псевдофоссилии. Возможным объяснением этого может служить тот факт, что в этих скоплениях сохранились только живые организмы, способные прикрепляться к субстрату во время штормовых событий (Иванцов, 2011а). Все неприкрепленные тела, включая мертвые организмы, другие обстановки. Никакие прикрепительные выносились течением В образования не демонстрируют признаков разложения. Однако существуют различия в сохранности некоторых таксонов (например, Kimberella quadrata), но они представляют собой не тафоморфы в значении Liu et al. 2011 (организмы, разложившиеся до момента захоронения), а изменения уже захороненных тел: различную степень разложения тканей к моменту литификации отпечатка (Иванцов, 2009; Ivantsov, 2010, 2012).

Глава 2. Геология и стратиграфия верхневендских отложений Юго-Восточного Беломорья

2.1. Краткий очерк геологического строения Юго-Восточного Беломорья

Юго-Восточным Беломорьем называется район в Архангельской области, где выходят на дневную поверхность породы верхнего венда (Станковский и др., 1985). Этот район около 350 км длиной и 250 км шириной ограничен с севера и запада юго-восточным побережьем Белого моря, с юга – средним течением р. Онеги, а с востока – устьем р. Пинеги (рис. 1А). По мнению А.Ф Станковского (2007), главными критериями выделения Юго-Восточного Беломорья как особого региона являются: а) проявление платформенного магматизма и, прежде всего, распространение кимберлитов и близких к ним пород; б) развитие на общирной территории вендских отложений с уникальными местонахождениями бесскелетной фауны многоклеточных животных.

Верхнепротерозойские отложения в Архангельской области несогласно и с глубоким размывом метаморфических архейских залегают на И нижнепротерозойских образованиях фундамента и резко отличаются от них почти полным отсутствием метаморфических изменений, проявлений кислого интрузивного магматизма и, как правило, почти ненарушенным горизонтальным или субгоризонтальным залеганием. Выделяется система рифейскихранневендских грабенов северо-западного простирания (рис. 1Б). Сеть контролирующих их разломов отражена в рисунке гидросети бассейнов рек Северной Двины, Пинеги и Мезени (Милановский, 1987). Одним из основных структурных элементов в Юго-Восточном Беломорье является Онежский грабен. В верхней части грабен заполнен вулканогенно-осадочными образованиями среднего и верхнего рифея. К северо-востоку от Онежского грабена располагается крупнейшая положительная структура фундамента – Архангельский горст. К северо-востоку от Архангельского горста расположен Зимнегорский авлакоген. В пределах авлакогена выделяются Керецкий и Пачугский грабены, Золотицкий выступ (рис. 1Б, Станковский, 2007).



Рис. 1. Геологическое строение Юго-Восточного Беломорья: А – распространение вендских отложений: 1 – отложения складчатого фундамента (AR-PR1), 2 – вендские терригенные отложения (V), 3 – отложения палеозоя (PZ) (по Малаховская, Иванцов, 2003); Б – структуры фундамента (Станковский, 2007)

Базальную часть платформенного чехла в пределах района составляют отложения нижнего(?) и среднего рифея, присутствующие только в авлакогенах и представляющие собой чередование морских и континентальных терригенных отложений (1–1.5 км). На них залегают породы верхнего рифея – морские, существенно терригенные (0.5–0.8 км). В раннем венде Юго-Восточное Беломорье представляло собой область поднятия. Верхневендские отложения резко несогласно и трансгрессивно в виде обширного плащеобразного чехла залегают на погребенных выступах и массивах фундамента, разделенных рифейскими линейными отрицательными структурами. Вместо рифейских грабенов и авлакогенов стали формироваться наложенные впадины и синеклизы. Среди рифейских и вендских отложений района преобладают песчано-алевритоглинистые породы преимущественно кварцевого или аркозового состава, образовавшиеся за счет размыва обширных внутриплатформенных поднятий. На разных стратиграфических уровнях, в том числе и в верхнем венде, местами встречаются вулканические образования, представленные в основном туфовыми прослоями (Хераскова и др., 2006).

В раннем кембрии территория Юго-Восточное Беломорья была снова приподнята, об этом свидетельствуют терригенные, красноцветные отложения падунской свиты, которые затем сменились трансгрессивными толщами среднего и верхнего кембрия (Хераскова и др., 2006).

2.2. История изучения верхнего венда Юго-Восточного Беломорья

Изучение коренных отложений Беломорского побережья Архангельской области началось еще в 1840 г., когда Р.И. Мурчисон определил их возраст как девонский. Это представление сохранялось более столетия (Зеккель, 1939). В 1930—1940-х гг. эти отложения изучала Э.А. Кальберг, которая обнаружила в них остатки организмов, интерпретированные как отпечатки растений и червей. В 1947-49 гг. Северным геологическим управлением были пробурены скважины у пос. Ненокса, в Архангельске и Усть-Пинеге, впервые в этом регионе вскрывшие весь разрез осадочного чехла вплоть до кристаллического фундамента. В 1950 г. Э.А. Кальберг, используя материалы по скважинам и свои полевые наблюдения, составила первую детальную стратиграфическую схему отложений Юго-Восточного Беломорья, считавшихся В то время верхнедевонскими. Расчленив все отложения по преобладающей окраске и петрографическому составу, она выделила 5 свит: лямицкую, архангельскую, верховскую, зимнегорскую и ягринскую (табл. 3) (см. Гражданкин, 2003).

В 1950-х годах, в связи с развитием глубокого бурения на территории Восточно-Европейской платформы, началось переизучение этих отложений. На

основании новых данных, взгляды на возраст древнейших образований осадочного чехла были пересмотрены. На территории Восточно-Европейской платформы Б.С. Соколовым был выделен вендский комплекс (Соколов, 1952), завершающему этапу докембрия, отвечающий И перекрывающий его балтийский, который был отнесен к нижнему кембрию. В 1950 г. в верхней части доживетских отложений Московской синеклизы, вскрытых скважиной Редкино, были обнаружены органостенные трубки, похожие на Sabellidites cambriensis Yanishevsky. Отложения без этих остатков были отнесены к протерозою, и А.И. Кривцов выделил их в усть-пинежскую свиту со стратотипом в скважине Архангельск (табл. 3) (Кривцов, 1958). А вышележащие содержащие остатки сабеллидитидоподобных трубок, отложения, были отнесены к нижнему кембрию, однако позже было доказано, что такие трубки встречаются в венде, поэтому они не могут служить критерием отнесения этих отложений к кембрию (Станковский и др., 1985; Гниловская, 1996; Алексеев и др., 2005).

В 1962 г. на Межведомственном совещании по разработке унифицированных стратиграфических схем верхнего докембрия и палеозоя Русской платформы было принято выделение вендского комплекса в составе верхнего протерозоя в качестве особого надрифейского стратиграфического подразделения с радиоизотопным возрастом 560–650 млн. лет (Соколов, 1997).

В 1959 г. Н.С. Иголкина на основании цикличного характера вендских отложений Юго-Восточного Беломорья провела сопоставление этих отложений с вендским комплексом других регионов Восточно-Европейской платформы (Аксенов, Иголкина, 1969). Л.Ф. Солонцов и Е.М. Аксенов в приосевой части Московской синеклизы в составе валдайской серии, слагающей верхнюю часть венда, предложили выделять четыре свиты: плетневскую, усть-пинежскую, любимскую и решминскую (Солонцов, Аксенов, 1970; Аксенов и др., 1978) (табл. 3). По их мнению, редкинский и котлинский горизонты, выделяемые в разрезе венда на Онежском полуострове и Зимнем берегу Белого моря, и

содержащие богатый комплекс органических остатков, соответствуют плетневской и усть-пинежской (редкинский горизонт), любимской и решминской свитам (котлинский горизонт) Московской синеклизы и их аналогам.

В 1974 г. МСК была утверждена корреляционная стратиграфическая схема, согласно которой в венде Юго-Восточного Беломорья выделялись два горизонта: редкинский и котлинский. В состав первого включались плетневская и усть-пинежская свиты, а второй подразделялся на любимскую и решминскую свиты. Однако по результатам геологической съемки, проведенной под руководством А.Ф. Станковского на территории Юго-Восточного Беломорья, малообоснованность выделения плетеневской была доказана свиты на территории Мезенской впадины и Юго-Восточного Беломорья (Станковский и др., 1981). Было выдвинуто предположение о соответствии объема редкинского Юго-Восточного Беломорья горизонта усть-пинежской свите. впервые установленной А.И. Кривцовым (1958) в скважине Усть-Пинега (табл. 3). На основании наличия в усть-пинежской свите маркирующих туфогенных прослоев она была расчленена на слои, названия которых были частично заимствованы у Э.А. Кальберг (снизу вверх): тамицкие, лямицкие, архангельские, верховские, сюзьминские, вайзицкие и зимнегорские (Станковский и др., 1981, 1985). Литологически обособляемые слои были также отмечены и в составе котлинского горизонта. Они были описаны как ергинские и мельские в составе любимской свиты, и золотицкие и товские в составе решминской свиты (Станковский и др., 1981).

На заседании бюро МСК в Сыктывкаре в 1983 г. была утверждена схема стратиграфического расчленения докембрийских отложений Юго-Восточного Беломорья, по которой вендский комплекс разделяется на три свиты: устьпинежскую, мезенскую и падунскую (Дедеев, Келлер, 1986) (табл. 3). Однако при составлении новой схемы не были использованы результаты, полученные А.Ф. Станковским, к тому же свиты были выделены не в соответствии со
Стратиграфическим кодексом, а для некоторых свит даже не был указан стратотип (Гражданкин, 2004).

Кальберг, 1950 г.	Кривцов, 1958	Соло Аксе Аксе 1978	онцов, снов, 1970; снов и др.,	Станк 1985	овский и др.,	Дедеев, Келлер, 1986	Гражданкин, 2003
		Ре	шминская свита	Падунская свита	Товские слои Золотицкие слои	Падунская свита	Кембрий
Ягринская свита	Эофитоновые	Л	юбимская свита	Мезенская свита	Мельские слои	Мезенская свита	Ергинская свита
Зимнегор- ская свита	Слои «синяя глина»		Кижмоль- ская подсвита		Ергинские слои Зимнегорские слои Вайзицкие слои		Зимнегорс- кая свита
onun obiiru	Надляминарито -вая пачка	Усть-пи		Усть-пи	Сюзьминские слои		D
Верховская	Ляминаритовая свита	нежская с	Тексинская	нежская с	Верховские слои	Усть- пинежская свита	верховская свита
свита Архангель- ская свита	Усть- пинежская	вита	подсвита	вита	Архангельские слои		Лямицкая
Лямицкая свита	свита		Лямицкая подсвита		Лямицкие слои		свита

Табл. 3. Сопоставление схем расчленения вендских отложений Юго-Восточного Беломорья (по Гражданкин, 2004)

В 2003 г. Д.В. Гражданкин опубликовал статью, в которой была предложена новая стратиграфическая схема расчленения вендских отложений Юго-Восточного Беломорья. Им предлагается вместо усть-пинежской свиты

выделять три свиты – лямицкую, верховскую и зимнегорскую, а название «мезенская свита» заменить на ергинскую (Гражданкин, 2003) (табл. 3, 4).

Первые коренные местонахождениия остатков вендских животных в Архангельской области были открыты группой сотрудников Геологического института РАН во главе с Б. М. Келлером в 1972 г. В 1974–1975 гг. начались многолетние исследования вендских бесскелетных многоклеточных в Юго-Восточном Беломорье под руководством М.А. Федонкина. За прошедшие сорок лет здесь были открыты следующие местонахождения: Лямицкое, Агминское, Сюзьминское, Карахтинское, Солзинское, Зимнегорское и Ярнемское (рис. 1А) (Станковский, Федонкин, 2000; Иванцов и др., 2005; Иванцов, 2012).

2.3. Стратиграфическое расчленение верхневендских отложений Юго-Восточного Беломорья

В составе венда по характеру строения толщ, а также присутствию органических остатков, выделяются два основных подразделения: нижний и верхний венд. А в качестве региональных подразделений венд Восточно-Европейской платформы разделен на вильчанскую, волынскую и валдайскую серии (табл. 4) и их аналоги (Аксенов, 1985). Вильчанская (лапландский ледниковый горизонт) и волынская (волынский эффузивно-пирокластический горизонт) серии и их аналоги относятся к нижнему венду. Верхний венд представлен валдайской серией и ее аналогами. Валдайская серия впервые была выделена в 1952 г. Б.С. Соколовым на северо-западе Московской синеклизы; в приосевой зоне синеклизы ее мощность достигает 1 км. По литологическим, а также палеонтологическим характеристикам в валдайской серии выделяются два горизонта (табл. 4). Нижний – редкинский – отличается присутствием богатых местонахождений остатков бесскелетной фауны, а верхний котлинский – характеризуется присутствием остатков водорослей (вендотений). Редкинский горизонт представлен толщами аргиллитов с прослоями и пачками преимущественно зеленоцветных алевролитов и песчаников, а в основании

также гравелитов и конгломератов. В нем обнаружены прослои туфов. Для котлинского горизонта характерно преобладание преимущественно красноцветных толщ алевролитов и песчаников при подчиненном развитии аргиллитов (Станковский и др., 1985).

В 2011 Г. Д.В. Гражданкин обосновал существование третьего подразделения, занимающего промежуточное положение между редкинским и котлинским горизонтами, отложения которого имеют котлинский литологический облик, но содержат комплекс типичных остатков вендской биоты, характерных для редкинского горизонта (Гражданкин, 2011). Эти переходные отложения между редкинским и котлинским горизонтами им было предложено именовать беломорским горизонтом (табл. 4) (Гражданкин, 2011; Grazhdankin, Maslov, 2015). Мощность беломорского горизонта на территории Юго-Восточного Беломорья достигает нескольких сотен метров. Этот горизонт характеризуется максимальным таксономическим, количественным И экологическим разнообразием ископаемых организмов (Гражданкин, 2011).

Во многих работах используется схема А.Ф. Станковского 1985 года, по которой верхневендские отложения Юго-Восточного Беломорья подразделяются на три свиты: усть-пинежскую и мезенскую, разделенные на целый ряд слоев (табл. 3, 4); а также падунскую свиту, которую сейчас стали относить к кембрию (Гражданкин, 2003). В публикациях последних лет, посвященных изучению биоты верхнего венда Юго-Восточного Беломорья, в основном, используется схема Д.В. Гражданкина (2003), разделяющего отложения верхнего венда на четыре свиты: лямицкую, верховскую, зимнегорскую и ергинскую; эта схема принимается и в настоящем исследовании.

Табл. 4. Стратиграфическая шкала венда Юго-Восточного Беломорья.

39

Общая п	икала	Региональная ш	кала (Восточно-	Местная шкала											
(решение	МСК,	Европейская	платформа;		(H	Ого-Восточное Н	Беломорье)								
1991	1)	решение М	1CK, 1978)	~											
Система	отдел	серия	горизонт	Станковский и,	др., 1985; Дедеев,	Гражданкин,	l p	ажданкин, 2011							
				Келле	ep, 1986	2003, 2010									
				СВИТЫ	слои	свиты	горизонт	горизонт свиты							
			котлинский	мерецерая	мельские слои	enchildrag	котлинский	enchildrag	верхняя						
			котлинскии	мезенская	ергинские слои	сргинская		срійнская	нижняя						
					зимнегорские слои	зимнегорская	беломорский	зимнегорская							
					вайзицкие слои		осломорский								
v	V2	валдайская	редкинский	усть-	сюзьминские слои	верховская		верховская	верхняя						
			1 / 1	пинежская верховские слои				нижняя							
					архангельские слои	лямицкая	редкинский	лямицкая							
					лямицкие слои										
	V1	волынская													
		вильчанская													



Рис. 2. Географическое положение, стратиграфия и корреляция основных вендских разрезов в Юго-Восточном Беломорье (Гражданкин, 2003): 1 – гравелиты; 2 – песчаники; 3 – переслаивание песчаников, алевролитов и глин; 4 – переслаивание алевролитов и глин; 5 – глины; 6 – обнажение/скважина.

Усть-пинежская свита. Толща аргиллитов и алевролитов с подчиненным развитием песчаников, зеленоцветных, с небольшим количеством красноцветных (шоколадно-коричневых) разностей, с базальными песчаниками

и гравелитами в подошве. С глубоким размывом и несогласием залегает на рифейских отложениях и породах кристаллического фундамента. Выделена А.И. Кривцовым (1958) в скважине Усть-Пинега. Суммарная мощность свиты достигает 750 м. Она разделяется на тамицкие, лямицкие, архангельские, верховские, сюзьминские, вайзицкие и зимнегорские слои (Станковский и др., 1981, 1985).

Мезенская свита преимущественно глинистая, с подчиненным содержанием аргиллитов, алевролитов и песчаников, пестроцветная, с увеличением красноцветности в верхах разреза. Название принято для нижней части котлинского горизонта на Бюро МСК в 1983 г. Максимальная мощность свиты в низовьях Северной Двины составляет 266 м. Разделяется на ергинские и мельские слои (Станковский и др., 1985).

Падунская свита – толща терригенных, красноцветных отложений – не содержит ни остатков вендских организмов, ни достаточно разнообразных комплексов акритарх, поэтому ее вендских возраст не доказан (Гражданкин, 2003). Сейчас ее относят к нижнему кембрию, так как в ее средней и верхней частях обнаружены высокоразвитые ихнофоссилии кембрийского типа (Гражданкин, Краюшкин, 2007), а также трубки Sabellidites (Алексеев и др., 2005). Подразделяется на золотицкие и товские слои (Станковский и др., 1985).

Лямицкая свита установлена Э.А. Кальберг в береговых обрывах вблизи дер. Лямца, но эта работа не была опубликована. В объеме, предложенном Д.В. Гражданкиным (2003), соответствует лямицким и архангельским слоям Станковского (1985). Мощность свиты достигает 160 м.

Верховская свита выделена Э.А. Кальберг в разрезе скв. Архангельск и на Летнем берегу Белого моря в 1940 г, но эта работа не была опубликована. В объеме, предложенном Д.В. Гражданкиным, соответствует верховским и сюзьминским слоям Станковского. Мощность свиты достигает 130 м. Возраст нижней границы верховской свиты был определен по цирконам из прослоев вулканических туфов, встречающихся в обнажении в устье р. Агмы; он составляет 558 ± 1 млн. лет (Гражданкин, 2011).

Зимнегорская свита выделена Э.А. Кальберг в береговых обрывах Зимних гор в 1940 г. В интерпретации Д.В. Гражданкина соответствует вайзицким и зимнегорским слоям Станковского. Свита сверху и снизу ограничена размывами; в ее нижней части наблюдается локальный размыв с глубиной вреза до 4 м; максимальная мощность свиты на Зимнем берегу – 58 м (Гражданкин, 2003). В основании толщи зимнегорской свиты в Зимнегорском местонахождении между устьями руч. Медвежьего и Ерги были обнаружены прослои вулканических туфов (мощность до 10 см). Был определен U–Pb возраст цирконов из одного из этих прослоев в обнажении вблизи устья руч. Медвежьего, в 2 м от подошвы свиты; он составил 555.3 ± 0.3 млн. лет (Martin et al., 2000).

Ергинская свита Д.В. Гражданкина соответствует ергинским слоям Станковского, составляющим нижнюю, преимущественно зеленоцветную часть мезенской свиты. Мощность свиты достигает 150 м (Гражданкин, 2003). В разрезе ергинской свиты в обнажении на реке Золотица был определен U–Pb возраст цирконов из вулканических прослоев, составивший 550.2 ± 4.6 млн. лет (Llanos et al., 2005; Гражданкин, 2011).

2.4. Стратиграфическое положение изученных локальных скоплений отпечатков вендских организмов

Поздневендские отложения Юго-Восточного Беломорья представляют собой большой разрез (~500 м), содержащий локальные скопления ископаемых уникальной сохранности. Термин скопление используется для описания участков фоссиленосных слоев, на которых наблюдается концентрация ископаемых. Эти фоссиленосные слои на территории Юго-Восточного Беломорья чаще всего представляют собой достаточно ограниченные по своей площади линзы, и кроме того на всем протяжении фоссиленосной поверхности ископаемые встречаются в виде скоплений только на ограниченных участках,

чередуясь с участками, полностью лишенными ископаемых, хотя и характеризующимися наличием такой же микробной поверхности. Для ясности в начале этого раздела приводится расшифровка некоторых терминов, использованных в работе.

<u>Местонахождение</u> – комплекс локальных скоплений ископаемых остатков, сконцентрированных на определенной территории (участке морского побережья или речной долины). Отдельные находки в изолированных обнажениях или в керне скважин здесь не рассматриваются.

Локальное скопление ископаемых остатков (скопление) – совокупность ископаемых остатков бентосных макроорганизмов, образованная в результате однократного акта захоронения, обычно ограниченная по площади от единиц квадратных метров. Ориктокомплекс до первых десятков скоплений, рассматриваемых в настоящей работе, включает остатки (отпечатки) бентосных макроорганизмов, захороненных на месте обитания под покровом песчаного осадка. Ограниченность скоплений в современном пространстве определяется различными причинами: мозаичностью распределения организмов на поверхности дна вендского водоема, конфигурацией песчаного покрова, характером обнаженности вендских пород на данном участке местонахождения.

<u>Ориктокомплекс</u> – совокупность ископаемых остатков местонахождения или локального скопления.

<u>Сообщество (палеосообщество)</u> – совокупность совместно обитающих (обитавших) организмов разных видов, представляющих собой определенное экологическое единство (Биологический энциклопедический словарь, 1989).

Сообщество скопления представляет часть биоценоза некоторого участка сублиторали вендского морского бассейна; объединяет макроорганизмы различной принадлежности (от бактерий до многоклеточных животных), обладавшие способностью постоянно или временно прикрепляться к субстрату обитания и по этой причине попадать в захоронение.



Рис. 3. Схема расположения изученных местонахождений вендской биоты на территории Юго-Восточного Беломорья (отмечены звездами) и стратиграфическое положение скоплений ископаемых на сводном стратиграфическом разрезе

(по Leonov et al., 2007; Grazhdankin, 2003; Zakrevskaya, 2014).

В данной работе были изучены 10 локальных скоплений ископаемых, происходящих из пяти крупных местонахождений ископаемых остатков на территории Юго-Восточного Беломорья: Зимнегорского, Солзинского, Лямицкого, Карахтинского и Сюзьминского (рис. 1, 3).

Скопления расположены на разных стратиграфических уровнях в лямицкой, верховской, зимнегорской и ергинской свитах схемы Д.В. Гражданкина (Гражданкин, 2003, 2004) (рис. 2, 3). Они различаются по своей протяженности, наиболее крупными из них на территории Юго-Восточного

45

Беломорья являются Z11(XXII) и SL1(VII).

Скопление «Лямца» L3(XIII)

Скопление L3(XIII) располагается в Лямицком местонахождении в обнажении Сенной-Южное на Летнем берегу Белого моря в песчаной пачке. Скопление прослежено на расстоянии не менее 50 м по простиранию (Иванцов и др., 2005). Скопление приурочено к зеленоцветным, песчано-глинистым отложениям лямицкой свиты (рис. 4).



Рис. 4. Схема разреза обнажения Сенной-Южное из Лямицкого местонахождения. Стрелка указывает на уровень с отпечатками (по Иванцов и др., 2005).

Отпечатки встречены на подошве тонкого (от первых миллиметров до 4.5 см мощностью) слоя светло-серого мелкозернистого песчаника, с волнистой кровлей, косослоистого. Недавно полученные новые литологические данные по этим отложениям, позволили предположить, что они сформировались в пределах приливно-отливной зоны (Бобровский и др., 2015).

Скопление «Карахта 1» К1(V)

Скопление K1(V) располагается в северном конце обнажения Карахта-Южное Карахтинского местонахождения. Скопление приурочено к зеленоцветным песчано-глинистым отложениям верховской свиты (рис. 5). Отпечатки встречены на подошве толстого (до 30 см) слоя буровато-серого внизу мелкозернистого песчаника, однородного, вверху ровно-И косослоистого. Вблизи подошвы слоя наблюдается более рыхлая зона, представленная тонкими алевритистыми пропластками, по которой нижняя часть слоя может отделяться.

Скопление «Карахта 2» К2(VI)

Скопление K2(VI) приурочено к северному концу обнажения Карахта-Южное Карахтинского местонахождения. Скопление находится в зеленоцветных песчано-глинистых отложениях верховской свиты (рис. 5). Отпечатки встречены на подошве средней толщины (10 см) слоя мелкозернистого песчаника, чисто серой окраски на неокисленных участках и разной степени густоты бурой при окислении. Слоистость песчаника еле заметная тонкая, ровная, в нижней части слоя, вероятно, не вполне горизонтальная. Вблизи кровли слоя наблюдаются включения плоских глинистых ожелезненных галек.



Рис. 5. Схема разреза обнажения Карахта-Южное из Карахтинского местонахождения (по Иванцов, 2004) (условные обозначения см. на рис. 4). Стрелки указывают на уровни с отпечатками. Скопление КЗ (VIII) в работе не рассматривалось из-за малого количества ископаемых и их плохой сохранности.

Скопление «Сюзьма» SZ1(XX)

Скопление SZ1(XX) (рис. 6) находится в основном обнажении Сюзьминского местонахождения на правом берегу реки Сюзьмы.

Породы, вскрытые обнажением, Д.В. Гражданкин (2003) относит к средней части верховской свиты. По простиранию скопление прослежено не более чем на 7 м. Отпечатки встречены на подошве слоя серого мелкозернистого песчаника с параллельной, в целом, слоистостью и с буграми ряби на кровле. В пределах раскопа мощность слоя уменьшается от 11 см на его северном



окончании, до 6 см на южном.

Рис. 6. Схема разреза основного обнажения местонахождения SZ1(XX) (по Иванцов, 2007) (условные обозначения см. на рис. 4). Стрелка указывает на уровень с отпечатками.

Скопление «Солза» SL1(VII)

Скопление SL1(VII) (рис. 8) находится в Солзинском местонахождении, расположенном в нижнем течении р. Солзы, на левом берегу; оно было прослежено по простиранию примерно на 0.5 км. Приурочено к верховской свите схемы Гражданкина (рис. 7).

система	отдел	серия	горизонт	свита	литологическая колонка	Комплекс ископаемых Metazoa
Q					<u> </u>	
вендская	верхний	валдайская	редкинский	верховская		Kimberella quadrata (Glaessner et Wade, 1966) Dickinsonia sp. Parvancorina sagitta Ivantsov, 2004 Vendia rachiata Ivantsov, 2004 Onega stepanovi Fedonkin, 1976 Cyanorus singularis Ivantsov, 2004 Temnoxa molliuscula Ivantsov, 2004 Tribrachidium heraldicum Glaessner, 1959 Armillifera parva Fedonkin, 1980 Palaeophragmodictya spinosa Serezhnikova, 2007 Solza margarita Ivantsov, 2004 Tamga hamulifera Ivantsov, 2007 Fedomia mikhaili Serezhnikova et Ivantsov, 2007 Temnoxa molliuscula Ivantsov, 2004 Lossinia lissetskii Ivantsov, 2007 Cyclomedusa sp.

Рис. 7. Схема разреза основного обнажения местонахождения SL1(VII) (Иванцов, 2004) (условные обозначения см. на рис. 4). Стрелка указывает на уровень с отпечатками.



Рис. 8. Раскопки скопления SL1(VII) (фото А.Ю. Иванцова).

Скопление «Кимберелловые линзы» Z1(I)

Скопление Z1(I) (рис. 9) располагается в Зимнегорском местонахождении в обнажении «Гребенское» (рис. 10). Скопление располагается в основании песчаной части пачки №7 схемы М.А. Федонкина, или в нижней песчаной пачке (рис. 10) ергинской свиты (Федонкин, 1981; Иванцов, 1999; Гражданкин, 2003). Скопление прослежено не менее чем на 200 м по простиранию.

Отпечатки встречаются на подошвах крупных линз мелкозернистого песчаника (достигающих 0.7 м мощности и 8 м ширины), со слабо выраженной волнистой слоистостью.

Песчаник вблизи продуктивной поверхности становится очень тонкозернистым, почти алевролитом, благодаря чему с одной стороны, сохраняются мельчайшие детали тел ископаемых, а с другой – отпечатки легко стираются. Под действием атмосферных осадков они могут быть разрушены за 1-2 летних месяца.



Рис. 9. Скопление Z1(I) (указано стрелкой), в разрезе располагается на подошвах нижних линз песчаника (фото А.Ю. Иванцова).

система	отдел	серия	горизонт	свита	литологическая колонка	Комплекс ископаемых Metazoa
вендская	верхний	валдайская	котлинский	ергинсая		Kimberella quadrata (Glaessner et Wade, 1966)Dickinsonia costata Sprigg, 1947Dickinsonia iss.Dickinsonia lissa Wade, 1972Parvancorina minchami Glaessner, 1958Cyanorus singularis Ivantsov, 2004Andiva ivantsovi Fedonkin, 2002Yorgia waggoneri Ivantsov, 1999Vaveliksia vana Serezhnikova, 2004Paravendia janae (Ivantsov, 2001)Onega stepanovi Fedonkin, 1976Archaeaspinus fedonkini (Ivantsov, 2001)Tribrachidium heraldicum Glaessner, 1959Armillifera parva Fedonkin, 1980Palaeophragmodictya spinosa Serezhnikova, 2007Temnoxa molliuscula Ivantsov, 2004Ivovicia rugulosa Ivantsov, 2007Cyclomedusa sp.Hiemalora sp.Inaria sp.

Рис. 10. Схематичное изображение фрагмента разреза обнажения «Гребенское» Зимнегорского местонахождения (по Leonov et al., 2007) (условные обозначения см. на

рис. 4). Стрелка указывает на уровень с отпечатками.

Скопление «Ергиевый пласт» Z2(III)

Скопление Z2(III) располагается в Зимнегорском местонахождении в 1,5 м выше основания песчаной части пачки №7 схемы М.А. Федонкина, или нижней песчаной пачки (рис. 11, 12) ергинской свиты (Федонкин, 1981; Иванцов, 1999; Гражданкин, 2003). Скопление прослежено на расстоянии не менее 300 м по простиранию.

система	отдел	серия	горизонт	свита	литологическая колонка		Комплекс ископаемых Metazoa
вендская	верхний	валдайская	КОТЛИНСКИЙ	ергинсая		Z2 (III)	Kimberella quadrata (Glaessner et Wade, 1966) Dickinsonia costata Sprigg, 1947 Dickinsonia sp. Dickinsonia lissa Wade, 1972 Parvancorina minchami Glaessner, 1958 Cyanorus singularis Ivantsov, 2004 Andiva ivantsovi Fedonkin, 2002 Yorgia waggoneri Ivantsov, 1999 Vaveliksia vana Serezhnikova, 2004 Paravendia janae (Ivantsov, 2001) Lossinia lissetskii Ivantsov, 2007 Следы Yorgia (Epibaion waggoneri) Inaria sp. Hiemalora sp.

Рис. 11. Схема разреза фрагмента обнажения, содержащего скопление Z2(III) (по Leonov et al., 2007) (условные обозначения см. на рис. 4). Стрелка указывает на уровень с отпечатками.

Отпечатки встречаются на подошве слоя серого мелкозернистого песчаника мощностью 7 см, в нижних 5 см однородного массивного, выше – горизонтально-слоистого. В этом скоплении в изобилии встречены следы питания нескольких видов крупных многоклеточных в ассоциации с отпечатками тел оставивших их организмов.



Рис. 12. Раскопки скопления Z2(III) (несущий пласт песчаника отмечен стрелкой) (фото А.Ю. Иванцова).

Скопление «Желтый верхний» Z11(XXII)

Z11(XXII) Скопление Зимнегорском отпечатков находится В местонахождении И встречено В нескольких обнажениях. Скопление располагается в кровле пачки № 5 схемы М.А. Федонкина (1981), или в кровле зимнегорской свиты Д.В. Гражданкина (2003); прослежено по простиранию не менее чем на 1 км (Leonov et al., 2007) (рис. 13).



Рис. 13. Схематичное изображение фрагмента разреза обнажения, содержащего скопления Z11(XXI) и Z12(XXII) (по Иванцов, 2007) (условные обозначения см. на рис. 4). Стрелки указывают на уровни с отпечатками.

Отпечатки сохраняются на подошве линзовидного (0-3.5 см мощностью) слоя светло-серого мелкозернистого песчаника, косослоистого, с буграми ряби на кровле. Слой разбит на мелкие блоки и прокрашен по трещинам в яркий буровато-желтый цвет. Продуктивная поверхность плоско-бугристая, с сеткой тонких ложбин между буграми, покрыта многочисленными круглыми прикрепительными образованиями, диаметром 1-1.5 см. Выше скопления Z11(XXII) расположена поверхность размыва (рис. 14А). Происходит

выклинивание слоя с отпечатками по простиранию, как в южном, так и в северном направлении. Поверхность размыва является границей между редкинским и котлинским горизонтами (Станковский и др., 1985). Ниже границы залегают породы с горизонтальной слоистостью, выше – со слоистостью, параллельной поверхности размыва. Поверхность размыва опускается с юга на север, срезая подстилающие слои, местами она очень крута (около 45°), местами почти горизонтальна.



Рис. 14. Положение скоплений Z11(XXII) и Z12(XXIII) в разрезе: А – край вскрытого раскопом ископаемого эрозионного останца;нож указывает на поверхность размыва – верхнюю границу зимнегорской свиты; Б – скопления: 1 – Z11(XXII); 2 – Z12(XXIII).

Скопление «Желтый нижний» Z12(XXIII)

Скопление Z12(XXIII) находится в Зимнегорском местонахождении и располагается на 12 см ниже скопления Z11(XXII) (рис. 14Б) в кровле 5 пачки схемы М.А. Федонкина (1981), или в кровле зимнегорской свиты Д.В. Гражданкина (2003) (рис. 13). Отпечатки встречены на подошве линзовидного (до 2 см) слоя желтовато-серого мелкозернистого песчаника, с буграми ряби в кровле.

Скопление «Еловый - Южное» Z7(XVII)

Скопление Z7(XVII) находится в Зимнегорском местонахождении в обнажении «Еловый-Южное», расположенном вблизи руч. Елового, приурочено к верхней части пачки №1 схемы М.А. Федонкина (1981), или в кровле верховской свиты Д.В. Гражданкина (2003) (рис. 15). Прослежено не менее чем на 100 м по простиранию. Отпечатки встречены на подошве тонкого (0.5–1.5 см) слоя светло зеленовато-серого песчаника, полого косослоистого, с волнистой кровлей.



Рис. 15. Схема разреза обнажения «Еловый-Южное» (по Leonov et al., 2007) (условные обозначения см. на рис. 4). Стрелка указывает на уровень с отпечатками.

Глава 3. Материал и методика изучения

Материалом ЛЛЯ данной работы послужили отпечатки вендских организмов, собранные автором на территории Юго-Восточного Беломорья в 2007 году, а также обширная коллекция вендских ископаемых, хранящаяся в Палеонтологическом Борисяка PAH, собранная институте ИМ. A.A. сотрудниками института в разные годы. Коллекция включает в себя множество ископаемых остатков бентосных подвижных и седентарных организмов, происходящих из пяти местонахождений (Зимнегорское, Лямицкое, Солзинское, Сюзьминское, Карахтинское) и десяти скоплений, которые располагаются на территории Архангельской области в Юго-Восточном Беломорье.

3a 40 лет. прошедших с момента открытия первого коренного местонахождения ископаемых остатков вендских макроорганизмов (1972), на территории Юго-Восточного Беломорья было найдено и документировано около 3-х десятков локальных скоплений ископаемых, представленных разными типами сохранности (Федонкин, 1981б; Гражданкин, Бронников, 1997). Большинство захоронений имеет небольшую площадь, многие из них прослеживаются по простиранию слоев на расстояние не более 1-10 м, но найдены и крупные захоронения, простирающиеся на несколько сотен метров. Все захоронения, даже если они разделены всего несколькими сантиметрами разреза, содержат собственный комплекс ископаемых, который может сильно Наиболее богатыми отличаться ОТ соселних. ориктокомплексами флиндерского характеризуются захоронения типа (т.е. отпечатки, сохранившиеся на подошвах пластов песчаника, Flinders-style; Narbonne, 2005).

Вендские отложения, содержащие захоронения флиндерского типа сохранности, формировались в сравнительно мелководном бассейне на относительно пологом участке его дна. Обстановки на месте формирования рассматриваемых в данной работе захоронений по материалам разных авторов варьируют от мелководно-морского шельфа на периферии подводных песчаных отмелей (Гражданкин, 2004) до пределов приливно-отливной зоны (Бобровский и др., 2015). Эпизодически возникавшие потоки взвешенного обломочного материала, связанные с сезонным выпадением атмосферных осадков и штормовыми событиями, производили глубокую эрозию, которая изменяла рельеф дна, и вызывали катастрофическую седиментацию, в результате которой в прижизненном положении захоранивались целые бентосные популяции (Fedonkin et al., 2007б).

Вендские ископаемые в изучаемых захоронениях флиндерского типа не имеют никаких признаков транспортировки тел после смерти (Grazhdankin, 2004). Предполагается, что ископаемые организмы сохранились на месте обитания практически в прижизненном положении (Seilacher, 1999; Grazhdankin, 2003, 2004; Droser et al., 2006; Ivantsov, 2012). Таким образом, эти захоронения достаточно полно отражают структуру исходных живых биоценозов бентосных макроорганизмов. Однако ориктокомплекс представляет собой только часть исходного биоценоза, группу организмов, способных прикрепляться к субстрату, либо постоянно в течение всей жизни, либо временно в стрессовых ситуациях (Иванцов, 2011а). Незакрепленные тела выносились потоком в иные обстановки, где входили в состав сообществ намского типа (термин Г. Нарбонна (Narbonne, 2005); в ископаемом состоянии они представлены объемными ядрами в толще слоев (Ivantsov, Grazhdankin, 1997; Fedonkin, Ivantsov, 2007)). У сидячих перовидных организмов (петалонам) обычно сохраняются только прикрепительные диски, поскольку перья часто срывались потоком. В настоящей работе были изучены наиболее богатые захоронения флиндерского типа сохранности, изучение захоронений намского типа сохранности не входило в задачи данного исследования, так как они не отражают структуру исходных биоценозов.

Более 6000 экземпляров ископаемых были использованы в этом исследовании и около 1800 экземпляров, относящихся к 25 родам и 29 видам были измерены: для скопления SL1(VII) – 280 экз., Z11(XXII) – 370 экз.,

SZ1(XX) - 83 экз., L3(XIII) - 48 экз., K1(V) - 131 экз., K2(VI) - 143 экз., Z7(XVII) – 56 экз., Z1(I) – 404 экз., Z2(III) – 97 экз. и Z12(XXIII) – 143 экз. В работе использовались коллекции ископаемых с определениями сотрудников лаборатории докембрийских организмов М.А. Федонкина, А.Ю. Иванцова и Е.А. Сережниковой, а также личные сборы с определениями автора. Измерялись длина и ширина экземпляров в самой широкой части, результаты приведены в таблиц измерений ПРИЛОЖЕНИЕ). виде ископаемых (см. Для деформированных прикрепительных дисков диаметр вычислялся как среднее значение максимального и минимального размера. Для изогнутых экземпляров вида Dickinsonia lissa длина определялась как сумма двух прямых отрезков.

Обшее в ориктокомплексах количество видов разных скоплений различается (табл. 5, левая колонка). Наибольшее разнообразие демонстрируют скопления Z1(I) (21 вид), Z11(XXII) (13 видов), Z2(III) (13 видов) и SL1(VII) (12 видов). Менее богатыми являются скопления – K2(VI) (8 видов) и K1(V) (7 видов), Z12(XXIII) (7 видов), SZ1(XX) (6 видов), Z7(XVII) (4 вида) и L3(XIII) (3 вида). Однако эти данные не отражают палеоэкологическую структуру ископаемых скоплений, так как основаны на расширенной коллекции, включающей также материал из осыпей и из недокументированных раскопов, производившихся в разные годы. Далее для палеоэкологической характеристики скоплений будут использоваться только данные с документированных раскопов (табл. 5, правая колонка), за исключением информации о размерах экземпляров.

Большинство родов в изученных скоплениях являются моновидовыми, и представлены такими видами как Kimberella quadrata (Табл. III, фиг. 5) (Glaessner, Wade, 1966), Tribrachidium heraldicum (Табл. III, фиг. 7) (Glaessner, Daily, 1959), Onega stepanovi (Табл. II, фиг. 3) (Федонкин, 1985), Lossinia lissetskii (Табл. II, фиг. 5), Tamga hamulifera (Табл. III, фиг. 2) (Иванцов, 2007),

Ископаемые скопления	K1(V	V)	K2	(VI)	L3(X	L3(XIII)		SL1 (VII)		(XX)	Z1(I)		Z2(III)		Z7(XVII)		Z11 (XXII)		Z12(XXIII)	
Площадь (м²)		15,4		16,7		13	_	14,4	_	6,3		2,6	—	6,3	—	3,5	63	29,4		5,9
Albumares brunsae	0	0	0	0	0	0	0	0	17	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Andiva ivantsovi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	49	4	4	0	0	0	0	0	0	0
Archaeaspinus fedonkini	6	6	0	0	0	0	0	0	0	0	26	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Armilifera parva	0	0	0	0	0	0	8	2	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0
																	Неисчи			
Aspidella sp.	13	13	2	2	8	8	5	3	0	0	53	3	0	0	0	0	сляемо	4451	449	449
Cyanorus singularis	0	0	5	5	0	0	7	6	0	0	19	0	1	0	0	0	38	18	1	0
Dickinsonia sp.	105	105	90	90	0	0	157	105	0	0	20	0	29	9	35	15	6	4	0	0
Dickinsonia costata	1	1	0	0	0	0	0	0	3	3	43	1	4	0	0	0	57	21	6	0
Dickinsonia lissa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Dickinsonia menneri	0	0	0	0	44	44	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fedomia mikhaili	0	0	0	0	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hiemalora sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Inaria sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	3	0	0	0	0	0	0	0
Ivovicia rugulosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Karakhtia nessovi	0	0	7	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Kimberella quadrata	3	3	5	5	0	0	114	105	13	4	462	17	11	2	0	0	655	272	25	0
Lossinia lissetskii	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	19	13	0	0
Onega stepanovi	0	0	4	4	0	0	13	8	82	68	5	0	0	0	0	0	20	11	0	0
Palaeophragmodictya spinosa	0	0	0	0	0	0	62	59	0	0	2	0	0	0	0	0	6	6	0	0
Paravendia janae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	3	0	0	0	1	1	0	0
Parvancorina minchami	3	3	24	24	0	0	0	0	0	0	40	1	7	0	20	10	531	220	1	0
Parvancorina sagitta	0	0	0	0	0	0	75	47	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Solza margarita	0	0	0	0	0	0	17	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tamga hamulifera	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	7	0	0
Temnoxa molliuscula	0	0	2	2	0	0	3	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tribrachidium heraldicum	0	0	0	0	0	0	25	17	0	0	101	5	0	0	1	1	2	0	0	0
Vaveliksia vana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	21	0	0	0	7	0	0	0
Vendia rachiata	0	0	0	0	0	0	36	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Yorgia waggoneri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	41	1	61	3	1	0	3	2	0	0

Табл. 5. Количество экземпляров ископаемых, найденных в изученных скоплениях: левые колонки – общие сборы разных годов; правые колонки – количество экземпляров из документированных раскопов.

Аrmillifera parva (Табл. II, фиг. 2) (Федонкин, 1980), Cyanorus singularis (Табл. II, фиг. 1) (Иванцов, 2004), Yorgia waggoneri (Табл. III, фиг. 11) (Иванцов, 1999), Fedomia mikhaili (Табл. III, фиг. 8) (Serezhnikova, Ivantsov, 2007), Vaveliksia vana (Табл. III, фиг. 10), Temnoxa molliuscula (Табл. II, фиг. 9) и Solza margarita (Табл. III, фиг. 3) (Иванцов и др., 2004).

Роды Palaeophragmodictya и Vendia (Табл. II, фиг. 8) представлены двумя видами, однако только один вид каждого рода (а именно Palaeophragmodictya spinosa и Vendia rachiata) были встречены в изученных скоплениях (Иванцов, 2004; Сережникова, 2007).

Четыре вида рода Dickinsonia – Dickinsonia costata (Табл. II, фиг. 12), Dickinsonia sp. (Табл. III, фиг. 4), Dickinsonia lissa (Табл. II, фиг. 14) и Dickinsonia menneri (Табл. III, фиг. 1) встречаются в изученных скоплениях. Их основными отличиями являются такие параметры, как размер, пропорции тела и ширина изомеров (Закревская, Иванцов, 2015). Наиболее распространены в изученных скоплениях отпечатки вида Dickinsonia costata и Dickinsonia sp. Dickinsonia costata (Табл. II, фиг. 12) обычно имеет изометричные очертания и широкие сегменты, в то время как Dickinsonia sp. (Табл. III, фиг. 4) характеризуется более удлиненным телом с многочисленными очень тонкими сегментами (Иванцов, 2004), что сближает ее с австралийскими видами D. tenuis и D. elongata (Sprigg, 1947; Glaessner, Wade, 1966). Однако коллекции отпечатков Dickinsonia sp. из Белого моря содержат большое количество экземпляров с сохранившимися внутренними полостями, интерпретируемыми как пищеварительнораспределительные каналы (Иванцов, 2004), в то время как внутреннее строение полостей австралийских видов дикинсонии не известно. Это не позволяет в настоящий момент точно определить видовую принадлежность этих остатков дикинсонии, поэтому в рамках данной работы мы вынуждены использовать обозначение sp. Существует четкая закономерность в распределении видов рода Parvancorina в изученных ископаемых скоплениях. Австралийский ВИД Parvancorina minchami (Табл. II, фиг. 11) встречается в нескольких скоплениях,

включая Z11(XXII), Z1(I), Z7(XVII), K2(VI) и другие, в то время как отпечатки Parvancorina sagitta (Табл. II, фиг. 10) были найдены только в скоплении SL1 (VII). Основным различием между этими видами является сильно удлиненное тело P. sagitta, а также особая морфология ее осевой структуры (Иванцов и др., 2004). Все указанные виды могут быть достоверно определены и, таким образом, могут быть надежно использованы в палеоэкологических анализах.

случае с дисковидными структурами ситуация более сложная. В Многочисленные дисковидные отпечатки были найдены во многих изученных скоплениях. Им давались различные родовые определения, среди которых Ediacaria, Aspidella, Protodipleurosoma, Cyclomedusa и другие. Однако Дж. Гелинг с соавторами продемонстрировали, что все эти таксоны представляют собой варианты сохранности одного ископаемого Aspidella terranovica Billings, 1872 (Gehling et al., 2000). В настоящей работе также будет использоваться название Aspidella, так как оно имеет приоритет. Существует несколько гипотез о природе Aspidella. Эти отпечатки интерпретировались различно и как структуры выхода газов И конкреции, И как медузоиды, грибы И прикрепительные образования перовидных организмов (Gehling et al., 2000; MacGabhann, 2007). Последняя интерпретация была основана на находках Aspidella, имеющих стебель и перовидную структуру из свиты Фермьюз на Ньюфаундленде (Gehling et al., 2000) и кварцитов Ронсли в Австралии (Droser et al., 2006). На территории Юго-Восточного Беломорья были также обнаружены дисковидные структуры Aspidella с четко сохранившимися остатками стеблей и перьев (например, скопление Z1(I), рис. 51). Однако, в большинстве рассматриваемых скоплений (например, в скоплениях Z11(XXII) и SL1(VII)) сохраняются только диски (Табл. III, фиг. 12, 13) и очень редко – диски с небольшими фрагментами стебля. Это может быть связано с тем фактом, что захоранившиеся прикрепительные структуры имеют гораздо более высокий потенциал сохраниться в виде отпечатков, чем их стебли и перья (Droser et al., 2006). К сожалению, очень небольшая мощность перекрывающих песчаников делает невозможных сохранение стеблей и перьев в изучаемых скоплениях. Интерпретация Aspidella в качестве прикрепительных дисковидных структур очень часто используется в палеоэкологических исследованиях различных авторов (например, Droser et al., 2006; Bottjer, Clapham, 2006), эта интерпретация будет также применяться и в настоящей работе.

Также как и в других мировых местонахождениях флиндерского типа сохранности, общий набор видов во всех ориктокомплексах изученных скоплений Юго-Восточного Беломорья довольно близок (табл. 5). В них имеется множество общих форм, хотя обычно преобладает только небольшая их часть. При этом в разных скоплениях могут доминировать те или иные представители вендской биоты (рис. 16).



Рис. 16. Диаграммы, иллюстрирующие относительное содержание различных таксонов в изученных скоплениях, на основании данных по раскопам (см. табл. 5, правая колонка); при составлении графика были исключены данные по виду Aspidella sp., так как его содержание в скоплении Z11 (XXII) многократно превышает содержание всех остальных таксонов, что делает диаграмму нечитаемой.

В скоплении Z1(I) существенно преобладает род Kimberella (51%), составляя больше половины всех ископаемых, встреченных в этом скоплении. В меньшем количестве здесь представлены роды Tribrachidium (11%), Andiva (5%), Yorgia (5%), виды рода Dickinsonia: Dickinsonia costata (5%), Dickinsonia lissa (2%), Dickinsonia sp. (2%), а также Parvancorina (4%), Archaeaspinus (3%) и прикрепительные диски рода Cyclomedusa (4%) и Protodipleurosoma (2%). В количестве 1% представлены роды Onega и Paravendia, остальные – меньше 1%.

В скоплении Z11(XXII) сильно преобладают отпечатки прикрепительных дисков рода Aspidella (88.5%) (табл. 5), в меньшем количестве также представлены роды Kimberella (5.4%) и Parvancorina (4.4%). Другие ископаемые включая род Dickinsonia (сохраняющийся вместе с ископаемыми роды, следами), составляют менее 1%. В скоплении Z2(III) преобладает род Yorgia (41%), также в меньшем количестве встречен вид Dickinsonia sp. (20%) и роды Vaveliksia (14%), Kimberella (7%), Parvancorina (5%), Andiva (3%), Paravendia (2%) и вид Dickinsonia costata (3%). В количестве 1% представлены роды Cyanorus, Lossinia, и вид Dickinsonia lissa. Прикрепительные диски Inaria (2%) и Hiemalora (1%) имеются в небольшом количестве. В скоплении SL1(VII) нет одного преобладающего рода, в значительном количестве представлен род Kimberella (27%) со следами питания и передвижения, Dickinsonia (27%), Paleophragmodictya (15%) и Parvancorina (12%), в меньшем количестве – Vendia (6%), Tribrachidium (4.4%), Solza (3%), Onega (2%), Cyanorus (1.5%). B представлены роды 1% количестве менее Armillifera, Temnoxa И прикрепительные диски рода Aspidella. В скоплении K1(V) сильно доминирует вид Dickinsonia sp. (80%), остальные ископаемые представлены в меньшем количестве: прикрепительные диски рода Cyclomedusa (6%) и Protodipleurosoma (4%), а также ископаемые Archaeaspinus (5%), Kimberella (2%), Parvancorina (2%) и вид Dickinsonia costata (1%). В скоплении К2(VI) также преобладает вид Dickinsonia sp. (63%), в меньшем количестве представлены роды Parvancorina (17%), Karakhtia (5%), Kimberella (4%), Cyanorus (4%), Onega (2%), Temnoxa (1%) и прикрепительные диски рода Cyclomedusa (1%). В скоплении Z12(XXIII) преобладают отпечатки прикрепительных дисков рода Protodipleurosoma (39%) и Cyclomedusa (37%), в меньшем количестве также представлены роды Kimberella (17%) и вид Dickinsonia costata (4%). Ископаемые роды Parvancorina, Cyanorus и Hiemalora составляют 1% каждый. В скоплении SZ1(XX) преобладает род Onega (68%), также встречаются ископаемые Kimberella (11%), Albumares (10%), виды Dickinsonia costata (3%) и Dickinsonia menneri (3%). Остатки прикрепительных дисков в этом скоплении не встречены. В скоплении Z7(XVII) преобладает вид Dickinsonia sp. (61%) и род Parvancorina (35%), в меньшем количестве представлены Yorgia (2%) и Dickinsonia lissa (2%). Прикрепительные диски в этом скоплении не встречаются. В скоплении L3(XIII) сильно доминирует вид Dickinsonia menneri (85%). Также встречаются остатки прикрепительных дисков рода Protodipleurosoma (11%) и Cyclomedusa (4%) (см. табл. 5, рис. 16).

Размеры ископаемых в скоплениях также отличаются. Диапазоны измерений длины и ширины всех изученных видов приведены на таблицах 6 и 7. Для измерений использовались только полные недеформированные экземпляры.

Реконструкции сообществ изучаемых локальных скоплений (см. глава 7; рис. 44-48) основываются на имеющихся данных о количестве экземпляров, приходящихся на фактическую площадь раскопа. На основании этих данных было рассчитано число экземпляров на 0.5 м^2 . Для реконструкции сообществ использовались те виды, чья доля превышала 0.5 экземпляров на 0.5 м^2 , а также данные по прикрепительным дискам, включая тех, чья доля насчитывает менее 0.5 экземпляров, с целью продемонстрировать их соотношение с числом подвижных организмов. Для каждого вида выбирались самые статистически распространенные размеры.

	K1((V)	K2(VI)	L3(X	(III)	SL1	(VII)	SZ1(XX)	Z1	(I)	Z2 (1	III)	Z7(X	VII)	Z11 (2	XXII)	Z12(X)	XIII)
W anna P and P	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max										
ископаемые	длина	длина	длина	длина	длина	длина	длина	длина												
	(мм)	(мм)	(мм)	(мм)	(мм)	(мм)	(мм)	(мм)												
Albumares brunsae	5,2	13,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Andi va i vantsovi	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25,7	160	47,2	172	-	-	-	-	-	-
Archaeaspinus fedonkini	3,4	8,6	-	-	-	-	-	-	-	-	3,1	14,1	-	-	-	-	-	-	-	-
Armilifera parva	-	-	-	-	-	-	2,5	11,8	-	-	5,9	5,9	-	-	-	-	14,3	15,5	-	-
Aspidella sp.	4,1	22,5	2,5	2,7	4,5	20,8	9,7	58	-	-	3,1	162,8	-	-	-	-	1,2	44,1	5,9	26,1
Cyanorus singularis	-	-	3,4	6,4	-	-	4,3	8	-	-	2,5	9,8	7,9	7,9	-	-	4	10,4	3,8	3,8
Dickinsonia sp.	2,6	60,6	2,6	55,9	-	-	3,6	40	-	-	8,7	224,5	6,2	54,3	8,2	27,6	неполные экз.	неполные экз.	-	-
Dickinsonia costata	47,9	47,9	-	-	-	-	-	-	-	-	3,7	97,7	6,3	53,7	-	-	3,4	140,4	5,4	166
Dickinsonia lissa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	35,3	142,5	58,7	58,7	110,1	110,1	-	-	-	-
Dickinsonia menneri	-	-	-	-	3,3	9,7	-	-	5,7	8,9	•	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fedomia mikhaili	-	-	-	-	-	-	35	86	-	-	•	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hiemalora sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13,7	62,6	72	72	-	-	-	-	-	-
Inaria sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	56,5	62,2	148,8	-	-	-	-	-	-
Ivovicia rugulosa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	19,2	-	-	-	-	-	-	-	-
Karakhtia nessovi	-	-	7,7	106,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Kimberella quadrata	11,4	12,7	5	21,9	-	-	3,9	24	-	-	5,5	138,7	5,8	30,2	-	-	3,2	32,7	4,4	10,3
Lossinia lissetskii	-	-	-	-	-	-	8	8	-	-	-	-	3,5	3,5	-	-	14,5	19,5	-	-
Onega stepanovi	-	-	3,5	5,5	-	-	2,6	5,4	2,4	7,2	3,8	7,2	-	-	-	-	3,1	7	-	-
Palaeophragmodictya spinosa	-	-	-	-	-	-	4,1	25,1	-	-	39,8	52	-	-	-	-	3,9	7,1	-	-
Paravendia janae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12,2	29	10,6	13,8	-	-	5,5	5,5	-	-
Parvancorina minchami	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,3	18,1	2,1	19,3	3,4	12,4	2,9	15,5	2,7	2,7
Parvancorina sagitta	-	-	-	-	-	-	2,1	11,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Solza margarita	-	-	-	-	-	-	7,2	11,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Tamga hamulifera	-	-	-	-	-	-	2,6	2,6	-	-	-	-	-	-	-	-	3,1	5,4	-	-
Temnoxa molliuscula	-	-	6,9	9,9	-	-	4,8	4,8	-	-	6,2	6,7	-	-	-	-	-	-	-	-
Tribrachidium heraldicum	-	-	-	-	-	-	2,4	21,3	-	-	4,6	32,1	-	-	-	-	12,1	12,1	-	-
Vaveliksia vana	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	35,3	51,8	9,8	86	-	-	9	50	-	-
Vendia rachiata	-	-	-	-	-	-	4	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Yorgia waggoneri	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7,3	152,1	42,5	250	37,9	37,9	62,5	62,5	-	-

Табл. 6. Минимальные и максимальные значения длины отпечатков ископаемых изученных захоронений.

68

Использования	K1	(V)	K2	(VI)	L3(2	XIII)	SL1	(VII)	SZ1	(XX)	Z	l(I)	Z2 (1	III)	Z7(X	VII)	Z11 ((XXII)	Z12 (2	XXIII)
Истористи	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max										
ископаемые	ширина	ширина	ширин	ширина	ширина	ширина	ширин	ширина	ширин	ширина	ширин	ширина	ширина	ширина	ширина	ширина	ширина	ширина	ширин	ширина
	(мм)	(мм)	а (мм)	(мм)	(мм)	(мм)	а (мм)	(мм)	а (мм)	(мм)	а (мм)	(мм)	(мм)	(мм)	(мм)	(мм)	(мм)	(мм)	а (мм)	(мм)
Albumares brunsae	5,2	13,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Andi va i vantso vi	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18,6	74,7	49,2	73,4	-	-	-	-	-	-
Archaeaspinus fedonkini	3,4	10,8	-	-	-	-	-	-	-	-	3,4	15,3	-	-	-	-	-	-	-	-
Armilifera parva	-	-	-	-	-	-	1,7	9	-	-	4,5	4,5	-	-	-	-	11,3	12,2	-	-
Aspidella sp.	4,1	22,5	2,5	2,7	4,5	20,8	9,7	58	-	-	3,1	162,8	-	-	-	-	1,2	44,1	5,9	26,1
Cyanorus singularis	-	-	2,2	3,7	-	-	2,1	4,2	-	-	1,6	5,4	4,6	4,6	-	-	2	4,9	1,9	1,9
Dickinsonia sp.	2,8	50,5	2,8	50,9	-	-	3,3	43	-	-	7,1	129,7	5,2	29,8	6,9	21,2	неполные экз.	неполные экз.	-	-
Dickinsonia costata	36	36	-	-	-	-	-	-	-	-	3,3	102,6	6	61	-	-	3,1	168,4	5,3	82,4
Dickinsonia lissa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12,6	43,7	50,9	50,9	78,1	78,1	-	-	-	-
Dickinsonia menneri	-	-	-	-	2,7	8,3	-	-	5	6,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fedomia mikhaili	-	-	-	-	-	-	8	19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hiemalora sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13,7	62,6	72	72	-	-	-	-	-	-
Inaria sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	56,5	62,2	148,8	-	-	-	-	-	-
Ivovicia rugulosa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8,8	12,7	-	-	-	-	-	-	-	-
Karakhti a nessovi	-	-	6,2	64,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Kimberella quadrata	7,8	8,2	5,2	11,1	-	-	1,6	9,5	-	-	2,8	102	4,3	18,7	-	-	1,8	21,2	1,7	5,2
Lossinia lissetskii	-	-	-	-	-	-	4,4	4,4	-	-	-	-	2,3	2,3	-	-	5,6	8,8	-	-
Onega stepanovi	-	-	2,7	3,8	-	-	1,6	3,2	1,3	4,1	2,7	3,5	-	-	-	-	2	4,7	-	-
Palaeophragmodictya spinosa	-	-	-	-	-	-	3,7	23,8	-	-	39,8	52	-	-	-	-	2,9	5,8	-	-
Paravendia janae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6,4	17,3	6,1	6,8	-	-	3,7	3,7	-	-
Parvancorina minchami	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,2	28,6	1,4	27,1	1,8	12,6	2,2	24,6	3,3	3,3
Parvancorina sagitta	-	-	-	-	-	-	1,1	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Solza margarita	-	-	-	-	-	-	5,1	7,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Tamga hamulifera	-	-	-	-	-	-	1,7	1,7	-	-	-	-	-	-	-	-	2,1	3,8	-	-
Temnoxa molliuscula	-	-	2,9	4,3	-	-	2,3	2,3	-	-	3,6	5	-	-	-	-	-	-	-	-
Tribrachidium heraldicum	-	-	-	-	-	-	2,4	21,3	-	-	4,6	32,1	-	-	-	-	12,1	12,1	-	-
Vaveliksia vana	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13,2	23,3	5,1	24,4	-	-	6	15	-	-
Vendia rachiata	-	-	-	-	-	-	3	7,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Yorgia waggoneri	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.5	140.6	34.2	175.6	30.4	30.4	62.5	62.5	-	-

Табл. 7. Минимальные и максимальные значения измерений ширины отпечатков ископаемых изученных захоронений.

Данные измерений были проанализированы с помощью статистического метода вероятностного отбора моделей – информационного критерия Байеса (ВІС), представляющего собой функцию правдоподобия, с использованием пакета MCLUST в программе R (Fraley et al., 2012; R Development Core Team, 2010), которая доступна для свободного пользования на сайте: <u>http://www.r-</u> project.org/. Данные представляют собой измерения длины и ширины отпечатков; при наличии измерялось до 50-100 экземпляров каждого вида. В этом исследовании были использованы результаты одномерного BIC анализа по отдельным параметрам (например, длина или ширина). MCLUST представляет собой программный кластерного анализа, выполняющий пакет для многоуровневые параметрические Гауссовы алгоритмы кластеризации (Fraley, Raftery, 1999). Этот подход помогает определить наиболее вероятное количество статистически распознаваемых размерных классов (кластеров), полученное при использовании данных измерений, которое соответствует количеству отдельных возрастных групп в популяции (Darroch et al., 2013). Этот метод уже был ранее успешно использован для анализа палеоэкологической структуры сообществ эдиакарских макроорганизмов из местонахождения Мистейкен Пойнт на Ньюфаундленде (Darroch et al., 2013) и для двух скоплений Юго-Восточного Беломорья (Закревская, 2009, 2011, 2013а; Zakrevskaya, 2011, 2014), также включенных и в настоящее исследование. Вслед за Саймоном Дэрроу с соавторами (Darroch et аl., 2013) в ЭТОМ исследовании используется логарифмическое преобразование размерных данных. Оно лучше отражает размерные и возрастные распределения в сравнении с непреобразованными данными и предоставляет более точное отображение палеоэкологической (Darroch al., 2013). Таким структуры et образом, логарифмическое преобразование (натуральный логарифм) данных по длине, ширине и диаметру осуществлялось перед применением BIC. Существует способа два интерпретации результатов в MCLUST: предполагая равное или неодинаковое распределение (дисперсию) кластеров. В статье С. Дэрроу (Darroch et al., 2013)

было показано, что при данном анализе следует использовать равное распределение, так как в противном случае часть полученных результатов окажется биологически нереалистичной. Информационный критерий Байеса представляет собой один из лучших подходов для изучения палеоэкологической структуры по сравнению с другими анализами, основанными на использовании моделей, так как он дает сравнение наилучших вариантов при различном количестве оцениваемых параметров (Fraley, Raftery, 2007; Darroch et al., 2013).

С целью всестороннего изучения имеющегося материала в процессе написания данной работы применялись различные дополнительные методики исследований. Фоссиленосные поверхности скоплений изучались под ПИН РАН (CamScan) для обнаружения сканирующим микроскопом в фоссилизированных остатков микроорганизмов из микробного мата, которому приписывается важная роль в экологии и тафономии вендских организмов (см. 5). Глава Методика сравнительного анализа комплексов вендских макроорганизмов по регионам мира применялась для уточнения существующих палеогеографических схем позднего венда и выяснения наиболее вероятных палеогеографических и палеоклиматических обстановок, характерных для изученных сообществ (см. Глава 6).

Одно из многих преимуществ Беломорского материала заключается в том, тектонические деформации фоссиленосных слоев здесь абсолютно ЧТО минимальны, и поэтому в отличие от других мировых местонахождений Юго-Восточного экземпляры ИЗ Беломорья не требуют применения специальных методов ДЛЯ более точного определения размерных И пространственных отношений между организмами. К примеру, при проведении схожих палеоэкологических исследований эдиакарских ископаемых Авалонского комплекса (п-ов Ньюфаундленд) потребовалось применение метода ретродеформации (Darroch et al., 2013), так как слои свиты Мистейкен Пойнт на всей территории Авалонского полуострова испытали сильную тектоническую деформацию, отразившуюся в значительном (до 40 процентов) укорачивании всех ископаемых, изменении их формы и ориентации структур (Seilacher, 1999; Wood et al., 2003; Laflamme et al., 2004). В процессе ретродеформации с помощью математических изменений все формы, угловые и пространственные зависимости ископаемых восстанавливаются до их исходных значений.

Глава 4. Результаты статистического анализа локальных скоплений отпечатков

4.1. Палеоэкологические параметры сообществ изученных скоплений

Некоторые простые параметры сообществ, включая количество видов, плотность распределения ископаемых, индексы разнообразия и равномерности распределения Шеннона, и индексы доминирования были рассчитаны при помощи программы PAST (Hammer et al., 2001) (программа доступна для свободного пользования на сайте: <u>http://folk.uio.no/ohammer/past/</u>) с целью описания и дальнейшего сравнения палеоэкологической структуры этих сообществ между собой (табл. 8, 9). Измеренные площади раскопов изученных скоплений, из которых были получены все данные для подсчетов параметров сообществ, составляют: 15.4 м² в скоплении K1(V), 16.7 м² в скоплении K2(VI), 13 м² в скоплении L3(XIII), 14.4 м² в скоплении SL1(VII), 6.3 м² в скоплениях SZ1(XX) и Z2(III), 2.6 м² в скоплении Z1(I), 3.5 м² в скоплении Z7(XVII), 29.4 м² в скоплении Z11(XXII) и 5.9 м² в скоплении Z12(XXIII).

Наиболее богатыми по количеству видов являются скопления SL1(VII) и Z11 (XXII). Несмотря на тот факт, что площадь раскопа в скоплении Z11 (XXII) практически в два раза больше, чем в скоплении SL1(VII), количество видов в этих скоплениях очень близкое (13 и 12 видов в скоплениях Z11(XXII) и SL1(VII), соответственно) (табл. 8). Количество видов в других скоплениях ниже: от 8 видов в скоплениях K2(VI) и Z1(I) до 1 вида в скоплении Z12(XXIII) при варьировании площади раскопов от 2.6 до 16.7 м² (см. табл. 8). Количество отпечатков ископаемых по данным из разных местонахождений, также как и плотность ископаемых в скоплениях различается, последняя составляет от 2.38 (скопление Z2(III)) до 170.99 экземпляров (скопление Z11(XXII)) на 1 м² (табл. 9). Что касается других палеоэкологических параметров, то они также значительно различаются в некоторых скоплениях. Например, такие скопления, как L3, SZ1, Z11, Z12, а также K1 характеризуются довольно высокими
показателями индексов доминирования (от 0.6 до 1) и низкими показателями индексов разнообразия Шеннона (от 0 до 0.7) (табл. 9). В то время как в скоплениях K2, SL1, Z1, Z2 и Z7 наблюдается противоположная картина: для них характерны низкие показатели доминирования (от 0.2 до 0.5) и высокие значения индексов разнообразия Шеннона (от 0.8 до 1.9) (табл. 9).

Ископаемое скопление	Площадь (м ²)	Количество экземпляров	Доминирующие таксоны	Количество видов
K1(V)	15,4	131	Dickinsonia sp.	6
K2(VI)	16,7	139	Dickinsonia sp.	8
L3(XIII)	13	52	Dickinsonia menneri	2
SL1(VII)	14,4	390	Dickinsonia sp./Kimberella quadrata	12
SZ1(XX)	6,3	81	Onega stepanovi	4
Z1(I)	2,6	33	Kimberella quadrata	8
Z2(III)	6,3	15	Dickinsonia sp.	4
Z7(XVII)	3,5	26	Dickinsonia sp.	3
Z11(XXII)	29,4	5027	Aspidella sp.	13
Z12(XXIII)	5,9	449	Aspidella sp.	1

Табл. 8. Общие характеристики изученных скоплений на основании данных по раскопам: общее количество отпечатков ископаемых, доминирующие таксоны и количество видов.

Наиболее вероятной причиной такого разделения является высокое преобладание некоторых таксонов в скоплениях первой группы: дисковидных структур Aspidella sp. в скоплениях Z11(XXII) и Z12(XXIII), представителей рода Dickinsonia в скоплениях K1(V) и L3(XIII), и отпечатков Onega stepanovi (Табл. II, фиг. 3) в скоплении SZ1(XX). Показатели индексов равномерности распределения Шеннона в изученных скоплениях очень разнообразные (от 0.3 до 1), и они не соответствуют разделению на два класса, которое характерно для выше указанных индексов (см. табл. 9).

Ископаемое скопление	Плотность ископаемых (экз/м ²)	Индекс доминирования	Индекс разнообразия Шеннона	Индекс равномерности распределения Шеннона
K1(V)	8,51	0,6555	0,758	0,3557
K2(VI)	8,32	0,4554	1,199	0,4144
L3(XIII)	4	0,7396	0,4293	0,7681
SL1(VII)	27,08	0,1897	1,902	0,5582
SZ1(XX)	12,86	0,7141	0,6103	0,4602
Z1(I)	12,69	0,315	1,525	0,5745
Z2(III)	2,38	0,4222	1,078	0,7344
Z7(XVII)	7,43	0,4822	0,8102	0,7494
Z11(XXII)	170,99	0,7889	0,5037	0,1273
Z12(XXIII)	76,1	1	0	1

Табл. 9. Общие палеоэкологические характеристики изученных скоплений на основании данных по раскопам: плотность ископаемых (экз/м²), индексы доминирования, разнообразия и равномерности распределения Шеннона.

Сравнение структуры сообществ между Беломорскими комплексами и комплексами из других мировых вендских местонахождений может быть осуществлено, используя такие параметры, как общее количество видов, состав сообществ, а также индексы разнообразия и равномерности распределения (Закревская, 2015). К настоящему времени такие анализы были проделаны еще только в двух других богатых местонахождениях вендской биоты – Хребты Флиндерс в Австралии (Droser et al., 2006) и Мистейкен Пойнт на Ньюфаундленде (Clapham et al., 2003). В результате сравнения этих двух местонахождений, данные из Австралии и Ньюфаундленда показали схожие показатели видового богатства и равномерности распределения, в пределах значений современных морских сообществ (Droser et al., 2006). Различия в площадях раскопов у разных местонахождений, из которых был отобран материал, являются важным ограничивающим фактором для таких сравнений. Однако можно сделать приблизительные оценки сходства, используя эти разнородные данные.

Сравнение состава Беломорских комплексов с австралийскими данными указывает на наличие десяти общих таксонов (Archaeaspinus, Aspidella,

Dickinsonia, Hiemalora. Kimberella, Palaeophragmodyctia, Parvancorina, Tribrachidium, Vaveliksia, Yorgia), в то время как между изученными комплексами Юго-Восточного Беломорья и комплексами из местонахождения Мистейкен Пойнт присутствуют только два общих таксона (Hiemalora, Aspidella). Максимальное видовое разнообразие в этих ископаемых сообществах довольно близкое: Австралия — 2-11 видов (Droser et al., 2006); Мистейкен Пойнт – 3-12 видов (Clapham et al., 2003); Юго-Восточное Беломорье – 1-13 видов (см. табл. 8). Такие палеоэкологические параметры, как плотность ископаемых, индексы разнообразия и равномерности распределения, можно сравнить между ископаемыми сообществами Белого моря (см. табл. 9) и Мистейкен Пойнт (данные по комплексам Ньюфаундленда из Clapham et al., 2003). Значения плотности ископаемых в комплексах Мистейкен Пойнт составляют 7.9 – 149.3 экз/м². В результате данные большинство изученных комплексов (таких как K1(V), K2(VI), SL1(VII), SZ1(XX), Z1(I) и Z12(XXIII)) попадают в пределы данных значений, за исключением комплексов L3(XIII), Z2(III) и Z7(XVII), показывающих более низкие значения (2.38-7.43 экз/м²), и комплекса Z11(XXII) с более высоким показателем (171 экз/м²) этого параметра. Коэффициент разнообразия Шеннона имеет довольно близкие значения в ископаемых сообществах Белого моря и Мистейкен Пойнт: Мистейкен Пойнт -0.46-1.54; Белое море - 0.43-1.9, за исключением комплекса Z12(XXIII), где он равен нулю из-за наличия только одного таксона по данным раскопок (см. табл. 9). Коэффициент равномерности распределения Шеннона показывает распределение индивидуальных представителей по таксонам, его значение в большинстве изученных комплексов (0.35 — 0.77) попадает в пределы величин этого параметра в комплексах Мистейкен Пойнт (0.26 – 0.86). Единственными исключениями являются скопления Z11(XXII) и Z12(XXIII). В комплексе Z12(XXIII) коэффициент равномерности распределения равен 1 из-за наличия только одного вида, в то время как комплекс Z11(XXII) демонстрирует очень низкие значения этого показателя (0.13) в связи с высоким содержанием Aspidella (см. табл. 9). Однако два комплекса в Южной Австралии (Mmb2 и FL), в которых сильно доминируют отпечатки Aspidella, демонстрируют еще более значения разнообразия и равномерности распределения (индекс низкие равномерности распределения – менее 0.05), чем комплекс Z11(XXII) (см. fig. 4, Droser et al., 2006). Таким образом, можно заключить, что комплексы Юго-Восточного Беломорья, Ньюфаундленда и Южной Австралии в большинстве случаев демонстрируют сопоставимые значения палеоэкологических параметров, включая количество видов, разнообразие и равномерность распределения. Значения этих параметров находятся в пределах, характерных для современных морских сообществ (Droser et al., 2006).

4.2. Анализ палеоэкологической структуры локальных скоплений отпечатков

Анализ палеоэкологической структуры локальных скоплений отпечатков осуществлялся на основании результатов распределения экземпляров по размерам, используя одномерный анализ ВІС. В результате размерные данные для каждого вида ископаемого были разделены на наиболее вероятное количество классов, либо была доказана их принадлежность к одному классу. На полученных результатов можно увидеть, что разделение на основании размерные классы для каждого вида в различных скоплениях совпадает в большинстве случаев (в обоих случаях с предполагаемым равномерным и распределением), неравномерным несмотря на заметные различия В таксономическом составе скоплений (см. табл. 5). Большая часть подвижных организмов объединяется в один класс в изученных скоплениях, включая такие таксоны, как Cyanorus (Z11(XXII), SL1(VII), Z1(I)), Onega (Z11(XXII), SL1(VII), SZ1(XX)), Tamga (Z11(XXII)), Solza (SL1(VII)), Andiva (Z1(I)) и Archaeaspinus (Z1(I)) (рис. 17, 18). Ископаемое Kimberella quadrata представлено двумя размерными классами (рис. 20) в большинстве изученных скоплений (SL1(VII), Z1(I), Z11(XXII) и Z12(XXIII)) (учитывались такие скопления, в которых

содержится достаточное количество материала для проведения анализа). Наиболее четко такая картина наблюдается в скоплениях SL1(VII) и Z1(I), несмотря на заметные различия в размерных диапазонах экземпляров в этих скоплениях: например, в скоплении Z1(I) содержатся очень крупные экземпляры Kimberella (до 139 мм в длину), а в скоплении SZ1(XX) очень маленькие (до 9 мм в длину) (см. Глава 3). Parvancorina minchami (Табл. II, фиг. 11) из скоплений Z11(XXII), Z1(I) и Z7(XVII) и Parvancorina sagitta (Табл. II, фиг. 10) из SL1(VII) формируют два размерных класса (рис. 19), причем большая часть экземпляров во всех перечисленных скоплениях имеет небольшие размеры. А в скоплении K2(VI) совокупность экземпляров Parvancorina minchami объединяется в один размерный класс, представленный отпечатками еще меньшего размера (до 5.9 мм в длину) (рис. 19). Совокупности экземпляров ископаемых Vendia rachiata (Табл. II, фиг. 8) из скопления SL1(VII) и Yorgia waggoneri из скопления Z1(I) подразделяются на два размерных класса (рис. 17, 18), причем Vendia представлена довольно мелкими экземплярами (до 12 мм в длину), а Yorgia экземплярами разных размеров, вплоть до очень крупных (до 152 мм в длину).

Экземпляры, относящиеся к разным видам рода Dickinsonia, представлены в различных скоплениях как одним, так и двумя размерными классами. Отпечатки Dickinsonia sp. формируют один размерный класс в таких скоплениях, как Z7(XVII), K1(V) и Z2(III), а два размерных класса – в скоплениях SL1(VII), Z1(I) и K2(VI) (рис. 21, 22). Однако в случае скоплений SL1(VII) и K2(VI) второй размерный класс включает в себя экземпляры гораздо более крупного размера, чем все остальные, но представленные в очень небольшом количестве.

Экземпляры вида Dickinsonia costata из скоплений Z11(XXII) и Z1(I) имеют очень широкий размерный диапазон (3.4-140.4 мм в длину в скоплении Z11(XXII) и 3.7-97.7 мм в длину в скоплении Z1(I)) и представлены двумя размерными классами в обоих скоплениях (рис. 22). А экземпляры, относящиеся к видам Dickinsonia menneri из скопления L3(XIII) и Dickinsonia lissa (Табл. II,

фиг. 14) из скопления Z1(I), напротив представлены отпечатками довольно маленького размера и составляют один размерный класс в обоих скоплениях (рис. 22).

Ситуация разделением размерные организмов, с на классы y интерпретируемых как седентарные, отличается от той, что наблюдается у подвижных форм. Большая часть седентарных видов, таких как Tribrachidium heraldicum (Табл. III, фиг. 7) из скоплений SL1(VII) и Z1(I), Palaeophragmodictya spinosa из скопления SL1(VII), Albumares brunsae (Табл. III, фиг. 6) из скопления SZ1(XX), Vaveliksia vana (Табл. III, фиг. 10) из скопления Z2(III) и Aspidella sp. (Табл. III, фиг. 12) из скопления Z1(I), характеризуются сравнительно широким размерным диапазоном (например, диаметр Aspidella sp. из скопления Z1(I) составляет от 3.1-162.8 мм). Однако они представлены одним размерным классом в этих скоплениях (рис. 23, 24). Отпечатки седентарных ископаемых из Z11(XXII) Z12(XXIII), скоплений И представленные родом Aspidella, встречаются в этих скоплениях в очень большом количестве. Они имеют довольно широкий размерный диапазон, особенно в скоплении Z11(XXII), и разделяются на два размерных класса (рис. 23). В случае скопления Z11(XXII) второй класс представлен только 1-2 экземплярами очень крупного размера.

Е.А. Сережниковой (2005а) была изучена обширная поверхность (площадью 4.5 м²) с большим количеством прикрепительных образований вида Ediacaria flindersi, приуроченная к скоплению Z5(XV), невключенному в данное исследование. В результате на гистограммах распределения по размерам для радиусов эдиакарий, представленных экземплярами разного размера, было получено одновершинное распределение, что, вероятно, соответствует одному возрастному классу в популяции (Сережникова, 2005а). Это соответствует результатам, полученным для прикрепительных образований рода Palaeophragmodictya и Aspidella из скоплений SL1(VII) и Z1(I), соответственно.



2

0

встречаемость

4

ო

2

Ť

0

Г 2

4 6

г 4

6

Z1 (I)

8 10

длина (мм)



ഹ

4

ო

2 ÷

0

Г 1



ר 2

L 1.5

In длины





Рис. 17. Статистические гистограммы, демонстрирующие частоту встречаемости размеров экземпляров (длина (в мм) и натуральный логарифм длины) и кривые BIC (Е – равномерное, V – неравномерное распределение) для ископаемых видов изученных скоплений, представленных в количестве более 20 экземпляров. На графиках, демонстрирующих кривые BIC, здесь и далее по оси Х указывается количество размерных классов (кластеров), а по оси Y логарифм коэффициента правдоподобия (logLik); количество размерных классов с наивысшим коэффициентом правдоподобия представляет собой наиболее статистически вероятный вариант.

Рис. 18. Статистические гистограммы, демонстрирующие частоту встречаемости размеров экземпляров (длина (в мм) и натуральный логарифм длины) и кривые BIC (Е – равномерное, V – неравномерное распределение) для ископаемых видов изученных скоплений, представленных в количестве более 20 экземпляров.



встречаемость



Δ

Tamga hamulifera



Vendia rachiata





Рис. 19. Статистические гистограммы, демонстрирующие частоту встречаемости размеров экземпляров (длина (в мм) и натуральный логарифм длины) и кривые BIC (Е – равномерное, V – неравномерное распределение) для ископаемого рода Parvancorina. Показаны только те скопления, где данные ископаемые представлены в количестве более 20 экземпляров.

Рис. 20. Статистические гистограммы, демонстрирующие частоту встречаемости размеров экземпляров (длина (в мм) и натуральный логарифм длины) и кривые BIC (Е – равномерное, V – неравномерное распределение) для ископаемого рода Kimberella. Показаны только те скопления, где данные ископаемые представлены в количестве более 20 экземпляров.







Рис. 21. Статистические гистограммы, демонстрирующие частоту встречаемости размеров экземпляров (длина (в мм) и натуральный логарифм длины) и кривые BIC (Е – равномерное, V – неравномерное распределение) для ископаемого рода Dickinsonia. Показана часть скоплений, где данные ископаемые представлены в количестве более 20 экземпляров.

Рис. 22. Статистические гистограммы, демонстрирующие частоту встречаемости размеров экземпляров (длина (в мм) и натуральный логарифм длины) и кривые BIC (Е – равномерное, V – неравномерное распределение) для ископаемого рода Dickinsonia. Показана часть скоплений, где данные ископаемые представлены в количестве более 20 экземпляров.





Рис. 23. Статистические гистограммы, демонстрирующие частоту встречаемости размеров экземпляров (длина (в мм) и натуральный логарифм длины) и кривые BIC (Е – равномерное, V – неравномерное распределение) для ископаемых, интерпретируемых как седентарные. Показана часть скоплений, где данные ископаемые представлены в количестве более 20 экземпляров.



Рис. 24. Статистические гистограммы, демонстрирующие частоту встречаемости размеров экземпляров (длина (в мм) и натуральный логарифм длины) и кривые BIC (Е – равномерное, V – неравномерное распределение) для ископаемых, интерпретируемых как седентарные. Показана часть скоплений, где данные ископаемые представлены в количестве более 20 экземпляров.

Все остальные ископаемые, встречающиеся в изученных скоплениях, но не приведенные на рисунках, представлены в коллекциях в количестве недостаточном для проведения анализа частотного распределения. Для проведения таких анализов в будущем потребуется дополнительный материал.

Помимо гистограмм, демонстрирующих частоту встречаемости размеров, для всех изученных ископаемых, чье количество превышает 20 экземпляров, с помощью программы статистической обработки данных R были также построены графики плотности распределения. Эти графики демонстрируют, что распределения размеров у большинства видов в пределах отдельного ископаемого скопления или между разными скоплениями перекрываются (рис. 25, 26, 27, 28). Два или более пика на графиках плотности четко видны у таких таксонов, как Dickinsonia (в скоплениях SL1(VII), Z11(XXII), L3(XIII), K1(V) и K2(VI)); Kimberella (в скоплениях SL1(VII), Z11(XXII), SZ1(XX) и Z1(I)); Tribrachidium (в скоплениях SL1(VII) и Z1(I)); Parvancorina (в скоплениях Z11(XXII), Z7(XVII), K2(VI) и Z1(I)); Cyanorus (в скоплении Z11(XXII)); Aspidella (в скоплении Z11(XXII)) и Archaeaspinus (в скоплении Z1(I)).

На основании полученных результатов наблюдается картина, когда один и тот же таксон может быть представлен как одним, так и двумя размерными классами в различных скоплениях (например, Aspidella, Dickinsonia, Kimberella, Parvancorina). В первую очередь это может быть связано с разницами в площадях раскопов И богатстве ископаемых скоплений, оказывающих решающее влияние на количество, имеющегося для обработки, материала. Это подтверждается тем, что два размерных класса у ископаемых в большинстве случаев наблюдаются именно в наиболее богатых скоплениях, дающих самую выборку. Другие объяснения таких различий, большую связанные С биологическими и экологическими причинами, будут рассмотрены в главе 7.



Рис. 25. Графики плотности распределения для ископаемых из скоплений SL1(VII), Z11(XXII), SZ1(XX) и Z2(III). Показаны только те виды, которые представлены в количестве более 20 экземпляров.



Рис. 26. Графики плотности распределения для ископаемых из скоплений Z7(XVII), Z12(XXIII) и L3(XIII). Показаны только те виды, которые представлены в количестве более 20 экземпляров.



Рис. 27. Графики плотности распределения для ископаемых из скоплений K1(V) и K2(VI). Показаны только те виды, которые представлены в количестве более 20 экземпляров.



Рис. 28. Графики плотности распределения для ископаемых из скопления Z1(I). Показаны только те виды, которые

представлены в количестве более 20 экземпляров.

Глава 5. Анализ микробных поверхностей

5.1. Внешнее морфологическое описание микробных поверхностей изученных скоплений

Что такое микробный мат

Термин «микробный мат» в литературе часто трактуется по-разному. В зарубежных работах ОН понимается широко И подразумевает «любую макроскопическую пленку, растущую на поверхности осадка, построенную или населяемую индивидами микроорганизмов и продуктами их жизнедеятельности, которые можно изучать только микроскопически» (Callow, Brasier, 2009; Krumbein et al., 2003). Термин «микробный», таким образом, относится к широкому ряду организмов от бактерий до водорослей и грибов (Callow, Brasier, 2009). Российские ученые обычно понимают термин "микробный мат" более узко, как сообщество микроорганизмов с обязательной слоистой структурой (рис. 29), чаще используя более конкретный термин – «циано-бактериальный мат» (Бурзин, 2003).

В каждом из слоев современного мата развиваются определенные виды микроорганизмов. В верхнем слое обитают цианобактерии, представляющие собой фотоавтотрофных бактерий и осуществляющие фотосинтез с выделением кислорода. Ниже, на границе проникновения света, располагается слой аноксигенного фотосинтеза, в котором живут пурпурные бактерии. Под ним находится слой анаэробных органотрофных бактерий, которые осуществляют разложение мортмассы продуцентов. Самый нижний слой представляет собой зону сульфатредукции, где обитают микроорганизмы, разлагающие органику и продуцирующие сероводород и метан в анаэробных условиях (Герасименко, Ушатинская, 2002).



Рис. 29. Строение циано-бактериального мата: I – зона оксигенного фотосинтеза с развитием цианобактерий; II – зона аноксигенного фотосинтеза с развитием пурпурных бактерий; III – зона захоронения цианобактерий с прослоями карбоната кальция; IV – аноксигенная зона развития сульфатредуцирующих бактерий (Герасименко, Ушатинская, 2002).

Г.А. Заварзин считает сам термин «мат» не вполне удачным и предлагает использовать вместо него два термина, предложенные Б.Л. Исаченко (1927): «кожа» для плотных циано-бактериальных сообществ и «войлок» для альгобактериальных сообществ с участками свободного пространства (Заварзин, 2003). На данном этапе исследования вендских матов мы пока не может с точностью утверждать, какие именно организмы их образовывали, поэтому в данной работе будет использоваться более общее, близкое к зарубежному, понятие – «микробный мат». Под «микробной поверхностью» в данной работе подразумевается фоссиленосная поверхность, характеризующаяся наличием специфических морщинистых структур, которые интерпретируются как имеющие микробное происхождение, т. е. представляющая собой отпечаток поверхности микробного мата (смотри ниже).

Вендские маты

Современные микробные маты, за исключением эфемерных образований грунтов, могут существовать на поверхности разных ЛИШЬ В редких экстремальных условиях (при повышенной солености, температуре ИЛИ щелочности среды) (Заварзин, 2003). В докембрии ограничений для их широкого распространения, очевидно, не существовало. Обнаружение огромного количества складчатых и морщинистых структур на поверхностях напластования в докембрийских осадочных породах привело к мнению, что микробные маты были широко распространены в водоемах того времени. Эти складчатые структуры считаются индикаторами былого существования матов и сохраняются на поверхностях напластования слоев, о которых и пойдет речь в этой главе. Структуры микробных матов также иногда могут сохраняться и внутри вышележащих слоев песчаника. Можно наблюдать, как поверхность начинает заворачиваться в толщу осадка вместе со всеми расположенными на ней морщинистыми структурами и отпечатками, при этом сформировавший ее объект выступает как упругая субстанция (Иванцов, Малаховская, 2002; Fedonkin et al., 20076; Иванцов, 2008). Многим из таких структур приписывается микробное происхождение (Noffke, 2009). В конце этой главы приведены исследования фоссиленосных поверхностей под сканирующим микроскопом, в результате обнаружены ископаемые остатки, представляющие которых были собой 5.2). возможных матообразователей (см. глава Похожие остатки были обнаружены в отложениях надсерии Лонгминд (Longmyndian supergroup) в Англии, где они образовывали крупные переплетающиеся скопления, возможно представляющие собой остатки микробного мата (Callow, Brasier, 2009). Вместе с микробными структурами часто встречаются трещины синерезиса, борозды выпахивания, слепки со знаков ряби и другие. Часть из этих осадочных текстур предположительно представляет собой отражение рельефа морского дна, подстилающего микробный мат, что позволяет говорить о сравнительно небольшой толшине мата.

Матам отводится важная роль в экологии вендских организмов, для которых они были, по-видимому, и субстратом и источником пищи (Seilacher, 1999), а также источником кислорода в мелководно-морских обстановках в зоне фотосинтеза. Микробным матам также приписывается большое значение в тафономии некоторых типов сохранности вендских организмов (флиндерский тип по Narbonne, 2005). Модель микробной «посмертной маски» является одной из наиболее распространенных и широко принимаемых для объяснения тафономии вендских организмов (Gehling, 1999; Gehling, 2005; Darroch et al., 2012). Согласно этой модели организмы, жившие на слагающих субстрат матах, оказывались захороненными во время оползневых или штормовых событий. Затем тела начинали разлагаться, что приводило к полному израсходованию запасов доступного кислорода аэробными микробами и создавало локальные аноксидные условия. В таких аноксидных условиях восстановленное железо вступало в реакцию с сульфидом водорода (полученным в результате восстановления сульфата, содержащегося в морской воде), в результате чего образовывались моносульфиды железа и другие предшественники пирита. По одному из вариантов этой модели минералы сульфида железа формировали пиритовую посмертную маску вокруг тел организмов, и, таким образом, сохранялись отпечатки этих тел. Экспериментальная проверка этой модели была успешно осуществлена группой ученых, изучающих тафономию вендских организмов, во главе с С. Дэрроу (Darroch et al. 2012). Микробный мат также играл важную роль в сохранении вендских следов, которые по сравнению с самими ископаемыми встречаются довольно редко. Это связано с тем, что животные, просто ползающие по микробному мату, не оставляли на нем следов, и только сильное механическое воздействие, ведущее за собой частичное разрушение мата, могло в дальнейшем сохраниться в виде, например, следа питания (Иванцов, Малаховская, 2002; Иванцов, 2008, 2009, 2011а, 2013).

При диагностике наличия микробных поверхностей многие исследователи в своих работах используют термин MISS – "микробно полученные

седиментационные структуры" (Noffke et al., 2001). Но упоминание структур MISS встречается при описании множества различных поверхностей, встречающихся в терригенных отложениях начиная с архея и до современности (Noffke et al., 2001). Таким образом, этот термин является слишком общим, и его невозможно использовать для описания именно вендских объектов. Также достаточно часто применяется термин "кожа старого слона" (Gehling, 1999; Seilacher, 1999) (рис. 30). Эту разновидность структуры поверхности часто используют как индикатор потенциального наличия макрофоссилий (Fedonkin et 2007а). Однако в вендских отложениях Беломорья на поверхностях al., напластования широким распространением "кожи старого слона" с макрофоссилии встречаются сравнительно редко.

В настоящее время существует два основных типа классификации седиментационных структур микробных матов. Они основываются на процессах, происходящих в микробном мате. Классификация первого типа (Schieber, 2004; Gerdes, 2007) подразделяет седиментационные структуры микробных матов на группы на основании специфических признаков, отражающих процессы роста, метаболизма, физического разрушения И разложения. Альтернативная классификация "микробно полученных седиментационных структур" - MISS (Noffke et al., 2001) отражает этапы биостабилизации, выравнивания, изменения направления роста, прерывания, связывания, отпечатывания и отделения микробных зерен, которые проходит микробный мат в течение своего роста и в дальнейшем. Однако эти классификации были созданы в основном на материале из фанерозойских отложений. Поэтому, учитывая, произошедшую на границе докембрия и кембрия «революцию субстратов», эти классификации невозможно в полной мере использовать для выделения типов седиментационных структур вендских микробных матов. Таким образом, на данный момент общей упорядоченной детальной терминологии для описания именно вендских микробных поверхностей еще не было выработано.



Рис. 30. Структура «кожи старого слона» из верхневендских отложений зимнегорского местонахождения.

Поэтому прежде, чем делать внешнее описание поверхностей необходимо дать определения элементам этих поверхностей. В первую очередь, необходимо разделить все наблюдаемые на этих поверхностях напластования структуры на первичные и вторичные. Первые представляют собой структуры самого мата. Ко вторым относятся вторичные по отношению к мату структуры, существовавшие образования (например, элементы рельефа дна) или структуры, до его образовавшиеся после засыпания мата осадком в процессе литификации слоев. Вторичными по отношению к мату можно считать и располагавшиеся на нем прикрепительные образования, различные макро ископаемые и следы животных, а также псевдофоссилии, такие как Pseudorhizostomites, часто встречающиеся на разных микробных поверхностях. Pseudorhizostomites описывали как остаток организма; по последним гипотезам это результат физических процессов (след, оставшийся после выдергивания с поверхности микробного мата во время шторма некоего прикрепительного образования, либо после прорыва через осадок пузырьков газа (Fedonkin et al., 2007а)).

Мы предлагаем следующую номенклатуру:

<u>Первичные структуры микробной поверхности (отпечатка микробного</u> <u>мата):</u>

Бороздки – узкие тонкие бороздки, иногда расположенные ориентировано в одном направлении, а иногда в виде сетки. Равномерно покрывают поверхность. Размер: доли мм в ширину и до нескольких см в длину.

Бугры – выпуклые образования округлой формы.

По наличию и характеру бугров можно разделить микробную поверхность на: гладкую (если бугры отсутствуют) и бугристую. По размеру бугров последняя разделяется на:

шагреневую (размер бугров очень маленький – 0.5-1 мм).

мелко-бугристую (размер бугров – 1-3 мм);

крупно-бугристую (размер бугров от 3-10 мм).

А по высоте бугров – на: высоко и низко-бугристую. В пределах одной поверхности характер и размер бугров может меняться, они могут быть равномерно рассеяны или собраны в скопления. Поэтому еще одной важной характеристикой является распределение бугров: равномерное или концентрированное в скопления.

Похожие структуры (бугры и бороздки) описывались из местонахождений других стран, например Южной Австралии, местонахождение Flinders Ranges (Brasier, Antcliffe, 2008) и Англии, надсерии Лонгминд (Longmyndian supergroup) (Callow, Brasier, 2009).

Описание поверхностей изучаемых скоплений Юго-Восточного Беломорья

В изучаемых скоплениях микробные поверхности с отпечатками приурочены к подошвам пластов песчаника. На основании принятой нами номенклатуры можно разделить поверхности изучаемых скоплений на две большие группы с равномерным или неравномерным распределением бугров.

1. Поверхности с равномерным распределением бугров:

Поверхности внутри этой группы в свою очередь можно разделить по размеру бугров:

а) Шагреневая поверхность

Карахта К1 (V) (нижний)

Первичная структура поверхности низко-бугристая, с бороздками, практически повсеместно равномерная, только местами бугры уплощены сильнее, образуя еще более сглаженную поверхность (рис. 31). Бугры в основном шагреневой размерности (доли мм, иногда достигают 2 мм).

К вторичным элементам относятся широкие и короткие одиночные, неориентированные борозды (ширина несколько мм, длина 0.5-1.5 см), а также группы высоких бугорков (диаметр отдельных бугорков 1-5 мм), распределенных неравномерно и предположительно образовавшихся до или после образования мата.



Рис. 31. Фоссиленосная поверхность скопления K1(V).

Карахта К2 (VI) (средний)

Первичная структура представлена высоко-бугристой поверхностью с

бороздками (рис. 32). Поверхность шагреневая (диаметр бугров до 1 мм). Распределение бугров равномерное.



Рис. 32. Фоссиленосная поверхность скопления К2(VI).

Вторичные элементы представлены вытянутыми гребнями (ширина 1-3 мм, длина 1-4 см) и крупными одиночными буграми (диаметр 1-5 мм). Гребни ориентированны параллельно друг другу, представляют собой предположительно слепки борозд выпахивания морского дна, образовавшиеся до мата. Встречаются проблематичные остатки Palaeopascichnus.

Лямца L3 (XIII)

Первичная структура поверхности низко-бугристая, с бороздками. Поверхность шагреневая (диаметр бугров до 1 мм). Бугры расположены равномерно (рис. 33).

Вторичные элементы представлены ямками с бугорком посередине (диаметр несколько мм) и бороздками (ширина около 1 мм, длина 0.5-1.5 мм).



Рис. 33. Фоссиленосная поверхность скопления L3(XIII).

Предположительно они представляют собой слепки с трубок, стоявших вертикально (ямки) или лежавших на поверхности (бороздки). Также сохраняются следы проартикулят (Epibaion axiferus). Встречаются проблематичные остатки Palaeopascichnus.

б) Мелко-бугристая поверхность Желтый верхний Z11(XXII)

Первичная структура поверхности мелко-бугристая (от 1-3 мм), высокобугристая с бороздками. Бугры распределены равномерно (рис. 34).

Вторичные элементы представлены одиночными буграми (диаметр 1-2 мм), а также одиночными неориентированными бороздами (ширина до 1 мм, длина 0.5-2 см) и ямками (диаметр 1-3 мм), которые представляют собой слепки с трубок, стоявших вертикально (ямки) или лежавших на поверхности (бороздки). Поверхность покрыта многочисленными круглыми прикрепительными образованиями, диаметром 1-1.5 см (рис. 35).



Рис. 34. Фоссиленосная поверхность скопления Z11(XXII).



Рис. 35. Дешифрированный участок фоссиленосной поверхности скопления Z11(XXII).

Последние вогнутые, плоско-конические, по ним образуются трещины, и порода распадается на более мелкие фрагменты. Мощность слоя сокращается до нескольких миллиметров над прикрепительными дисками стебельчатых

организмов, причем уменьшение идет с двух сторон: снизу – за счет собственной высоты прикрепительного диска, и сверху – за счет широкой воронки ненакопления, образовавшейся вокруг предполагаемого стебля.

Желтый нижний Z12(XXIII)

Первичная структура поверхности высоко-бугристая, в основном мелкобугристая (1-3 мм), местами шагреневая (доли мм). Бугры распределены равномерно, присутствуют бороздки (рис. 36).



Рис. 36. Фоссиленосная поверхность скопления Z12(XXIII).

Вторичные элементы представлены одиночными буграми (диаметр 1-5 мм) и их скоплениями. Также встречаются одиночные неориентированные борозды (ширина доли мм, длина 0.5-2 см) и ямки (диаметр 1-2 мм), которые представляют собой слепки с трубок. На некоторых образцах наблюдаются широкие валики (ширина около 5 см), представляющие собой слепки со знаков ряби. Встречаются проблематичные остатки Palaeopascichnus.

2. Поверхности с неравномерным распределением бугров:

а) Шагреневая поверхность Сюзьма SZ1 (XX)

Первичная структура поверхности низко-бугристая с бороздками. Бугры в основном шагреневой размерности (доли мм), местами мелкой (до 2 мм), распределены неравномерно, между их скоплениями образуются поля с практически гладкой поверхностью (рис. 37).



Рис. 37. Фоссиленосная поверхность скопления SZ1(XX).

Вторичные элементы представлены высокими бугорками и ямками разных размеров (от нескольких мм до 1 см), расположенными одиночно или собранными в крупные скопления, по-видимому, слепками с частиц органического или минерального (глинистого) детрита. Также встречаются крупные гребни (ширина 2-5 мм, длина 2-4 см), ориентированные в основном параллельно друг другу и представляющие собой слепки с борозд выпахивания.

а) Поверхность от мелко до крупно-бугристой Кимберелловые линзы Z1 (1)

Первичная структура поверхности неравномерная, низко-бугристая с бороздками (рис. 38); от мелко (1-3 мм) до крупно-бугристой (3-7 мм).



Рис. 38. Фоссиленосная поверхность скопления Z1(I).

Вторичные элементы представлены крупными высокими гребнями (ширина 0.2-1 см, длина 1-10 см), ориентированными параллельно, которые представляют собой залеченные трещины. Также встречаются редкие бугры и ямки (диаметр несколько мм), ожелезненные поля разложившейся органики неправильной формы и скопления пиритизированных нитевидных водорослевых талломов, часто изогнутых, свободно лежащих на поверхности. Сохраняются редкие следы питания животного Kimberella и проблематичные остатки Palaeopascichnus.

Ергиевый пласт Z2 (III)

Первичная структура поверхности высоко-бугристая. Бугры расположены
неравномерно, концентрируются в скопления, различающиеся по размеру отдельных бугорков от мелко-бугристых (диаметр 1-3 мм) до преобладающих крупно-бугристых (3-8 мм). Встречаются редкие бороздки (рис. 39).



Рис. 39. Фоссиленосная поверхность скопления Z2(III).

Вторичные элементы представлены одиночными крупными ямками (диаметр 0.5-1.5 см), иногда с пятнами разложившейся органики, а также крупными буграми (диаметр 1-2 см). Здесь часто встречаются следы проартикулят разных видов (Иванцов, 2011а; 2013), без четких краев, имеющие более гладкую поверхность. Также встречаются единичные пиритизированные нитевидные водорослевые талломы.

Солза SL1 (VII)

Первичная структура поверхности высоко-бугристая, от мелко (1-3 мм) до крупно-бугристой (3-6 мм), с бороздками. Бугры распределены неравномерно, их распределение ограничено развитием вторичных элементов (рис. 40).

Вторичные элементы представлены одиночными неравномерно распределенными крупными буграми (диаметр от 5 мм), ямками (диаметр 3-5

мм) и очень редким гребнями (ширина 1-3 мм, длина 0.5-2 см). Часто встречаются крупные пятна разложившейся органики разнообразной формы и размера с мелко-бугристой поверхностью, сильно ожелезненной, как бы покрытой железистой коркой. Также широко распространены гладкие поля с четкими веерообразными пучками тонких гребней (слепки с царапин на микробном мате), представляющие собой следы питания ископаемого Kimberella quadrata (Иванцов, 2009; 2013).



Рис. 40. Фоссиленосная поверхность скопления SL1(VII).

Еловый – Южное Z7 (XVII)

Первичная структура поверхности неравномерная, бугристая от высоко до низко-бугристой, размеры бугров от мелких до крупных (1-6 мм), с бороздками (рис. 41).

Вторичные элементы представлены единичными гребнями (ширина 2-6 мм, длина 1-3 см), ориентированными в основном параллельно и редкими буграми

(диаметр несколько мм). Также встречаются одиночные неориентированные борозды (ширина доли мм, длина 0.5-2 см) и ямки (диаметр 1-2 мм), которые представляют собой слепки с трубок, и массовые следы проартикулят Epibaion.



Рис. 41. Фоссиленосная поверхность скопления Z7(XVII).

5.2. Структуры микробных поверхностей по данным электронной микроскопии.

Известно несколько примеров сохранения в докембрийских отложениях остатков строящих маты микроорганизмов, находящихся в ассоциации с текстурами микробных поверхностей (Callow, Brasier, 2009; Noffke et al., 2001). Изучение таких поверхностей под электронным сканирующим микроскопом может дать новые сведения о характере матов и о природе слагавших их микроорганизмов.

В результате изучения микробных поверхностей из отложений позднего

венда Юго-Восточного Беломорья (скопления Z1(I), Z2(III), Z11(XXII), Z12(XXIII), SL1(VII), L3(XIII)) под сканирующим электронным микроскопом (CamScan) было обнаружено несколько структур, которые можно интерпретировать как ископаемые органические остатки.

Пиритизированные нити.

Встречаются в скоплениях Z1(I), SL1(VII) и Z2(III). По размеру среди пиритизированных нитей можно выделить нити I, II и III порядков.

Нити I порядка (Табл. I, фиг. 1-2) видны на фоссиленосной поверхности невооруженным глазом, по размерам (ширина 30-50 мкм) соответствуют эукариотным водорослям. Нити состоят из фрамбоидов пирита (рис. 42). На поверхности нитей просматриваются поперечные складки, напоминающие перегородки, что также подтверждает их эукариотную природу. Встречаются сильно уплощенные экземпляры, нити были способны сильно изгибаться.



Рис. 42. Элементный анализ пиритизированной нити I порядка из скопления Z1(I).

Нити II порядка (Табл. I, фиг. 3-4) имеют ширину 15-25 мкм. Они замещены фрамбоидальным пиритом. Часто налегают сверху на нити I порядка. Данные нити могут представлять собой остатки как прокариотических так и

эукариотических организмов.

Нити III порядка (Табл. I, фиг. 5-6) состоят из отдельных клеток бактериальной размерности (8-10 мкм). Ha фиг. 6 видны остатки неструктурированного вещества, представляющего собой возможно пиритизированный слизистый чехол, окружавший клетки, что вместе с характерным для бактерий размером указывает на то, что это остатки прокариот. Эти собой микроскопические остатки представляют возможных матообразователей.

Одиночные фрамбоиды пирита, группы фрамбоидов и россыпи отдельных элементов фрамбоидов.

Помимо пиритизированных нитей на поверхностях различных скоплений встречаются фрамбоиды пирита и их группы, иногда в виде редких одиночных фрамбоидов (Z11(XXII), Z12(XXIII)), а иногда в виде крупных скоплений (Табл. I, фиг. 7), покрывающих значительную часть поверхности (Z1(I), SL1(VII)). Также были встречены россыпи отдельных элементов фрамбоидов. Все эти структуры также могут иметь органическое происхождение.

Алюмосиликатные нити.

Нити, отличающиеся по морфологии, размерам и составу от вышеупомянутых макроскопических нитей, были встречены на поверхностях практически всех изучаемых скоплений (Z11(XXII), Z12(XXIII), SL1(VII), L3(XIII)). По составу они алюмосиликатные (Al, Si, K, рис. 43).

Нити представляют собой пучки более мелких нитей (Табл. I, фиг. 8), имеют способность изгибаться, по размерам (5 мкм в ширину) соответствуют бактериальным нитям. Могут наблюдаться одиночные пучки нитей, скопления пучков (Табл. I, фиг. 8) или скопления отдельных элементов пучка (Табл. I, фиг.9). По морфологии и размерам наиболее близки к органостенным трубчатым остаткам рода Polytrichoides (Вейс, 1993).



Рис. 43. Элементный анализ алюмосиликатной нити из скопления Z12(XXIII).

Глава 6. Палеогеография вендского периода

В данной главе приводится обзор имеющихся в литературе данных о палеогеографии позднего венда, полученных с применением палеомагнитных и палеонтологических данных, а также приводятся результаты выполненного оригинального сравнительного анализа комплексов вендских макроорганизмов по регионам мира, с целью выявления наиболее вероятных палеогеографических и палеоклиматических обстановок, характерных для изученных сообществ. Географическое расположение и климатические характеристики места обитания организмов могут оказывать большое влияние на все аспекты их жизни, поэтому необходимо учитывать эти данные при палеоэкологических исследованиях.

6.1. Палеогеография позднего венда на основании палеомагнитных данных

В настоящее время опубликовано множество статей, посвященных палеогеографии венда на основании палеомагнитных данных (например, Condie, 2003; Meert, Torsvik, 2004; Meert, Lieberman, 2008; Torsvik et al., 2008; Li et al., 2008). По доминирующей гипотезе суперконтинент Родиния (McMenamin, McMenamin, 1990), образовавшийся около 1200-900 млн. лет назад, к поздневендскому времени уже распался (Li et al., 2008; Nance et al., 2013). Но споры о том, когда это произошло, и какие континенты образовались после распада Родинии, продолжаются. По наиболее распространенной гипотезе рифтовые процессы происходили в несколько этапов, главный из которых 750 млн. лет назад (Powell et al., 1993) разделил Родинию на две группы кратонов: Австралию, Восточную Антарктику, Индию и кратоны Конго, а затем и Калахари, с одной стороны, и Лаврентию, Балтику, Амазонию, Восточную Африку и кратон Рио-де-ла-Плата, с другой (Torsvik, 2003; Li et al., 2008). Последовавшее затем удаление фрагментов континентов первой группы от Лаврентии привело в начале кембрия к их столкновению и образованию крупного континента Гондвана (Hoffman, 1991; Li et al., 2008; Torsvik et al., 2008). Одна из гипотез также утверждает о существовании на рубеже венда и кембрия другого суперконтинента – Паннотия, образовавшегося после распада Родинии в результате сближения на короткое время континентов Лаврентии и Гондваны (Stump, 1992; Powell, 1995; Nance et al., 2013).

Что касается расположения отдельных континентов в венде, то его определение с помощью только палеомагнитных данных так и остается проблематичным. Существует множество, порой полностью противоположных, вариантов расположения континентов. Например, по одной из реконструкций (Hodych et al., 2004) Лаврентия может располагаться практически на экваторе, а по другой — ближе к полюсу (Meert, Lieberman, 2008). Это связано со сложным характером палеомагнитной записи в поздневендских породах, обусловленной разновозрастных широким распространением вторичных компонент намагниченности, часто полностью уничтоживших древний сигнал, а также с некоторыми особенностями записи первичных компонент, связанными со спецификой геомагнитного поля позднейшего докембрия (Шацилло, 2006; Shatsillo et al., 2005; Abrajevitch, Van der Voo, 2010).

6.2. Уточнение палеогеографических схем позднего венда на основании палеонтологических данных

Для уточнения палеогеографических схем могут применяться и другие методы. В данном исследовании была произведена попытка использовать для этой цели методику сравнительного анализа комплексов вендских макроорганизмов по регионам мира. Эта методика имеет некоторые ограничения в применении, связанные, во-первых, с наличием малого количества таксонов известных ИЗ некоторых мировых местонахождений, И, во-вторых, С неоднозначностью определений некоторых форм. В частности ученые еще не пришли к единому мнению относительно определения циклических отпечатков, которые либо относят к одному роду Aspidella (Gehling et al., 2000), либо считают совершенно несвязанными между собой формами, имеющими разную природу (Grazhdankin, Gerdes, 2007).

Ha протяжении последних 50 лет были открыты уникальные местонахождения вендских ископаемых на разных континентах (Fedonkin et al., 2007а). Наиболее богатыми являются местонахождения на Белом море (Россия), в Южной Австралии, Южной Намибии, п-в Ньюфаундленд, Подолии (Украина) и Англии. Менее богатые местонахождения, обнаруженные в Сибири, Южном Китае, северо-западной части Канады, Индии, в Северной Каролине (США) и в Южной Америке (Бразилия и Аргентина) также являются источником важной информации. Каждое местонахождение характеризуется специфическим комплексом макроостатков, сравнительный анализ которых может дать нам информацию о связях этих областей в вендское время. Марк МакМенамин (1982) разделял комплексы этих местонахождений на две четкие группы: Прото-Гондвану (Балтика и Гондвана), для которой было характерно наличие типичной вендской фауны, и Прото-Лавразию (Сибирь, Китай и Северная Америка), где представлены комплексы раковинных остатков SSF (McMenamin, 1982). По мнению М. МакМенамина, в местонахождениях, относящихся к группе Прото-Лавразии, типичная вендская фауна не встречается. Однако к настоящему времени остатки вендской биоты были найдены во всех этих местонахождениях: Сибири (Nemiana, Hiemalora, Charnia, Aspidella, Palaeopascichnus), Китае (Beltanelliformis, Eoandromeda, Paracharnia) и Северной Америке (Pteridinium, Nimbia). Поэтому его выводы о провинциализме и четкой приуроченности вендской биоты к континентам Прото-Гондваны, где, по его мнению, располагался центр происхождения данной биоты, можно считать устаревшими. Анализ комплексов вендских ископаемых также проводился американским ученым Беном Ваггонером с помощью методов Минимизирующего анализа эндемизма и Фенетической кластеризации (Waggoner, 1999). В результате этой работы наиболее сходными оказались фаунистические комплексы В местонахождениях п-ва Ньюфаундленд и Англии, в то время как комплекс

Южной Австралии наиболее близко соотносился с Беломорским комплексом, северо-западом Канады и Подолией. На основании нескольких единичных находок в Сев. Каролине (США) было выдвинуто предположение о сходстве этого комплекса с комплексом Южной Намибии. В результате было сделано предположение о близком контакте западной окраины Лаврентии и фрагментов восточной Гондваны, и запуске рифтового процесса на данном участке в начале раннего венда или незадолго до этого момента. Эти выводы не согласуются с доминирующей гипотезой об активизации рифтовых процессов и распаде Родинии задолго до наступления вендского периода (Torsvik, 2003; Li et al., 2008). К сожалению, при осуществлении этих исследований, использовались спорные находки из местонахождения Северная Каролина, представленные неясными фрагментами. К тому же некоторые из выявленных таксонов являются синонимами и требуют ревизии. В настоящее время, с открытием ряда новых местонахождений и существенным пополнением коллекций, необходимо проведение повторного сравнительного анализа вендских макроископаемых.

6.3. Сравнительный анализ комплексов вендских макроорганизмов по регионам мира

При выполнении данного исследования сравнивалось сходство таксономического состава местонахождений на родовом уровне (Закревская, 2013б). В настоящее время для определения сходства двух комплексов четыре коэффициента используются В основном (Жаккара, Серенсена, Кульчинского и Охаи). При проведении пробных подсчетом было выяснено, что последние три коэффициента дают очень близкие значения, поэтому было выбрано использование коэффициента Охаи (в работе Янина, 2009 он упоминается как коэффициент Сандо) в качестве меры сходства, как наиболее распространенного (K=c/√ab. c – количество общих родов для двух местонахождений, а — количество родов одного местонахождения, b количество родов другого местонахождения). Учитывались данные по 12

местонахождениям с использованием достоверно установленных таксонов (табл. 10). Было замечено, что целый ряд родов (Charnia, Charniodiscus, Aspidella, Hiemalora, Palaeopascichnus, Nemiana) встречается В большинстве местонахождений, несмотря на различие в условиях их формирования. Обычно вендские захоронения в зависимости от палеообстановок разделяются на: глубоководные (Англия, Ньюфаундленд), мелководные (Австралия, Белое море, Подолия) и супермелководные условия дельтовых конусов выноса (Намибия) (Grazhdankin, 2004). Вышеперечисленные роды являются космополитными, их присутствие не зависит ни от палеообстановок, ни от палеогеографических условий. Таким образом, эти формы не дают никакой палеогеографической информации, являются фоновыми для палеогеографической детализации и их можно не учитывать при анализе сходства. Статистический анализ подтвердил обособление ЭТИХ 3 групп – глубоководные, резкое мелководные И супермелководные – друг от друга. Для местонахождений выделялось 3 степени сходства: низкая (<35%), средняя (36-55%) и высокая (>55%). Высокая степень сходства была обнаружена лишь между 2 глубоководными местонахождениями 68%). Намибийское (Англия Ньюфаундленд И местонахождение, интерпретируемое как супермелководное, оказалось обособленным от всех остальных (сходство <18%). Это не подтверждает мнение Б. Ваггонера о близости комплексов Западной Лаврентии и кратона Калахари и его гипотезу о более позднем начале рифтового процесса между этими двумя участками.

Большая местонахождений По часть относится к мелководным. результатам анализа среди них выделились две четкие подгруппы местонахождений. К первой подгруппе относятся 4 местонахождения: Австралия, Белое море, Подолия и Индия (степень сходства средняя 20-39%). При этом наибольшая степень сходства в этой группе наблюдается между Белым морем и Австралией (рис. 44). Это подтверждают палеомагнитные датировки цирконов, также демонстрирующие близость этих регионов в вендское время (Kuznetsov et al., 2014).

			кол-во оощих	индекс сходства	
N⁰	Местонахождение 1	Местонахождение 2	родов	Охаи %	Степень сходства
1	Австралия	Белое море	13	39	средняя
2	Австралия	Южная Намибия	1	6	низкая
3	Австралия	Индия	2	20	низкая
4	Австралия	Подолия	5	37	средняя
5	Австралия	С-З Канада	1	9	низкая
6	Австралия	США	1	20	низкая
7	Австралия	Сибирь	1	10	низкая
8	Австралия	Китай	1	11	низкая
9	Австралия	Южная Америка	0	0	нет
10	Белое море	Подолия	5	29	средняя
11	Белое море	Индия	3	23	низкая
12	Белое море	С-З Канада	1	7	низкая
13	Белое море	США	1	15	низкая
14	Белое море	Южная Намибия	4	18	низкая
15	Белое море	Сибирь	1	8	низкая
16	С-З Канада	Южная Америка	2	52	средняя
17	США	Южная Америка	0	0	нет
18	Англия	Ньюфаундленд	4	68	высокая
19	Белое море	Китай	0	0	нет
20	Белое море	Южная Америка	1	9	низкая
21	Южная Намибия	Инлия	0	0	нет
22	Южная Намибия	Пололия	0	0	нет
23	Южная Намибия	С-З Канала	1	13	низкая
24	Южная Намибия	CIIIA	0	0	нет
25	Южная Намибия	Сибирь	1	14	низкая
26	Южная Намибия	Китай	1	17	низкая
27	Южная Намибия	Южная Америка	1	17	низкая
28	Полопия	Инлия	2	38	срелняя
29	Подолия	Сибирь	0	0	нет
30	Подолия	Китай	0	0	нет
31	Подолия	С-З Канала	1	17	низкая
32	Подолия	CIIIA	0	0	нет
33	Подолия	Южная Америка	1	19	низкая
34	Сибирь	Китай	1	29	срелняя
35	Сибирь	Инлия	0	0	нет
36	Сибирь	С-З Канала	1	26	низкая
37	Сибирь	CIIIA	0	0	нет
38	Сибирь	Южная Америка	1	25	низкая
39	Китай	Инлия	0	0	нет
40	Китай	С-З Канала	1	26	низкая
40	Китай	CIIIA	0	20	Нет
42	Китай	Южная Америка	1	22	специя
43	Инлия	С-З Канала	1	23	средняя
44	Инлия	CIIIA	0	0	UPT
45	Инлия	Южная Америка	1	29	низкаа
46	С-З Канала	CIIIA	0	0	пизкал
	1 J J I LUIIU JU		0	U	101

Табл. 10. Сходство таксономического состава местонахождений на родовом уровне.

Г

TT



Рис. 44. Схема, демонстрирующая относительное сходство различных местонахождений вендских ископаемых между собой на основании количества общих видов (толщина линии соответствует количеству общих видов; 1 пиксель (px) = 1 общий вид). Чтобы рисунок лучше читался, были использованы линии разных цветов.

Вторая подгруппа включает северо-запад Канады, Сибирь, Южный Китай, Южную Америку и США (степень сходства различная, до 52%). Но для местонахождений 2 подгруппы проведение статистических анализов осложняется небольшим количеством находок ископаемых. В результате, получаются сравнительно высокие степени сходства местонахождений при наличии всего 1-2 общих родов. Более точные связи местонахождений 2 подгруппы можно будет установить в будущем, с появлением новых данных. Интересно, что такое разделение мелководных местонахождений на 2 подгруппы четко соответствует распространению скелетного ископаемого Cloudina. Это ископаемое не было найдено в местонахождениях 1 подгруппы. И наоборот, оно встречается во всех местонахождениях 2 подгруппы (Conway Morris et al., 1990; Grant, 1990; Hofmann, Mountjoy, 2001; Miller, 2004; Zhuravlev et al., 2012), для которых также характерно широкое распространение карбонатных отложений.

121

Можно предположить, что такая разница связана с приуроченностью местонахождений 2 подгруппы к тепловодным климатическим обстановкам, что способствовало образованию карбонатов, а местонахождений 1 подгруппы – к холодноводным. Таким образом, данный анализ указывает на расположение кратонов Австралии, Балтики и Индии в высоких широтах, что отличается от результатов, демонстрируемых на некоторых палеомагнитных схемах (Meert, 2014; McCausland et al., 2007; Fedorova et al., 2013; Levashova et al., 2013). И на основании проведенного анализа можно выделить две палеобиогеографические области для позднего венда: Приполярную (Австралия, Балтика, Индия) и Экваториальную (Лаврентия, Калахари, Сибирь, Южный Китай, Рио-де-ла-Плата) (рис. 45).



Рис. 45. Предполагаемая палеобиогеографическая схема для позднего венда: I область – Экваториальная, II область – Приполярная (палеогеографическая схема по Smith, 2001; Zhuravlev et al., 2012).

6.4. Палеогеография Юго-Восточного Беломорья в поздневендское время

Территория Юго-Восточного Беломорья располагается в северной части

Восточно-Европейской платформы, которая в вендское время соответствовала континенту Балтики. Существует множество работ, посвященных установлению палеогеографического положения Балтики на рубеже венда и кембрия, как ключевого интервала в эволюции органического мира (Iglesia Llanos et al., 2007; Meert, 2014; Fedorova et al., 2013, 2014; Elming et al., 2007; Levashova et al., 2013 и другие). Однако попытки определения положения Балтики с помощью палеомагнитных и радиометрических данных очень часто дают противоречивые результаты даже для одновозрастных пород, взятых из территориально близких точек (Meert, 2014).

В результате разные авторы определяют широтное положение континента Балтики в поздневендское время различно (рис. 46), от южного полюса до экватора (Abrajevitch, Van der Voo, 2010; McCausland et al., 2007, 2011; Meert, 2014; Meert et al., 2007; Pisarevsky et al., 2008; Fedorova et al., 2013 и другие). По наиболее современных данным Балтика в позднем венде располагалась в низких или средних широтах южного полушария (по доминирующей гипотезе (Meert, 2014; Fedorova et al., 2013, 2014; Levashova et al., 2013), хотя существует альтернативная гипотеза о ее расположении в северном полушарии (Iglesia Llanos et al., 2007)).

Таким образом, ее Беломорская окраина была обращена к югу и соответствовала широте примерно 30° S (Meert, 2014; McCausland et al., 2007; Fedorova et al., 2013; Levashova et al., 2013). По данным других авторов Балтика в позднем венде могла располагаться в относительно более высоких широтах (например, Smith, 2001; Elming et al., 2007; Meert, Lieberman, 2008).

Согласно выполненному исследованию, основанному на палеонтологических данных (смотри выше), Балтика наиболее вероятно располагалась в высоких широтах. Эти результаты наиболее близко соотносятся с палеогеографической схемой по Meert, Lieberman, 2008 (см. рис. 46).

123





Li et al., 2008

Рис. 46. Альтернативные варианты расположения континента Балтика в поздневендское время (от 565 до 550 млн. лет назад), собранные по литературным данным (наиболее распространенная широта для Беломорской окраины Балтики 30° S).

Сравнительный таксономический анализ разобщенных местонахождений остатков вендских организмов из разных участков кратона Балтики – в Юго-Восточном Беломорье, на Южном и Среднем Урале – позволил сделать вывод о принадлежности их к единой беломорской биоте. Комплексные исследования с применением методов секвенс-стратиграфии и литогеохимии (Гражданкин, Маслов, 2006; Гражданкин и др., 2010; Маслов и др., 2009) дали основание говорить о приуроченности биоты к относительно изолированному протяженному Мезенскому палеобассейну (рис. 47), который образовался в результате прогиба северо-восточной окраины Восточно-Европейской платформы под нагрузкой Тимано-Печорского складчато-надвигового сооружения, выступавшего и основным источником обломочного материала. В Мезенском палеобассейне на фоне интенсивного прогибания происходило накопление туфогенно-терригенных осадочных последовательностей.

Седиментологические данные свидетельствуют о том, что вендские отложения Юго-Восточного Беломорья формировались В сравнительно мелководном бассейне на относительно пологом его участке. В начале накопление этих отложений произошло быстрое затопление шельфа, в результате чего установились обстановки прибрежных подводных равнин с развитием конусов выноса и авандельт при относительно спокойных гидродинамических осадконакопления (Гражданкин, 2004). условиях Изучаемые скопления образовались в обстановках, которые Д.В. Гражданкин (2004) относит к фациям переслаивания песчаников и глин, отлагавшихся в зоне слабого волнения и течений.

Условия среды прибрежных равнин характеризовались эпизодическими потоками взвешенного обломочного материала, связанными с сезонным выпадением атмосферных осадков и штормовыми событиями. Эти потоки производили глубокую эрозию, которая изменяла рельеф дна, и вызывали катастрофическую седиментацию, в результате которой в прижизненном положении захоранивались целые бентосные сообщества (Fedonkin et al., 2007б).



Рис. 47. Палеогеографическая схема Восточно-Европейской платформы для поздневендского-раннекембрийского времени; стрелки показывают направление сноса, квадратами обозначен район Юго-Восточного Беломорья. Условные обозначения: 1 – континентальные пески, 2 — аллювиально-дельтовые и мелководно морские пески и сланцы, 3 — океанский бассейн, 4 — активные складчатые пояса, 5 — кратонные поднятия, 6 — границы кратона и основных тектонических подразделений, 7 — оси инверсии, 8 — континентальный склон, 9 — границы литологических зон (по Nikishin et al., 1996 с изменениями).

Подавляющее большинство местонахождений вендских животных обнаружено в обломочных отложениях, которые накапливались в условиях умеренного или даже холодного климата (Федонкин, 2000). Об этом свидетельствует также и преобладание мягкотелых организмов, крупные размеры тел, сравнительно низкое биотическое разнообразие, высокая биомасса бентоса, низкая скорость биологической деструкции и другие факторы. В тепловодных бассейнах карбонатного пояса преимущественно развивались прокариотные сообщества строматолитов. Одним из исключений является биота хатыспытской свиты из карбонатных отложений позднего венда Оленекского поднятия, в составе которой присутствует небольшое число многоклеточных животных. Оценка палеоклиматических обстановок накопления отложений после заключительной фазы неопротерозойского оледенения (560 млн. лет назад) до начала кембрия (545 млн. лет назад) позволила предположить, что Мезенский палеобассейн вначале находился по влиянием аридного климата, а затем в беломорском сегменте условия сменились на гумидные, в то время как среднеуральский сегмент все время располагался в области климата, близкого к аридному (Гражданкин, Маслов, 2006).

Глава 7. Выводы о палеоэкологической структуре изученных сообществ.

Ha сообществ, основании количественного И ВИДОВОГО составов рассчитанных для них палеоэкологических параметров и результатов анализа палеоэкологической структуры по методу распределения экземпляров по размерам (глава 4), а также характера микробных поверхностей (глава 5) можно разделить сообщества изучаемых скоплений на три группы (А, Б и В). Каждая характеризуется определенной палеоэкологической структурой, группа состоянием микробного мата и отражает определенную стадию развития биоценозов бентосных вендских макроорганизмов на данной территории.

1. Группа А – сообщества «Карахта 1» К1(V), «Карахта 2» К2(VI), «Лямца» L3(XIII), «Сюзьма» SZ1(XX).

Для сообществ группы A, к которым относятся «Карахта 1», «Карахта 2», «Лямца» и «Сюзьма», характерно сравнительно низкое видовое разнообразие. Основными доминирующими таксонами являются подвижные организмы -Dickinsonia sp. в скоплениях K1(V) и K2(VI), Dickinsonia menneri в скоплении L3(XIII) и Onega stepanovi (Табл. II, фиг. 3) в скоплении SZ1(XX). Индексы доминирования в сообществах группы А в основном имеют высокие показатели, в то время как значения индекса разнообразия Шеннона более низкие (в сообществах «Карахта 1», «Лямца» и «Сюзьма». Исключение составляет скопление «Карахта 2», демонстрирующее низкие показатели доминирования и высокие показатели разнообразия, что связано с наличием второго вида (Parvancorina minchami), представленного в этом скоплении в сравнительно большом количестве. Подвижные организмы в этих сообществах имеют мелкие размеры (в скоплениях K1(V) и K2(VI) также встречены 1 – 2 крупных экземпляра). В изученных раскопах отпечатки подвижных организмов доминируют над седентарными, последние представлены в скоплениях K1(V), K2(VI) и L3(XIII) прикрепительными образованиями Aspidella sp., а в скоплении SZ1(XX) – отпечатками вида Albumares brunsae (Табл. III, фиг. 6) (здесь отпечатки аспиделл не были встречены) (рис. 48, 49).



Рис. 48. Реконструкция ископаемых сообществ со среднестатистическим количеством экземпляров на 0.5 м² – 3 отпечатка для «Лямцы» и 7 отпечатков для «Сюзьмы»; линейные размеры животных увеличены в 2.5 раза относительно масштаба площадки: А - «Лямца» (1 – Dickinsonia menneri, 2 – гипотетический перовидный организм (по прикрепительному образованию Aspidella sp.)); Б – «Сюзьма» (1 - Onega stepanovi, 2 – Albumares brunsae).

Отпечатки ископаемых в этих скоплениях характеризуются преимущественно мелкими размерами. Результаты анализа ВІС демонстрируют для большинства таксонов наличие только одного размерного класса:

Dickinsonia sp. – в скоплении K1(V); Parvancorina minchami – в скоплении K2(VI); Dickinsonia menneri – в скоплении L3(XIII); Onega stepanovi, Kimberella quadrata, Albumares brunsae – в скоплении SZ1(XX).

Наличие двух размерных классов подтверждается только для ископаемого Dickinsonia sp. из скопления K2(VI), здесь второй размерный класс представлен единичными более крупными экземплярами.



Рис. 49. Реконструкция ископаемых сообществ со среднестатистическим количеством экземпляров по 5 отпечатков на 0.5 м²; линейные размеры животных увеличены в 2.5 раза относительно масштаба площадки: А - «Карахта 1» (1 – Dickinsonia sp., 2 – гипотетический перовидный организм (по прикрепительному образованию Aspidella sp.)); Б - «Карахта 2» (1 – Dickinsonia sp., 2 – Parvancorina minchami, 3 – гипотетический перовидный организм (по прикрепительному образованию Aspidella sp.)).

Следы кимбереллы в этих скоплениях не сохранились, а единственный след проартикуляты встречен только в скоплении L3(XIII). Микробная поверхность этих скоплений имеет первичную структуру в основном с равномерным распределением бугров (неравномерное распределение только в скоплении SZ1(XX), в нем встречаются участки с практически гладкой поверхностью). Бугры в основном уплощенные, очень мелкой (шагреневой) размерности. Вторичные элементы разнообразные: борозды выпахивания, слепки с неопределимых трубок, отдельные неориентированные борозды и бугры.

2. Группа Б – сообщества «Желтый верхний» Z11(XXII), «Желтый нижний» Z12(XXIII).

Сообщества группы Б – «Желтый верхний» и «Желтый нижний» характеризуются большим количеством отпечатков и высоким видовым

разнообразием, однако в отличие от сообществ группы А здесь седентарные организмы многократно превышают по численности подвижных. Основным доминирующим таксоном является – Aspidella sp., содержание которого в данных сообществах составляет 88% для сообщества «Желтый верхний» и 100% для сообщества «Желтый нижний» (подсчет проводился по данным раскопа). В связи с этим для сообществ группы Б характерны очень высокие показатели индекса доминирования и низкие показатели индекса разнообразия Шеннона (глава 4, табл. 9). Подвижные организмы здесь имеют разные размеры, у некоторых таксонов наблюдается больший интервал между самыми крупными единичными экземплярами и остальными (например, Dickinsonia costata в скоплении Z11(XXII)).

Результаты анализа BIC (глава 4) демонстрируют, что подвижные организмы в этой группе в большинстве случаев представлены экземплярами, которые подразделяются на два размерных класса: Parvancorina minchami (Табл. II, фиг. 11), Kimberella quadrata (Табл. III, фиг. 5), Dickinsonia costata (Табл. II, фиг. 12) – в скоплении Z11(XXII); Kimberella quadrata – в скоплении Z12(XXIII). Седентарные организмы, представленные сообществах Б В группы прикрепительными образованиями вида Aspidella sp., также подразделяются на два размерных класса. Сообщество «Желтый верхний» характеризуется обилием мелких и единичными более крупными отпечатками, в то время как в сообществе «Желтый нижний» в равной степени встречаются как мелкие, так и средние отпечатки аспиделл (рис. 50).

В этих скоплениях не были встречены следы кимбереллы или проартикулят. Микробная поверхность скоплений группы Б демонстрирует первичную структуру с равномерным распределением бугров. Бугры имеют небольшие размеры (от мелкой до шагреневой размерности). Вторичные элементы представлены одиночными неориентированными бороздами и ямками, которые представляют собой слепки с неопределимых трубок неизвестных организмов.

131



Рис. 50. Реконструкция ископаемых сообществ со среднестатистическим количеством экземпляров на 0.5 м² – 100 отпечатков для «Желтого верхнего» и 39 отпечатков для «Желтого нижнего»; линейные размеры животных увеличены в 2.5 раза относительно масштаба площадки: А - «Желтый верхний»; Б - «Желтый нижний»: 1 – Dickinsonia costata, 2 – Kimberella quadrata, 3 – Parvancorina minchami, 4 – Cyanorus singularis, 5 – гипотетический перовидный организм (по прикрепительному образованию Aspidella sp.).

3. Группа В – сообщества «Солза» SL1(VII), «Кимберелловые линзы» Z1(I), «Ергиевый пласт» Z2(III), «Еловый» Z7(XVII).

К этой группе относятся скопления, для которых в основном характерно большое количество экземпляров и высокое видовое разнообразие, при котором подвижные организмы преобладают над седентарными. Основными доминирующими таксонами являются Dickinsonia sp. и Kimberella quadrata. Для этих сообществ характерны низкие показатели индекса доминирования и высокие показатели индекса разнообразия Шеннона (глава 4, табл. 9).

Результаты анализа ВІС показывают (глава 4), что подвижные организмы в сообществах этой группы в большинстве случаев подразделяются на два

размерных класса: Vendia rachiata, Parvancorina sagitta, Kimberella quadrata, Dickinsonia sp. – в скоплении SL1 (VII); Yorgia waggoneri, Parvancorina minchami, Kimberella quadrata, Dickinsonia sp., Dickinsonia costata – в скоплении Z1 (I); Parvancorina minchami – в скоплении Z7 (XVII).

В скоплении Z2 (III) по результатам анализа было выявлено наличие только одного размерного класса (ископаемые Dickinsonia sp. и Vaveliksia vana (Табл. III, фиг. 10)). Однако в данном скоплении наряду с отпечатками среднего размера присутствуют экземпляры подвижных организмов очень больших размеров (например, отпечатки Yorgia waggoneri в длину достигают 172 мм), которые часто сохраняются фрагментарно или в деформированном виде. В результате данные по этим экземплярам было невозможно использовать при статистических анализах. Однако их присутствие позволяет предположить наличие второго размерного класса в этом сообществе. В результате этого, а также в связи с полным совпадением других характеристик у этих четырех сообществ, они были объединены вместе внутри одной группы.

Что касается седентарных организмов, то они в данных сообществах представлены одним размерным классом: Palaeophragmodictya spinosa, Tribrachidium heraldicum – в скоплении SL1(VII); Tribrachidium heraldicum, Aspidella sp. – в скоплении Z1(I); Vaveliksia vana – в скоплении Z2(III).

Экземпляры седентарных организмов перечисленных сообществ характеризуются сравнительно широким размерным диапазоном. В скоплении Z7(XVII) представители седентарных организмов полностью отсутствуют.

Другой важной характеристикой ископаемых сообществ группы В является нахождение практически исключительно только В этих скоплениях Следы сохранившихся следов питания вендских организмов. питания кимбереллы на территории Юго-Восточного Беломорья сохраняются в двух скоплениях: единичные следы – в скоплении Z1(I) и многочисленные следы, покрывающие практически всю поверхность, – в скоплении SL1(VII) (рис. 51). Следы проартикулят (Epibaion) встречаются в двух скоплениях Z2 (III) и Z7 (XVII). В обоих случаях они очень многочисленные, в скоплении Z7(XVII) покрывающие целиком большие участки поверхности, а в скоплении Z2(III) формирующие длинные следовые цепочки с отпечатком организмаследообразователя на конце (рис. 52).



Рис. 51. Реконструкция ископаемых сообществ со среднестатистическим количеством экземпляров на 0.5 м² - 14 отпечатков для «Солзы» (количество следов кимбереллы – неисчислимо) и 4 отпечатка и 7 следов Еріbaion для «Елового»; линейные размеры животных увеличены в 2.5 раза относительно масштаба площадки: А - «Солза» (1 – Dickinsonia sp., 2 – Kimberella quadrata, 3 – Parvancorina sagitta, 4 – Tribrachidium heraldicum, 5 – Vendia rachiata, 6 – Solza margarita, 7 – гипотетический перовидный организм (по прикрепительному образованию Paleophragmodictya spinosa), 8 – следы Kimberella quadrata); Б - «Еловый» (1 – Dickinsonia sp., 2 – Parvancorina minchami, 3 - следы Ерibaion axiferus).

Микробная поверхность этих скоплений имеет первичную структуру с неравномерным распределением бугров (глава 5). Бугры имеют разные размеры (от мелких до крупных), а в скоплении Z1(I) и разную высоту. Только в скоплениях этой группы (Z1(I), Z2(III) и SL1(VII)) встречаются такие вторичные элементы поверхности как пятна углефицированного органического вещества и

пиритизированные нитевидные водорослевые талломы.



Рис. 52. Реконструкция ископаемых сообществ со среднестатистическим количеством экземпляров на 0.5 м² – 6 отпечатков для «Кимберелловых линз» и 3 отпечатка тел и 10 следов для «Ергиевого пласта»; линейные размеры животных увеличены в 2.5 раза для сообщества «Кимберелловых линз» и в 1.5 раза для «Ергиевого пласта» относительно масштаба площадки: А - «Кимберелловые линзы» (1 – Tribrachidium heraldicum, 2 – Kimberella quadrata, 3 – Andiva ivantsovi, 4 – гипотетический перовидный организм (по прикрепительному образованию Aspidella sp.)); Б - «Ергиевый пласт» (1 – Yorgia waggoneri со следами, 2 – Dickinsonia sp., 3 – гипотетический перовидный организм (по прикрепительному образованию Inaria sp.)).

На основании выполненных исследований, можно утверждать, что совокупность отпечатков одного захоронения представляет собой не просто смесь экземпляров разного размера. Здесь различаются четкие размерные классы

(глава 4). В современных морских сообществах различия в размерах внутри одной популяции могут быть связаны с локальными изменениями количества поступающих питательных веществ или конкуренцией за жизненное пространство. Однако тот факт, что экземпляры разного размера встречаются совместно на одной территории, позволяет предположить, что статистически распознаваемые размерные классы в изученных скоплениях представляют собой отдельные возрастные группы в популяциях (Darroch et al., 2013; Zakrevskaya, 2014). Существенным ограничением для изучения возрастных генераций вендских организмов является небольшая изученность характера роста этих существ и его скорости, что связано с наличием вплоть до настоящего времени природу. Если скорость и продолжительность спорных взглядов на их индивидуального роста у представителей различных видов существенно различались, то соотношение размер/биологический возраст у них могли сильно не совпадать. Однако наличие ограниченного роста было доказано только для одного вендского таксона Orbisiana linearis (Wan et al., 2014). Ископаемые рода Orbisiana представляют собой цепочки колечек округлой или цилиндрической формы, они интерпретировались как остатки копролитов (Чистяков и др., 1984), макрофитопланктона (Соколов, 1976) или водорослей (Yan et al., 1992; Chen et al., 1994; Wan et al., 2014). В задачи настоящего исследование не входило изучение ископаемых следов, микрофоссилий или растительных остатков, поэтому данные по отпечаткам орбизиан здесь не используются. Что касается других таксонов, то для большинства из них, наоборот, выдвигаются гипотезы о неограниченном росте (Peterson et al., 2003; Retallack, 1994). К ним относятся такие типичные вендские представители как Aspidella, Dickinsonia, Charnia и Charniodiscus (некоторые экземпляры которых могут достигать 1 метра и более), которые также являются доминирующими и в изученных сообществах. У некоторых изученных таксонов (виды родов Albumares, Archaeaspinus (Табл. II, фиг. 4), Armilifera, Суапогия (Табл. II, фиг. 1), Ivovicia (Табл. II, фиг. 6), Lossinia (Табл. II, фиг. 5), Опеда (Табл. II, фиг. 3), Paravendia (Табл. II, фиг. 7), Татда (Табл. III, фиг. 2), Тетпоха (Табл. II, фиг. 9), Solza (Табл. III, фиг. 3) и Vendia (Табл. II, фиг. 8)), являющихся эндемиками территории Юго-Восточного Беломорья, не было встречено экземпляров, длиной превышающих 2 см. Однако сравнительно небольшое количество находок этих ископаемых, их неясная природа и отсутствие материала для сравнения из других мировых местонахождений не позволяет сделать вывод о присущем им характере роста. Таким образом, на данном этапе исследований присутствие размерных классов в изученных сообществах будет рассматриваться как отражающее наличие возрастных групп в популяциях.

Отдельные возрастные группы отражают этапы заселения подвижным и сидячим зообентосом поверхности субстрата. Осадконакопление в исследуемом районе было эпизодическим: на фоне сравнительно спокойных обстановок накопления осадков глинистой и алевритовой размерности во время штормовой активизации образовывались песчаные покровы различной, часто достаточно небольшой площади. Колонизация морского дна могла происходить следующим образом: первым на новообразованном осадке формировался микробный мат, бентосные Ha затем поселялись многочисленные организмы. на нем определенной стадии развития сообщества мат вместе с обитавшими на нем организмами снова засыпался осадками, двигающимися вниз по склону во время штормовых событий. Небольшая площадь ряда песчаных покровов позволяла сообществам быстро восстанавливаться за счет миграции подвижных организмов и личинок, продуцированных организмами с близлежащих территорий.

Результаты настоящего исследования указывают на наличие четких размерных групп у большинства представителей изученных сообществ (глава 4), которые соответствуют нескольким возрастным генерациям. Это свидетельствует о том, что изученные организмы размножались ритмично и, вероятно, сезонно. О ритмичном и массовом размножении сидячих организмов на исследуемой территории свидетельствует наблюдающаяся иногда необычайно высокая концентрация одноразмерных экземпляров на одной площади. В частности, в

137

захоронении Z11(XXII), прослеженном на 2 км по простиранию обнажения, концентрация прикрепительных образований рода Aspidella одного диаметра достигает 300 экз. на 1 кв. м (рис. 50). Высокая концентрация дисков на огромной площади при одинаковых размерах особей, указывают на то, что вселение молодых представителей было равномерным и одномоментным. Это, а также отсутствие явных признаков вегетативного размножения, как у подвижных, так и у сидячих форм, позволяет предположить, что расселение, по крайней мере, перовидных организмов происходило с помощью планктонной личинки. Признаки наличия стадии вегетативного размножения отмечались для такого ископаемого, как Fractofusus, являющегося эндемиком местонахождений о. Ньюфаундленд (Mitchell et al., 2015). По результатам статистического анализа обособленных наличие размерных групп было интерпретировано как присутствия нескольких стадий размножения свидетельство V данного организма. Однако размножение в этом случае интерпретировалось как столональное из-за своеобразного расположения отпечатков, при котором мелкие представители группируются вокруг отпечатков среднего размера, которые, в свою очередь, располагаются вокруг наиболее крупных (Mitchell et al., 2015). Что касается ископаемых из изученных захоронений Юго-Восточного Беломорья, то их отпечатки не демонстрируют схожих тенденций в расположении относительно Некоторые глобальное друг друга. ученые предполагали, что ранее распространение некоторых вендских таксонов (например, Charnia, Charniodiscus, Aspidella, Hiemalora) указывает на то, что для них было характерно половое размножение с помощью планктотрофной личинки (Clapham et al., 2003; Droser, Gehling, 2008). Несмотря на преобладание среди беломорских эндемичных (14)25, ископаемых таксонов эндемичных родов ИЗ соответствующие 56 %), основная масса экземпляров представлена здесь типичными вендскими таксонами, являющимися космополитами (такими как Aspidella, Kimberella, Dickinsonia и Tribrachidium). Доля количества эндемиков в общем количестве находок небольшая, она варьируется в разных захоронениях от 0% (K1(V), L3(XIII), Z7(XVII)) до 20% (SL1(VII)). Единственное исключение представляет собой захоронение SZ1(XX), в котором доминирующим родом (доля находок 85%) является Onega (Табл. II, фиг. 3), отпечатки которого были встречены только на территории Юго-Восточного Беломорья. Таким образом, вывод о глобальном распространении вендских ископаемых и их размножении с помощью планктотрофной личинки можно с достоверностью отнести и к изученным захоронениям.

Похожие анализы палеоэкологической структуры были проведены для древнейших сообществ эдиакарских макроорганизмов Авалонского комплекса из местонахождения Мистейкен Пойнт на Ньюфаундленде (Darroch et al., 2013). По результатам этих исследований все изученные таксоны имели непрерывные распределения по размерам, внутри которых не обособлялось более одного четко выраженного размерного класса. Единственное исключение составил род Thectardis, демонстрирующий вероятное наличие двух размерных классов при одновариантном анализе, однако результаты мультивариантного анализа BIC (задействующего одновременно данные по длине и ширине) также указали на четкое наличие только одной размерной группы (Darroch et al., 2013). Это позволило Дэрроу с соавторами предположить, что эдиакарские организмы из местонахождения Мистейкен Пойнт размножались несезонно и продолжительно в течение всего года. Результаты, полученные при изучении беломорских сообществ, которые являются предметом исследования этой диссертационной работы (см. глава 4), наоборот демонстрируют наличие явно выраженных размерных классов. Кардинальное различие в ритмике размножения бентосных организмов Авалонского и Беломорского комплексов может иметь несколько потенциальных объяснений, принимая во внимание другие различия между этими двумя местонахождениями, такие как возраст осадков, таксономический состав, условия окружающей среды, тафономические факторы и наличие временного усреднения. Авалонский комплекс из местонахождения Мистейкен Пойнт соответствует древнейшим сообществам сидячих преимущественно

рангеоморфных таксонов, обитавших в глубоководных условиях (Wood et al., 2003) (см. глава 1). Ископаемые остатки сохранялись на кровле слоев песчаника после засыпания вулканических пеплом (тип сохранности Консепшн по Narbonne, 2005). На основании наличия тафоморф типа Ivesheadiomorpha (см. глава 1), Лю с соавторами (Liu et al. 2011) предположили существование обширного временного усреднения, характерного для поверхностей Мистейкен Пойнт. В отличие от Авалонского – Беломорский комплекс соответствует более молодым сообществам типичной вендской макробиоты, которые обитали в мелководно морских условиях. Ископаемые сохранялись на подошвах слоев песчаника после засыпания тел осадком во время штормовых событий (тип сохранности Флиндерс по Narbonne, 2005) и потенциально не испытали временного усреднения. Таким образом, различия в размножении организмов между этими двумя местонахождениями может объясняться: 1) различиями в между рангеоморфными и не-рангеоморфными таксонами; биологии 2) различиями в условиях окружающей среды (например, наличие или отсутствие сезонного триггера размножения); или 3) наличием или отсутствием временного усреднения на сохранившихся фоссиленосных поверхностях.

В мелководных обстановках средних и высоких широт размножение организмов стимулируется изменением освещенности И повышением температуры воды, в то время как для глубоководных обстановок характерны более гомогенные условия. В одном из прогнозов развития их модели, Дэрроу с соавторами (2013) предположили, что эдиакарские популяции, для которых характерны мелководно морские условия, должны демонстрировать наличие многочисленных размерных классов. Они предположили, что такое явление, как приток сезонный органических веществ ИЗ приповерхностных ВОД, стимулирующее размножение у современных глубоководных бентосных организмов, могло еще не сформироваться до начала кембрия. Поэтому в рамках данной гипотезы можно было предсказать, что аналогичные сообщества из мелководно морских условий (где можно ожидать, что сезонные изменения температур будут запускать синхронное производство и выпуск гамет) должны многочисленные размерные классы, демонстрировать указывающие на размножения прироста сообщества. Эта гипотеза сезонность И была подтверждена результатами исследования беломорских мелководно морских сообществ, представленными в настоящей работе. В мелководных обстановках размножение организмов стимулируется повышением температуры воды, в то время как для глубоководных обстановок характерны более гомогенные условия.

Территория Белого моря находилась в вендское время в средних или высоких широтах (глава 6) (Torsvik et al., 1996; Hodych et al., 2004; Meert, Lieberman, 2008), что предполагает резко выраженную сезонность климата и наличие обусловленных ею ритмичности размножения организмов И циклического изменения состояния микробного мата. Таким образом, различия в структуре поверхности микробного мата (см. глава 5), которые мы наблюдаем в разных захоронениях (в том числе сохранность и количество биоповреждений мата – следов животных) можно объяснить различным состоянием мата в зависимости от сезона на момент его захоронения. Морское дно в беломорских обычно было образовано глинистыми осадками, местонахождениях для стабилизации которых ведущую роль играли микробные маты (Noffke et al., 1997). Структуры поверхности этого субстрата могли быть созданы и сохранены только при наличии микробной активности. Таким образом, различия в поверхностях микробных матов не могут быть объяснены только топографическими вариациями субстрата. Сезонные изменения микробной продуктивности и биомассы можно повсеместно наблюдать в современных условиях (например, Sundback, McGlathery, 2005; Bottos et al., 2008), вплоть до полного исчезновения мата в течение осеннего и зимнего сезонов (Lindemann et al., 2013). Можно предполагать, что вендский мат был угнетен в зимнее время и активно прирастал в летнее время (Zakrevskaya, 2012, 2014), однако эта гипотеза требует дальнейшей проверки.

Различия между поверхностями могут определяться также возрастом

микробных матов, которые развивались вместе с населявшим их сообществом макроорганизмов. Разнообразные текстуры микробного мата можно выстроить в последовательность (рис. 53). Эта последовательность интерпретируется как микробного свидетельство развития и роста мата (Zakrevskaya, 2014). Шагреневая поверхность с неравномерным распределением бугров представляет зачаточный мат, на котором имеются явно выраженные следы физического воздействия на твердый субстрат морского дна (борозды выпахивания, штрихи волочения и знаки танца), что свидетельствует о небольшой толщине микробного мата. На ней наблюдаются крупные участки гладкой поверхности, что указывает на то, что микробный мат был распространен по дну нерегулярно, в виде пятен. Шагреневая поверхность с равномерным распределением бугров характерна для неразвитого мата, при этом микробная поверхность распространена повсеместно. Здесь также просматриваются даже мелкие следы физического воздействия на подстилающий субстрат, хотя они и менее четкие. Это может говорить о небольшой микробного Мелко-бугристая сравнительно толщине мата. поверхность с равномерным распределением бугров представляет слабо развитый мат, который был более плотным, так как структуры подстилающего твердого дна сквозь него практически не просматриваются. На поверхности отражены только крупные структуры рельефа морского дна, а мелкие следы физического воздействия субстрат бугристой полностью на сглажены поверхностью мата.

Крупно-бугристая поверхность с неравномерным распределением бугров представляет развитый мат. В отличие от более молодых матов (слабо-развитого и неразвитого типа) рост зрелого мата постепенно замедлялся, поэтому он не мог быстро восстанавливаться после механических воздействий и сохранял на себе следы кимбереллы и проартикулят. Здесь также присутствуют крупные сетчатые структуры мата, напоминающие структуры типа «кожи старого слона» (рис. 53D) и залеченные трещины (см. глава 5).

142



Рис. 53. Последовательность изменения текстур микробного мата от более молодого к более зрелому: А – зачаточный мат; явно выраженные следы физического воздействия на субстрат (штрихи волочения, знаки танца), ямки и бугры, представляющие собой остатки лежавшего на дне детрита («Сюзьма»); В – неразвитый мат; следы физического воздействия нечеткие, поверхность шагреневая («Карахта 2»); С – слабо развитый мат; поверхность мелкобугристая, («Желтый верхний»); D – развитый мат; поверхность крупнобугристая, сохраняются следы кимбереллы и проартикулят («Ергиевый пласт»).

Эти признаки традиционно интерпретируются как свидетельство наличия толстого, зрелого, хорошо развитого микробного мата (Gehling, 1999; Gerdes, 2007), что согласуется с предлагаемой интерпретацией. Обнаружение под сканирующим микроскопом остатков крупных пиритизированных нитевидных водорослевых талломов (ширина 30-50 мкм) и пятен разложившейся органики только исключительно в скоплениях с крупно-бугристой поверхностью также свидетельствует об особом характере микробного мата в этих захоронениях.

Можно предположить, что три выделенные в начале этой главы группы сообществ, для каждой из которых характерна определенная палеоэкологическая структура и состояние микробного мата, отражают определенную стадию развития биоценоза вендских макроорганизмов на данной территории. Различие в структуре популяций и микробного мата может быть также связано с приуроченностью к различным фациям и микрообстановкам морского дна, позволяющим различным таксонам при более благоприятных условиях развиваться быстрее и в большем количестве. Однако схожая литология седиментационных последовательностей, приуроченность всех изученных скоплений к одному типу фаций (фация переслаивания песчаников и глин, по Гражданкину, 2004) позволяет в дальнейшем не учитывать эти факторы.

Для сообществ группы A, к которым относятся «Карахта 1», «Карахта 2», «Лямца» и «Сюзьма», характерно сравнительно низкое видовое разнообразие. Подвижные организмы доминируют над седентарными. Индексы доминирования в сообществах группы А в основном имеют высокие показатели, в то время как значения индекса разнообразия Шеннона более низкие. Исключение составляет «Карахта 2», демонстрирующее более скопление низкие показатели доминирования и высокие показатели разнообразия, что связано с наличием двух доминирующих видов. Отпечатки ископаемых В этих скоплениях характеризуются преимущественно мелкими размерами. Результаты анализа BIC демонстрируют для большинства таксонов наличие только одного размерного класса, который соответствует одной возрастной генерации, что указывает на то, что заселение этих участков морского дна происходило однократно. Наличие двух размерных классов подтверждается только для ископаемого Dickinsonia sp. из скопления К2, здесь второй размерный класс представлен единичными более крупными экземплярами, представлять собой взрослых они могут представителей, мигрировавших сюда с близлежащих территорий. Следы кимбереллы сохранились, а единственный след В этих скоплениях не проартикуляты встречен скоплении «Лямца». Фоссиленосная только В поверхность имеет шагреневую структуру, из чего можно заключить, что микробный мат в этих сообществах находился на неразвитой стадии. В случае сообшества «Сюзьма» наличие множества крупных ориентированных параллельно гребней, которые представляют собой борозды выпахивания, и других структур твердого морского дна, а также неравномерное распространение микробных структур, говорит о зачаточной стадии развития микробного мата (рис. 53). Сообщества этой группы могут представлять собой начальную стадию развития сообществ. Отсутствие перовидных организмов В сообществе
«Сюзьма» может быть связано с тем, что сезон их размножения еще не наступил. Вероятно, сезоны размножения разных групп животных не были полностью синхронными.

Для сообществ группы Б, к которым относятся «Желтый верхний» и «Желтый нижний», характерно большое количество отпечатков и высокое видовое разнообразие, при котором седентарные организмы во много раз доминируют над подвижными. Основным доминирующим таксоном является Aspidella sp. (88% для сообщества «Желтый верхний», 100% для сообщества «Желтый нижний»). В связи с этим для сообществ группы Б характерны очень высокие показатели индекса доминирования и низкие показатели индекса разнообразия Шеннона. Подвижные организмы здесь имеют разные размеры, у некоторых таксонов наблюдается больший интервал между самыми крупными единичными экземплярами и остальными (например, Dickinsonia costata в скоплении «Желтый верхний»). Результаты анализа ВІС демонстрируют, что подвижные организмы в этой группе в большинстве случаев представлены экземплярами, которые подразделяются на два размерных класса, соответствующие двум возрастным генерациям, что указывает на то, что заселение морского дна происходило два раза. Седентарные организмы, представленные в сообществах группы Б прикрепительными образованиями вида Aspidella sp., также подразделяются на два размерных класса. Микробная поверхность мелко-бугристая равномерным распределением бугров, с соответствует слабо развитому мату. Мат был развит повсеместно, быстро восстанавливался, поэтому на нем не сохранились следы кимбереллы или проартикулят. По другой версии практически полное отсутствие следов питания кимберелл или проартикулят может также объясняться тем, что образование захоронения произошло благоприятный финального В для развития микроорганизмов сезон; мат находился в состоянии активного роста и быстро восстанавливал повреждения, нанесенные потребляющими его животными. Это согласуется с большим количеством и разнообразием организмов, населявших

микробные маты в этом ископаемом скоплении. В современных условиях, где микробные маты утилизируются обитающими на нем организмами, существует четкая зависимость между ростом разнообразия макрофауны и регрессией мата (Al-Zaidan et al., 2006).

Большая площадь раскопок позволила сделать в захоронении Z11(XXII) единичные находки взрослых очень крупных подвижных организмов из ранней генерации, вероятно, мигрировавших сюда с близлежащих территорий, не затронутых катастрофическим выпадением песчаного осадка, которые могли стать источником молоди, образовавшей это сообщество. Сообщества группы Б могут представлять собой среднюю стадию развития сообществ.

Для сообществ группы В, к которым относятся «Солза», «Кимберелловые линзы», «Ергиевый пласт» и «Еловый», характерно сравнительно большое количество экземпляров и высокое видовое разнообразие, при котором подвижные организмы преобладают над седентарными. Для этих сообществ характерны низкие показатели индекса доминирования и высокие показатели индекса разнообразия Шеннона. Результаты анализа ВІС демонстрируют, что подвижные организмы в сообществах этой группы в большинстве случаев представлены экземплярами, которые подразделяются на два размерных класса или более (см. глава 4). Находки седентарных организмов в данных сообществах сравнительно редкие, по результатам анализа они были объединены в один размерный класс. Однако они имеют широкий размерный диапазон вплоть до очень крупных дисковидных отпечатков. Все это указывает на то, что заселение морского дна здесь происходило 2 или более раз.

В скоплениях этой группы в большом количестве сохраняются следы питания вендских организмов: кимбереллы – в Z1(I) и SL1(VII), и следов проартикулят (Epibaion) в скоплениях Z2(III) и Z7(XVII). Микробная поверхность этих скоплений крупно-бугристая с неравномерным распределением бугров и соответствует развитому мату. Только в скоплениях этой группы встречаются вторичные элементы поверхности в виде пятен разложившейся

органики и пиритизированных нитевидных водорослевых талломов. Микробный мат был развит, замедлил рост, и на нем могли сохраняться следы питания организмов. Например, в захоронении SL1(VII) встречается огромное количество следов питания кимберелл (рис. 54). В других захоронениях они практически отсутствуют, притом, что концентрация телесных отпечатков кимберелл, например, в захоронении Z11(XXII) в 2-3 раза выше, чем в захоронении SL1(VII). По другой гипотезе, это можно объяснить тем, что образование захоронения SL1(VII) произошло в неблагоприятное для развития мата время, возможно, в фотосинтезирующей пониженной активности цианобактерий. Мат сезон находился в угнетенном состоянии и регенерировал медленно, поэтому даже незначительные повреждения его поверхности сохранялись в течение долгого времени и накапливались. Очень низкое количество и разнообразие перовидных организмов в скоплении SL1(VII) также подтверждает это мнение. По другой версии ограниченное количество молодых представителей седентарных организмов в сообществах группы В может объясняться тем, что к моменту захоронения период размножения перовидных организмов еще не наступил, или чтобы еще не достигла таких размеров, ee можно было ИХ молодь идентифицировать по отпечаткам.



Рис. 54. Продуктивная поверхность (подошва) скопления SL1 (VII) с отпечатками тел и следами передвижения кимбереллы (Иванцов, 2009).

В захоронениях SL1(VII) и Z1(I) присутствуют прикрепительные структуры рода Paleophragmodictya (Табл. III, фиг. 14) и Aspidella (Табл. III, фиг. 12, 13), характеризующиеся различными размерами, от маленьких до очень крупных. Однако по результатам анализа BIC для них не выделяются отдельные размерные классы (глава 4). Это может объясняться тем, что перовидные организмы были способны переживать эпизоды засыпания осадком небольшой мощности, когда погибал подвижный бентос, и продолжать свое развитие во вновь образованном сообществе. Об этом свидетельствуют некоторые находки. Находки вертикально стоящих в осадке перьев из захоронения Z1(I) (рис. 55В) указывают на высокую устойчивость перовидных организмов к засыпанию осадком.



Рис. 55. А – кровля песчаного слоя скопления Z11(XXII) с отверстиями от стеблей перовидных организмов, соответствующих дискам аспиделл на подошве слоя; В – отпечаток перовидного ископаемого Charniodiscus sp. (экземпляр ПИН 3993/9479) из скопления Z1(I) с прикрепительной структурой Aspidella sp. (Иванцов, 2011б) Деление мерной линейки соответствует 1 см.

В захоронении Z11(XXII) на кровле песчаного слоя видны отверстия от

стеблей этих организмов, у которых были засыпаны песком только нижние дисковидные части (рис. 55А). По всей видимости, перовидные организмы могли переносить частичное засыпание осадком, не погибая.

Таким образом, для некоторых таксонов седентарных организмов в захоронениях SL1(VII) и Z1(I) мы может наблюдать наличие временного усреднения, что в результате стирает четкие границы между отдельными возрастными генерациями и влияет на результаты анализа BIC.

Сообщества группы В могут представлять собой позднюю стадию развития биоценозов бентосных макроорганизмов.

Таким образом, можно заключить, что формирование сообществ бентосных макроорганизмов на территории Юго-Восточного Беломорья являлось результатом взаимодействия трех процессов:

- а) событийного осадконакопления;
- б) сезонности размножения зообентоса;
- в) развития субстрата обитания организмов микробного мата.

Глава 8. Систематическое описание ископаемых таксонов

В данной главе приводится систематическое описание нескольких родов и видов вендских организмов, наиболее часто встречающихся в разных местонахождениях Юго-Восточного Беломорья и доминирующих в отдельных локальных скоплениях. Описание рода Aspidella, наиболее распространенного на Юго-Восточного Беломорья, территории не приводится, так как по представлениям большинства исследователей этот таксон является сборным, возможно включающим организмы разной природы. Составление формального систематического описания этого рода требует выполнения особого масштабного исследования, которое выходит за рамки целей, поставленных в настоящей работе. Все описанные таксоны являются важными элементами самых богатых сообществ вендских организмов на исследуемой территории.

Литература по выбранным таксонам обширна, однако б*о*льшая часть исследовательских работ затрагивает частные случаи – новые находки и связанные с ними изменения интерпретаций. Поэтому ниже в синонимику включены лишь те публикации, в которых содержится систематическое описание видов и описание или первое упоминание названий родов.

Тип Proarticulata Fedonkin, 1985

Бентосные подвижные животные с уплощенным билатеральносимметричным телом, которое подразделяется на два ряда (правый и левый) простых поперечных элементов – изомеров. Изомеры равной ширины, за исключением нескольких последних и располагаются в чередующемся порядке относительно продольной оси тела. У многих форм проартикулят имеется нерасчлененный передний (головной) отдел, у некоторых выявлена система внутренних замкнутых, а по другим представлениям частично открытых полостей. Выявлены следы питания проартикулят, представляющие собой отпечатки нижней стороны тела, исходно "выгравированные" на верхней поверхности микробных матов. Отдельные отпечатки (следовые платформы) обычно составляют поля или вереницы. По ориентировке следовых платформ в вереницах и по расположения остатков организмов на них было установлено положение переднего конца тела проартикуляты. Устоявшаяся система типа отсутствует, поэтому диагнозы таксонов более высокого ранга чем род ниже не приводятся.

> Класс Dipleurozoa Harrington et Moore, 1955 Семейство Dickinsoniidae Harrington et Moore, 1955 Род Dickinsonia Sprigg, 1947 emend n.

Dickinsonia: Sprigg, 1947, p. 221; Glaessner, 1979, p. 103.

Типовой вид – Dickinsonia costata Sprigg, 1947; Южная Австралия, эдиакарий, кварциты Паунд.

Диагноз. Плоское билатерально-симметричное тело состоит из двух отделов – головного и туловищного. Головной отдел в большинстве случаев небольшой, практически не отличимый от изомеров. Многочисленные изомеры туловищного отдела располагаются субрадиально. Внутренние полости узкие, длинные, лежащие на границах между изомерами или короткие, идущие поперек изомеров, вблизи переднего конца разветвленные. Имеется также одна или две продольные полости.

Сравнение. От других родов проартикулят отличается изомероподобным абрисом головного отдела взрослых экземпляров и субрадиальным расположением изомеров.

Видовой состав. Типовой вид, а также D. tenuis Glaessner et Wade, 1966, D. lissa Wade, 1972, D. menneri (Keller, 1976), D. rex Jenkins, 1992, D. brachina Wade, 1972, D. minima Sprigg, 1949, D. spriggi Harrington et Moore, 1955 и D. elongata Glaessner et Wade, 1966.

Замечания. С момента последнего опубликования диагноза рода и описания отдельных его видов прошло много времени, в течение которого представления о

данной группе вымерших организмов кардинально изменились. Это делает необходимым введения в литературу новых, существенно измененных диагноза и описаний. Изначально находки дикинсоний интерпретировались как остатки кишечнополостных неясной принадлежности (Sprigg, 1949) и остатки аннелид (Glaessner, Wade, 1966). А. Зейлахер выделил дикинсоний вместе с остальными представителями вендской биоты в особое вымершее царство Vendobionta на основании присущих им специфических черт, таких, как симметрия скользящего отражения, видимое отсутствие ротового отверстия и важных внутренних структур (Seilacher, 1989, 1992). Он предполагал, что дикинсонии питались путем впитывания растворенной органики всей поверхностью тела, с помощью фотосимбиоза или хемосимбиоза. Однако позднее Зейлахер сократил объем предложенного им таксона и понизил его ранг от особого, не существующего ныне царства до типа животных и класса протистов (Seilacher et al., 2003). Г. листовидной формы Реталляк на основании и неограниченного роста дикинсоний предположил, что они представляют собой остатки грибов или лишайников (Retallack, 1994). Э. Сперлинг и Дж. Винтер предположили, что для Dickinsonia был характерен способ питания путем внешнего пищеварения через вентральную поверхность, что позволило им высказать гипотезу о плакозойном уровне организации этих представителей вендских организмов (Sperling, Vinther, 2010). Дикинсоний также интерпретировали как остатки хордовых (Dzik, 2003). По современным представлениям дикинсонии относятся к Proarticulata, вымершему типу многоклеточных животных, и представляют собой бентосных подвижных животных. Их животная природа, подвижность и способ питания был установлен благодаря находкам следов в ассоциации с отпечатками тела организма-следообразователя (Gehling et al, 2005). Строение следов дикинсоний указывает на то, что эти животные питались, выедая своей брюшной стороной верхние слои микробного мата (Иванцов, 2011, 2013).

Распространение. Россия, верхний венд: Архангельская обл., редкинский и котлинский (?) горизонты; Средний Урал, сылвицкая серия. Украина: Подолия, могилев-подольская серия. Австралия: эдиакарий, кварциты Паунд.

Dickinsonia costata Sprigg, 1947 emend. n.

Табл. II, фиг. 12

Dickinsonia costata: Sprigg, 1947, p. 221, pl. VII, fig. 2; Sprigg, 1949, p. 95, pl. XVIII, fig. 2, pl. XIX, fig. 1, 2, pl. XX, fig. 1, 2; Glaessner, Wade, 1966, p. 621, pl. 101, fig. 4; Келлер, Федонкин, 1976, табл. II, фиг. 1-3; Палий, Пости, Федонкин, 1979, с. 67, табл. LVII, фиг. 2, 4, 6; Федонкин, 1981, с. 69, табл. X, фиг. 1, 2, 6, табл. XI, фиг. 1-3, 5; Федонкин, 1985, с. 92, табл. XVI, фиг. 2, табл. XVII, фиг. 1, 2, 5-7, табл. XVIII, фиг. 1-3.

Голотип – Отдел геологии, Университет Аделаиды, № Т 6-2055 (Sprigg, 1947, pl. VII, fig. 2), Южная Австралия, эдиакарий, кварциты Паунд.

Описание. Тело овоидальное, с длиной близкой ширине, у ювенильных экземпляров идеально круглое, подразделяется на сравнительно широкие и малочисленные изомеры, слегка расширяющиеся к своим внешним концам. Чем ближе к переднему или заднему концам тела расположены сегменты, тем большую ИЗОГНУТОСТЬ ОНИ имеют В сторону соответствующего конца, уменьшается угол между ними и медианной линией. Размеры и форма головного отдела изменяется от относительно крупного полукруглого у ювенильных экземпляров до маленького, треугольного и узкого лентовидного - у взрослых. Последний отличается от изомеров только расположением строго по оси тела и отсутствием зеркально-симметричной пары. Система внутренних полостей состоит из узких, длинных неразветвленных боковых полостей, лежащих на границах между изомерами и одной продольной.

Размеры в беломорских местонахождениях. Длина от 3.4 до 166.0 мм; ширина от 3.1 до 168.4 мм.

Сравнение. От других видов рода отличается широким, почти круглым телом и широкими, сравнительно малочисленными изомерами.

Замечания. Единичный след питания (следовая платформа) D. costata, описанный как Epibaion costatus Ivantsov, 2011, представляет собой отпечаток вентральной стороны ископаемого. Его контур круглый или слегка овальный, а метаизомеры широкие, с притупленными боковыми концами. Следовые платформы одиночные или собранные в короткую цепочку, на конце которой иногда находят отпечаток тела индивидуума-следообразователя (Gehling et al, 2005).

Наиболее часто в беломорских местонахождениях Dickinsonia costata встречается в ассоциации с прикрепительными образованиями рода Aspidella, отпечатками Kimberella quadrata, Tribrachidium heraldicum и Parvancorina minchami. При палеоэкологической структуры сообществ изучении с использованием статистических методов, было выявлено, что совокупности отпечатков вида Dickinsonia costata из скоплений Z11(XXII) и Z1(I) имеют очень широкий размерный диапазон (3.4-140.4 мм в длину в скоплении Z11(XXII) и 3.7-97.7 мм в длину в скоплении Z1(I)) и представлены двумя размерными группами в обоих скоплениях. По интерпретации, сделанной в настоящей работе наличие двух размерных групп указывает на присутствие возрастных генераций в популяции, что позволяет предполагать, что для Dickinsonia costata был характерен ритмичный тип размножения.

Местонахождение. Россия: Архангельская обл., Юго-Восточное Беломорье, Зимнегорское, Солзинское и Карахтинское местонахождения; верхний венд, редкинский и котлинский (?) горизонты, верховская, зимнегорская и ергинская свиты. Украина: Подолия, котлован Днестровской ГЭС; верхний венд, могилев-подольская серия, могилевская свита, ломозовские слои. Австралия: эдиакарий, кварциты Паунд.

Материал. Экземпляры ПИН РАН №№ 3993/5107, 5113, 5117, 5119, 5128, 5155, 5270 (Зимний берег, ергинская свита, скопление отпечатков Z1(I)), экз. ПИН РАН №№ 3993/5156, 5232, 5247 (Зимний берег, ергинская свита, скопление отпечатков Z2(III)), экз. ПИН РАН №№ 3993/5515-5518, 5521-5522, 5524, 5526, 5528, 6192,

6711, 6715, 6724, 6728, 6750, 6754, 6780-6790, 6792, 6795, 8090, 8231-8234, 8278, 8504, 8506, 8508-8519, 8526 (Зимний берег, зимнегорская свита, скопление отпечатков Z11(XXII)), экз. ПИН РАН №№ 3993/8871-8873, 8875-8876 (Зимний берег, зимнегорская свита, скопление отпечатков Z12(XXIII)), экз. ПИН РАН №3992/5052 (Онежский полуостров, р. Сюзьма, верховская свита, скопление отпечатков SZ1 (XX)).

Dickinsonia sp.

Табл. III, фиг. 4

Описание. Тело овальной формы, у крупных экземпляров сильно удлиненное. Изомеры тонкие, длинные, многочисленные. Головной отдел по форме не отличим от передних изомеров и выделяется только расположением строго по оси тела и отсутствием зеркально-симметричной пары. Система внутренних полостей состоит из одного продольного и нескольких пар поперечных каналов. Продольный канал, лежащий на оси тела, подразделяется на два отдела примерно равной длины: широкого переднего и узкого заднего. Боковые каналы узкие, длинные, отходят от заднего отдела продольного канала косо вперед, пересекая изомеры под прямым углом. Изомеры по крайней мере двух передних пар дихотомически ветвятся, первая пара – многократно.

Размеры в беломорских местонахождениях. Длина от 2.6 до 224.5 мм, ширина от 2.8 до 129.7 мм.

Сравнение. От типового вида рода (D. costata) отличается удлиненной формой тела и узкими более многочисленными изомерами. По этим же признакам сходен с D. elongata Glaessner et Wade, 1966 и D. tenuis Glaessner et Wade, 1966, строение системы внутренних полостей которых не известно. От D. lissa Wade, 1972 отличается наличием только одного продольного канала (у D. lissa их два).

Замечания. Экземпляры Dickinsonia sp., происходящие из разных местонахождений Юго-Восточного Беломорья, немного различаются между собой шириной изомеров. Для выяснения причин различия необходимо

проведение дополнительных исследований. Обнаруженные у Dickinsonia sp. специфические внутренние структуры, которые интерпретируются как пищеварительно-распределительные системы (Иванцов, 2004), делают спорными предположение (Seilacher, 1999) о питании дикинсоний путем впитывания растворенной органики всей поверхностью тела, либо за счет фотосимбиоза или хемосимбиоза.

Некоторые из маленьких экземпляров, обладающих признаками D. costata, такими как округлое тело, широкий первый изомер и небольшое количество изомеров, возможно, являются ювенильными формами Dickinsonia sp. (Закревская, Иванцов, 2015).

Dickinsonia sp. является доминирующим видом в половине изученных в данной работе локальных скоплений Юго-Восточного Беломорья, таких как K1(V), K2(VI), SL1(VII), Z2(III) и Z7(XVII). Наиболее часто в беломорских местонахождениях Dickinsonia sp. встречается в ассоциации с Kimberella quadrata и видами рода Parvancorina. При изучении палеоэкологической структуры сообществ с использованием статистических методов, было выявлено, что совокупности отпечатков Dickinsonia sp. формируют одну размерную группу в таких скоплениях, как Z7(XVII), K1(V) и Z2(III), и две размерные группы – в скоплениях SL1(VII), Z1(I) и K2(VI). По интерпретации, сделанной в настоящей работе наличие двух размерных групп указывает на присутствие возрастных генераций в популяции, что позволяет предполагать, что Dickinsonia sp. размножалась ритмично.

Местонахождение. Юго-Восточное Беломорье: Зимнегорское, Солзинское и Карахтинское местонахождения; верхний венд, редкинский и котлинский (?) горизонты, верховская, зимнегорская и ергинская свиты.

Материал. Экземпляры ПИН РАН №№ 4852/13-19, 21-22, 24-26, 28-39, 41-45, 47-52, 5456-61, 63-69, 71-76, 78-81, 83, 85-88, 90-91, 112, 114, 116-119, 120-125, 127-128, 132-138 (Онежский полуостров, верховская свита, скопление отпечатков К1 (V)), экз. ПИН РАН №№ 4852/181-183, 185-193, 194-197, 199-207, 209-210,

212-213, 215-217, 220-221, 223-224, 227, 229, 233-234, 236, 268, 269-271, 279, 232, 235 (Онежский полуостров, верховская свита, скопление отпечатков К2 (VI)), экз. ПИН РАН №№ 3992/5000-5001 (Онежский полуостров, р. Сюзьма, верховская свита, скопление отпечатков SZ1 (XX)), экз. ПИН РАН №№ 3993/5064, 5172-5173, 5215, 5230, 5233-5234, 5236-5241, 8362 (Зимний берег, ергинская свита, скопление отпечатков Z2(III)), экз. ПИН РАН №№ 3993/5561, 5794, 6172 (Зимний берег, ергинская свита, скопление отпечатков Z2(III)), экз. ПИН РАН №№ 3993/5561, 5794, 6172 (Зимний берег, ергинская свита, скопление отпечатков Z1(I)), экз. ПИН РАН №№ 3993/8118, 8172-8177, 8179, 8181-8189, 8191-8193, 8195-8208 (Зимний берег, верховская свита, скопление отпечатков Еловый Z7 (XVII)), экз. ПИН РАН №№ 4853/1, 3, 5, 15, 20-21, 25-24, 27, 29, 85, 88, 160, 165, 167, 172-173, 202, 204, 206-207, 210-216, 218, 220-228, 230-231, 233-236, 238-257, 259-261, 264, 266-267, 271, 277, 280, 283, 286, 289-294, 298, 301, 303-305, 308-309 (Онежский полуостров, р. Солза, верховская свита, скопление отпечатков SL1 (VII)).

Класс Cephalozoa Ivantsov, 2004 Семейство Yorgiidae Ivantsov, 2001 Род Yorgia Ivantsov, 1999

Yorgia: Иванцов, 1999, с. 9.

Типовой вид. Yorgia waggoneri Ivantsov, 1999; верхний венд, ергинская свита; Архангельская область, Зимний берег Белого моря.

Диагноз. Тело округлое, со слегка приостренным задним концом, состоит из двух отделов: головного и туловищного. Головной отдел короткий, в плане серповидной формы. Туловищный отдел относительно длинный, у крупных (взрослых) экземпляров состоит более чем из 30 пар изомеров. Угол отхождения изомеров от продольной оси изменяется от примерно 90° на переднем конце до 0° на заднем. Боковые концы изомеров заострены и загнуты в сторону заднего конца тела. Внутренний конец переднего правого изомера далеко заходит на левую половину туловища.

Сравнение. По характеру расчлененности тела и наличию головного отдела род родами Andiva Fedonkin, сходен co следующими проартикулят: 2002, Archaeaspinus Ivantsov, 2007, Cyanorus Ivantsov, 2004, Ivovicia Ivantsov, 2007, Lossinia Ivantsov, 2007, Ovatoscutum Glaessner et Wade, 1966, Podolimirus Fedonkin, 1983, Praecambridium Glaessner et Wade, 1966, Spriggina Glaessner, 1958. Из всех этих родов наиболее близок к Podolimirus (в интерпретации Dzik, Martychin, 2015), от которого отличается более широким телом, заостренными внешними концами изомеров, захождением внутреннего конца переднего правого изомера далеко в противоположный левый ряд изомеров.

Видовой состав. Род моновидовой.

Замечания. Yorgia интерпретируется как представитель типа Proarticulata, вымершего типа многоклеточных животных, и представляет собой бентосное подвижное животное. Подвижность и животная природа ергии была доказана благодаря находкам следов питания, часто соединяющихся в целые следовые цепочки, с отпечатком организма-следообразователя на конце. Судя по морфологии следов, питание ергии происходило схожим с дикинсонией образом, за счет выедания брюшной стороной верхних слоев микробного мата (Иванцов, Малаховская, 2002; Иванцов, 2011, 2013).

Распространение. Поздний венд Юго-Восточного Беломорья, эдиакарий Южной Австралии (Gehling, 2005).

Yorgia waggoneri Ivantsov, 1999 Табл. III, фиг. 11

Yorgia waggoneri: Иванцов, 1999, с. 9, табл. І, фиг. 1-4, табл. ІІ, фиг. 1-5.

Голотип. ПИН, обр. № 3993/5024 (Иванцов, 1999, табл. І, фиг. 4); верхний венд, ергинская свита; Зимний берег Белого моря.

Описание. Крупные проартикуляты с округлым телом, слегка приостренным на заднем конце, сравнительно высоким. Тело состоит из двух отделов: головного и

туловищного. Туловищный отдел делится на широкие и длинные, относительно малочисленные изомеры; их ширина из разных участков тела примерно одинаковая и составляет около 0,02-0,04 его длины. Боковые концы изомеров заострены и загнуты в сторону заднего, приостренного конца тела. Угол отхождения изомеров от продольной оси тела изменяется от 90° на переднем конце туловища до примерно 0° на заднем. Внутреннее окончание переднего правого изомера далеко заходит в противоположный (левый) ряд. Количество изомеров – около 25-35 в каждом ряду.

Размеры в беломорских местонахождениях. Длина измеренных полных экземпляров изменяется от 7.3 до 250 мм, ширина составляет от 6.5 до 175.6 мм. Замечания. Одиночный след питания или следовая платформа ергии (Epibaion waggoneris Ivantsov, 2011) имеет контур от круглого до овального. Метаизомеры широкие, с заостренными, загнутыми назад внешними концами. Первый метаизомер длиннее последующих и заходит своим внутренним концом на противоположную половину платформы. В передней части платформы имеется узкая месяцевидная нерасчлененная лопасть. Платформы могут быть одиночными, но чаще формируют группы и протяженные цепочки, на концах организма-следообразователя которых встречаются отпечатки (Иванцов, Малаховская, 2002, Иванцов, 2011).

В беломорских местонахождениях Yorgia waggoneri наиболее часто встречается в ассоциации с отпечатками Kimberella quadrata, Tribrachidium heraldicum и видами рода Dickinsonia. При изучении палеоэкологической структуры сообществ с использованием статистических методов, было выявлено, что совокупность экземпляров Yorgia waggoneri из скопления Z1(I) подразделяется на две размерные группы, причем отпечатки представлены разными размерами от мелких до очень крупных (до 152 мм в длину). По интерпретации, сделанной в настоящей работе наличие двух размерных групп указывает на присутствие возрастных генераций в популяции, что позволяет предполагать, что для ергии был характерен ритмичный тип размножения.

Местонахождение. Юго-Восточное Беломорье: Зимнегорское местонахождение; поздний венд, верховская, зимнегорская и ергинская свиты.

Материал. Экземпляры ПИН РАН №№ 3993/5002-5003, 5009-5010, 5015, 5024, 5028, 5030, 5760 (Зимний берег, ергинская свита, скопление отпечатков Z2(III)), экз. ПИН РАН №№ 3993/5004-5005, 5007-5008, 5018, 5022, 5135, 5276, 5613, 5710, 5715-5717, 5719-5720, 5723-5724, 5727-5728, 5730-5731, 5733-5734, 5739-5741, 5743-5748, 5756, 5762 (Зимний берег, ергинская свита, скопление отпечатков Z1(I)), экз. ПИН РАН № 3993/5707 (Зимний берег, верховская свита, скопление отпечатков Z1(I)).

Тип, класс, отряд, семейство не установлены Род Kimberella Wade, 1972 emend. n.

Kimberia: Glaessner, Wade, 1966, р. 611 (слово). Kimberella: Wade, 1972, р. 215 (слово); Glaessner, 1979, р. 94.

Типовой вид – Kimberella quadrata (Glaessner et Wade, 1966); Южная Австралия, эдиакарий, кварциты Паунд.

Диагноз. Небольшие билатерально симметричные бентосные организмы. Удлиненно-овальное тело состояло из крупного туловищного и небольшого головного отдела, способного полностью втягиваться внутрь туловища. Обладали гибким способным растягиваться, спинным покровом, И но плотным, армированным минеральными склеритами. Мощная спинная мускулатура разделялась на ряд поперечных пучков и продольный тяж – ретрактор, соединявший голову с аборальным концом тела. Имели плоское вентральное ползательное образование. Голова несла несколько неплотно закрепленных склеротизированных зубов, которыми во время сбора пищи животные многократно проводили по субстрату, оставляя на нем характерный след в виде веера борозд.

Видовой состав. Типовой вид.

кимбереллы Замечания. Систематическое положение не установлено. Изначально она интерпретировалась как кубомедуза (Glaessner, Wade, 1966). Однако находки отпечатков тела кимбереллы в ассоциации со следами питания позволили доказать, что она представляет собой бентосное подвижное животное. Следов передвижения и питания кимбереллы представлены слизистыми лентами и веерами тонких борозд. Последние указывают на то, что кимберелла питалась, вытягивая передний конец тела, на котором располагалась структура, содержащая зубы, и, царапая ими микробный мат. Судя по расположению следов, кимберелла передвигалась аборальным концом вперед. Кимберелла интрепретировалась как представитель примитивных раковинных моллюсков, вроде моноплакофор или хитонов (Fedonkin et al., 2007а). По новой интерпретации (Иванцов, 2009, 2013; Ivantsov, 2012) способность значительно вытягивать тело сближает кимбереллу с гастроподами и другими высшими моллюсками, а наличие мощной спинной мускулатуры и известковых спикул в покровах – с соленогастрами. Однако в настоящий момент еще недостаточно доказательств для уверенного отнесения кимбереллы к типу Mollusca.

Распространение. Россия: Архангельская обл., верхний венд, редкинский и котлинский (?) горизонты. Австралия: эдиакарий, кварциты Паунд. Индия: Малые Гималаи, серия Крол (Mathur, 2008).

Kimberella quadrata (Glaessner et Wade, 1966)

Kimberia quadrata: Glaessner, Wade, 1966, p. 611, pl. 97, fig. 6, 7. Kimberella quadrata: Wade, 1972, p. 215; pl. 43, fig. 2; Glaessner, 1979, textfig. 7-2.

Голотип – Южно-австралийский музей, экз. Р12734 (Glaessner, Wade, 1966, pl. 97, fig. 6); Южная Австралия, эдиакарий, кварциты Паунд.

Описание. Остатки тел кимберелл разнообразны и сильно различаются между собой по форме и деталям морфологии. Общим для них является

концентрическое зональное строение с увеличением высоты от зоны к зоне. На наиболее полно сохранившихся отпечатках выделяются три зоны, разделенные бороздами: внешняя, средняя и внутренняя. В пределах внешней зоны поверхность ископаемого ровная или имеет покатость к наружному краю и гладкая, лишь иногда несущая слабые складки. Средняя, более высокая, зона почти всегда покрыта поперечными складками, наиболее грубыми вблизи ее внешнего края, имеющего фестончатый характер. В некоторых случаях на ее поверхности видны мелкие бугорки, а складки ослаблены или отсутствуют. Внутренняя, выпуклая зона может быть гладкой, но чаще всего она несет поперечные складки и изредка – бугорки. Один из концов ископаемого всегда одинаковым образом закруглен; на другом обычно обособляется выступ, отделенный от основного тела более или менее глубокими вырезками бокового края. Выделяются четыре основные группы телесных остатков кимбереллы: эллиптические, с более или менее выпрямленными боками и внутренней зоной, несущей грубые поперечные складки, изредка гладкой; узкие и длинные, более чем в два раза превышающие по длине обычные экземпляры, с гладкой внутренней зоной; широкие, каплевидных очертаний, иногда почти круглые; с поперечными складками в средней и внутренней зонах; и такие же широкие, но с многочисленными мелкими бугорками на поверхности внутренней и средней зон. Особенность отпечатков последней группы состоит в отсутствии внешней зоны и выступа. Благодаря ассоциации следов питания с отпечатками тела, мы можем определить, что пищесобирающий орган и, очевидно, рот располагались в районе выступа, поэтому далее этот выступ будет называться головой. Экземпляры с бугорками явно проще, несут меньше разнообразных тонких деталей, чем экземпляры co складками; по-видимому, ИХ покровы были плотнее. Чередующееся появление на отпечатках то бугорков, то складок объясняется тем, что ядрами бугорков могли быть сгустки арагонита – твердого, но плохо сохранявшегося после смерти животного вещества. В том случае, когда фиксация отпечатка происходила до растворения минеральных склеритов, на нем

сохранялись элементы строения практически только внешних покровов. Растворение же склеритов сильно уменьшало плотность покровов, и давало возможность проявиться другим образованиям, лежавшим глубже в теле кимбереллы. Покрывающие внутреннюю зону грубые правильные складки интерпретируются как отображения на поверхности ископаемого пучков мускульных волокон. Основное направление волокон – поперечное, но вблизи аборального конца тела кимбереллы четко обособляется продольный пучок, переходящий в широкую, занимающую треть ширины внутренней зоны, ленту. Эта лента лежит ниже видимых поперечных мускульных пучков, слегка искривляя их на отпечатке. Около головы она теряется, уходя ниже вглубь тела (или распадаясь на отдельные тяжи?). Ее окончанием может быть тонкий тяж, идущий по оси головы и составляющий основу стреловидного образования, ярко выделяющегося на некоторых отпечатках. Боковые части этого образования на сжатых экземплярах имеют вид коротких выпуклых валиков, отходящих в стороны и слегка назад от осевого тяжа. На вытянутых экземплярах они сливаются в широкую складку, окружающую спереди и с боков оральное окончание осевого тяжа. У экземпляров с промежуточным расположением головы это образование не имеет ярко выраженной стрелоподобной формы и скорее напоминает луковицу, обращенную тупым концом вперед. Вероятно, так могла сохраниться группа околоротовых мышц и сами зубы, видимые в передней части головы как серповидные валики. Изменчивость формы внутренней области головы может свидетельствовать о различном положении батареи зубов, в нерабочем состоянии сложенных двумя группами по обеим сторонам глотки, а в момент захвата пищи развернутых полукругом по бокам и спереди от ротового отверстия. В отличие от головы и прилегающих частей тела, его аборальный конец никогда не сохраняется в вытянутом положении. Похоже, он не мог вытягиваться настолько сильно. Развитая поперечная мускулатура, очевидно, была необходима для поперечного сжатия тела и выдвижения головы. Внешняя, гладкая зона телесных ископаемых представляет собой боковую часть тела,

выступающую за пределы спинного покрова и лежащую ниже него. Она интерпретируется как краевое продолжение единой вентральной пластины – ползательного образования кимбереллы. Слабые поперечные складки, иногда наблюдаемые на поверхности зоны, свидетельствуют об относительной мягкости слагавшего ее вещества и, возможно, говорят о ее способности к волнообразному сокращению. Для отпечатков всех размеров типично отсутствие головы. Судя по изогнутым складкам ближней части тела, она была задрана вверх в толщу перекрывающего песчаного осадка. Но на тех ископаемых остатках, где голова сохранилась хорошо, видно, что она несла такие же бугорки что и тело (то есть имела такие же покровы), и при этом не была отделена от него каким-либо швом. Это может означать, что легко сгибались сами покровы. На многих образцах на границе внешней и средней зон можно видеть продольное углубление. Иногда оно настолько далеко заходило вглубь тела, что коллапс его приводил к провалу фестончатой области. По-видимому, здесь находилась полость, открывавшаяся наружу щелью, а фестончатая область составляла ее своды. Поскольку ребра и края фестонов, хоть и в разной степени четкости, присутствуют на отпечатках всех групп, они не были минерализованными, но состояли из плотного и достаточно устойчивого органического вещества.

Размеры в беломорских местонахождениях. Длина экземпляров изменяется от 3.2 до 138.7 мм, ширина составляет от 1.6 до 102 мм.

Замечания. Известно два типа следов кимбереллы: плоские, слабо выступающие над окружением ленты и вееровидные группы тонких борозд (описание рельефа дается по слепку; на породе первые выглядят как удлиненные впадины, а вторые – как узкие гребни). Следы-ленты обычно образуют агрегаты с телесными остатками и пучками борозд. Лента одним концом касается отпечатка тела со стороны головы, как бы продолжая и «стекая» с нее; а на другом своем конце она выполаживается и «растворяется» над узкой стороной пучка борозд. Там, где высота ленты минимальна и сквозь нее проглядывает подстилающая поверхность мата, видно, что эта поверхность никак не деформирована. Многие ленты на

своем протяжении резко меняют ширину, иногда сжимаясь до нити. В такой форме мог сохраниться чехол из слизи, в большом количестве выделенной животным в стрессовой ситуации – внезапно окруженным облаком взмученного, обедненного кислородом, осадка. Некоторую плотность слизи (и, соответственно, объем на отпечатке) могли придать обломочные частицы из облака, налипшие на нее и поглощенные ею. Длина ленты определенная, близкая к длине вытянутого тела кимбереллы. Вероятно, животное было застигнуто в состоянии растяжения и сжалось, выделив слизь, уже под осадком (Иванцов, 2010; Ivantsov, 2012).

Следы – веера борозд (Kimberichnus teruzzii Ivantsov, 2013) иногда составляют большие группы, наложенные друг на друга и образующие вереницы неопределенно большой длины. Для того чтобы резать узкие с ровными краями и глубокие борозды зубы кимбереллы должны были быть тонкими и твердыми, склеротизированными. В случае агрегатов, отпечаток тела кимбереллы лежит в точке схождения борозд или на конце вереницы вееров, при этом голова его обращена к следу. В веренице вееров каждый последующий по времени образования веер стирает узкий конец предшествующего. Оба этих факта свидетельствуют о том, что кимберелла в процессе питания передвигалась аборальным концом вперед. Выедая субстрат, кимберелла двигалась, пятясь, поэтому новый пучок скребков появлялся у внутреннего конца предыдущей группы (Иванцов, 2009, 2010, 2013; Ivantsov, 2012).

Kimberella quadrata является доминирующим видом в локальных скоплениях SL1(VII) и Z1(I). В беломорских местонахождениях кимберелла наиболее часто встречается в ассоциации с отпечатками Dickinsonia sp., Aspidella sp., Tribrachidium heraldicum и другими. При изучении палеоэкологической структуры сообществ с использованием статистических методов, было выявлено, Kimberella quadrata что совокупности отпечатков представлены ДВУМЯ размерными группами в большинстве изученных скоплений (SL1(VII), Z1(I), Z11(XXII) и Z12(XXIII)). Наиболее четко такая картина наблюдается в скоплениях SL1(VII) и Z1(I), несмотря на заметные различия в размерных

165

диапазонах экземпляров в этих скоплениях: например, в скоплении Z1(I) содержатся очень крупные экземпляры Kimberella (до 139 мм в длину), а в скоплении SZ1(XX) очень маленькие (до 9 мм в длину). Наличие двух размерных групп указывает на присутствие возрастных генераций в популяции, что позволяет предполагать, что для кимбереллы был характерен ритмичный тип размножения.

Местонахождение. Юго-восточное Беломорье: Зимнегорское, Солзинское, Карахтинское и Сюзьминское местонахождения; верхний венд, редкинский и котлинский (?) горизонты, верховская, зимнегорская и ергинская свиты.

Материал. Экземпляры ПИН РАН №№ 3992/5007, 5010-5012, 5134, 5090-5094, 5108-5110 (Онежский полуостров, р. Сюзьма, верховская свита, скопление отпечатков SZ1 (XX)), экз. ПИН РАН №№ 3993/4011, 4016-4017, 4020, 4028, 4034, 5116, 5136, 5530-5533, 5551, 5560, 5571-5572, 5576-5577, 5580-5581, 5585, 5587-5590, 5592-5593, 5601-5602, 5603-5607, 5750, 5791-5792, 5858-5859, 5863-5865, 5874, 5969, 6044, 6904, 8375, 8377-8378, 8380, 8382, 8387-8388 (Зимний берег, ергинская свита, скопление отпечатков Z1(I)), экз. ПИН РАН №№ 3993/8096-8105 (Зимний берег, зимнегорская свита, скопление отпечатков Z12(XXIII)), экз. ПИН РАН №№ 3993/5253, 5871-5873, 5881-5883, 8163 (Зимний берег, ергинская свита, скопление отпечатков Z2(III)), экз. ПИН РАН №№ 4852/108, 273 (Онежский полуостров, верховская свита, скопление отпечатков К1 (V)), экз. ПИН РАН №№ 4852/93-95, 151 (Онежский полуостров, верховская свита, скопление отпечатков К2 (VI)), экз. ПИН РАН №№ 4853/550, 553-554, 556-557, 576-577, 582-583, 888, 890-895, 897, 910-912, 920-921, 929, 931, 953, 960, 962-963, 967, 971-973, 975, 976-979, 992-994, 996-999, 1002, 1004, 1013-1014, 1024, 1104 (Онежский полуостров, р. Солза, верховская свита, скопление отпечатков SL1 (VII)), экз. ПИН РАН №№ 3993/5800, 5802-5807, 5809, 5547, 5564, 5566-5568, 5596-5597, 6674-6676, 6679-6680, 6683-6686, 6689-6690, 6692, 6694-6696, 8235-8238, 8240-8258, 8268-8270, 8272-8275, 8277 (Зимний берег, зимнегорская свита, скопление отпечатков Z11(XXII)).

Тип Arthropoda von Siebold, 1848 Incerti ordinis et classis Семейство Parvancorinidae Glaessner, 1979 Род Parvancorina Glaessner, 1958

Parvancorina: Glaessner, 1958, p. 187 (слово).

Типовой вид – Parvancorina minchami Glaessner, 1958; Южная Австралия, эдиакарий, кварциты Паунд.

Диагноз. Небольшие организмы с билатерально-симметричным телом, каплевидных или удлиненно-овальных очертаний. Притупленный более широкий конец считается передним. Край тела с узкой каймой. В передней и осевой части тела обособляется якоревидное возвышение. Поперечная балка этой структуры изогнута дуговидно, продольная балка прямая.

Видовой состав. Типовой вид, а также P. sagitta Ivantsov, 2004.

Замечания. Оригинальный диагноз отсутствует.

Поперечные и косо направленные валики, видимые на некоторых экземплярах австралийских представителей типового вида, интерпретируются как остатки конечностей, пропечатанные сквозь мягкий панцирь (Glaessner, 1980; Lin et al., 2006). Это является основанием для отнесения рода к членистоногим. Однако отсутствие сегментации этих структур и деформированных образцов, у которых эти структуры выходили бы за край панциря делают интерпретацию достаточно спорной. На беломорском материале, несмотря на огромное количество найденных экземпляров (Наймарк, Иванцов, 2009) и их великолепную сохранность, эти структуры не выявлены.

По современным представлениям Parvancorina является подвижным бентосным животным неясной систематической принадлежности и, возможно, относится к членистоногим. Следы Parvancorina не были обнаружены, что затрудняет реконструкцию типа питания этого организма. Было также сделано

предположение, что парванкорина вела нектобентосный образ жизни и поэтому не оставляла следов на дне (Lin et al., 2006).

Распространение. Россия: Архангельская обл., верхний венд, редкинский и котлинский (?) горизонты. Австралия: эдиакарий, кварциты Паунд.

Parvancorina minchami Glaessner, 1958

Табл. II, фиг. 11

Parvancorina minchami: Glaessner, 1958, p. 187, pl. 1, fig. 4; Glaessner, Daily, 1959, p. 380, pl. XLVII, fig. 5, 6; Glaessner, Wade, 1966, p. 625.

Голотип – Южно-австралийский музей № Р 12774 (Glaessner, 1958, pl. 1, fig. 4); Южная Австралия, эдиакарий, кварциты Паунд.

Описание. Тело каплевидных очертаний; у маленьких экземпляров его длина равна или несколько превышает ширину (у экземпляров размером до 10 мм коэффициент регрессии отношения длины к ширине равен 1.06), а у крупных экземпляров из Юго-Восточного Беломорья может быть более чем в полтора раза меньше ширины (коэффициент регрессии равен 1.45). Кайма узкая, равномерной ширины. В осевой части тела обособляется возвышение якоревидной формы. Расстояние между концами поперечной балки этого возвышения у маленьких экземпляров приблизительно равно длине продольной балки, а у крупных беломорских экземпляров много больше ее; ширина обеих балок одинаковая.

На боковых краях тела изредка наблюдаются узкие валики, отходящие от продольной балки поперек тела и от поперечной балки – косо назад и вбок.

Замечания. В беломорских местонахождениях Parvancorina minchami наиболее часто встречается в ассоциации с отпечатками Dickinsonia sp., Aspidella sp., Kimberella quadrata и Tribrachidium heraldicum. При изучении палеоэкологической структуры сообществ с использованием статистических методов, было выявлено, что совокупности отпечатков Parvancorina minchami из скоплений Z11(XXII), Z1(I) и Z7(XVII) формируют две размерные группы.

Наличие двух размерных групп указывает на присутствие возрастных генераций в популяции, что позволяет предполагать, что для Parvancorina minchami был характерен ритмичный тип размножения.

Размеры в беломорских местонахождениях. Длина экземпляров изменяется от 2.1 до 19.3 мм, ширина составляет от 1.4 до 28.6 мм.

Местонахождение. Юго-Восточное Беломорье: Зимнегорское, Солзинское, Карахтинское, Сюзьминское и Лямицкое местонахождения; верхний венд, редкинский и котлинский (?) горизонты, лямицкая, верховская, зимнегорская и ергинская свиты.

Материал. Экземпляры ПИН РАН №№ 3993/5193, 5714, 8134-8138 (Зимний берег, ергинская свита, скопление отпечатков Z2(III)), экз. ПИН РАН № 3993/8087 (Зимний берег, зимнегорская свита, скопление отпечатков Z12(XXIII)), экз. ПИН РАН № 3993/8108-8117, 8119-8124, 8165-8168 (Зимний берег, верховская свита, скопление отпечатков Еловый Z7 (XVII)), экз. ПИН РАН №№ 3993/5174, 5179, 5591, 5662, 6191, 6537, 8139, 8141, 8145, 8150-8151, 8153-8154, 8157, 8160, 8371-8372 (Зимний берег, ергинская свита, скопление отпечатков Z1(I)), экз. ПИН РАН №№ 3993/6202-6203, 6207-6208, 6212, 6215-6217, 6223-6224, 6226, 6229, 6234-6235, 6238, 6241, 6243, 6247, 6250-6252, 6255, 6258-6259, 6261-6262, 6266-6267, 6271, 6273, 6276, 6280, 6283-6284, 6289-6290, 6295, 6297, 6301, 6305-6306, 6309-6312, 6313-6314, 6320, 6324-6325 (Зимний берег, зимнегорская свита, скопление отпечатков Z11(XXII)).

Parvancorina sagitta Ivantsov, 2004

Табл. II, фиг. 10

Голотип. ПИН, обр. № 4853/89 (Иванцов и др., 2004, табл. I, фиг. 5); Архангельская область, Онежский полуостров, р. Солза; верхний венд, верховская свита.

Описание. Тело удлиненно-овальное с несколько более широким передним концом. Кайма сравнительно широкая, слегка расширяющаяся на переднем и

заднем концах тела. Центральная часть тела у маленьких экземпляров равномерно выпуклая, а у более крупных в ее осевой части обособляется якоревидное возвышение. Расстояние между концами поперечной балки составляет около половины длины всего возвышения, продольная балка сравнительно широкая, близко подходящая к заднему краю тела.

Размеры в беломорских местонахождениях. Длина экземпляров изменяется от 2.1 до 11.7 мм, ширина составляет от 1.1 до 6 мм.

Сравнение. От Р. minchami отличается удлиненным телом (коэффициент регрессии отношения длины к ширине у Р. sagitta равен 0.51. a у Р. minchami – 1.45) и относительно более широкой краевой каймой, а также более широкой продольной балкой якоревидного возвышения.

Замечания. Parvancorina sagitta является эндемиком Юго-Восточного Беломорья и встречается только в одном локальном скоплении SL1(VII) в ассоциации с Dickinsonia Kimberella такими ископаемыми как sp., quadrata И Palaeophragmodictya spinosa. При изучении палеоэкологической структуры сообществ с использованием статистических методов, было выявлено, что Parvancorina sagitta SL1(VII) совокупность отпечатков ИЗ скопления подразделяется на две размерные группы, также как и отпечатки типового вида этого рода в беломорских местонахождениях. Наличие двух размерных групп указывает на присутствие возрастных генераций в популяции, что позволяет предполагать, что для Parvancorina sagitta был также характерен ритмичный тип размножения.

Местонахождение. Юго-Восточное Беломорье, Солзинское местонахождение; верхний венд, редкинский горизонт, верховская свита.

Материал. Экземпляры ПИН РАН №№ 4853/40, 47, 87, 89-93, 95-99, 101, 105-112, 114-116, 118-121, 123-124, 132-133, 140, 142-145, 147-149, 152-156, 166, 168, 170, 176 (Онежский полуостров, р. Солза, верховская свита, скопление отпечатков SL1 (VII)).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам проведенного палеоэкологического анализа можно сделать следующие выводы:

1. Метод вероятностного отбора моделей – Информационный критерий Байеса (BIC) – позволил определить наиболее вероятное количество статистически распознаваемых размерных классов для совокупностей отпечатков ископаемых в изученных скоплениях. Эти размерные классы представляют собой отдельные возрастные группы в популяциях.

2. Различия в текстурах поверхности микробных матов в разных захоронениях нельзя объяснить только топографическими вариациями субстрата, они могут определяться возрастом микробных матов, которые развивались вместе с населявшим их сообществом макроорганизмов. Разнообразные текстуры микробного мата можно выстроить в последовательность, которая интерпретируется как свидетельство развития и роста микробного мата.

3. Сравнительный анализ таксономического сходства комплексов вендских макроорганизмов по регионам мира показывает, что комплекс ископаемых Юго-Восточного Беломорья наиболее близко соотносится с комплексами Южной Австралии, Подолии и Индии. Эти местонахождения были приурочены к обстановкам, холодноводным которые можно отнести К приполярной палеобиогеографической области. Территория Юго-Восточного Беломорья (Балтика) находилась в вендское время в высоких широтах, что наиболее близко соотносится с палеогеографической схемой Мирта и Либермана 2008 года.

4. Сообщества изученных скоплений подразделяются на три группы (А, Б и В), которые различаются по количественному и видовому составу, значениям палеоэкологических параметров, количеству возрастных групп в популяциях, а также по возрасту микробного мата. Каждая группа отражает определенную стадию развития биоценоза бентосных вендских макроорганизмов на данной территории (группа А – начальная, группа Б – средняя, группа В – поздняя стадия).

171

5. В процессе формирования сообществ бентосных макроорганизмов на территории Юго-Восточного Беломорья в поздневендское время ключевую роль играли три процесса:

- а) эпизодическое осадконакопление;
- б) рост и развитие субстрата обитания организмов микробного мата;
- в) сезонность размножения зообентоса.

Полученные в настоящем исследовании результаты не позволяют, в отличие от Авалонского комплекса о. Ньюфаундленд, увидеть никаких признаков сукцессии сообществ. Сходства их таксономического состава, а также популяционной структуры указывает на то, что все изученные сообщества представляют собой различные стадии развития схожих биоценозов морских бентосных организмов сублиторали.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аксенов, Е.М. Венд Восточно-Европейской платформы // Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование. Т. 2. Стратиграфия и геологические процессы. – М.: Наука, 1985. – С. 3-35.

2. Аксенов, Е.М., Келлер, Б.М., Соколов, Б.С., Солонцов, Л.Ф., Шульга, П.Л. Общая схема стратиграфии верхнего докембрия Русской платформы // Изв. АН СССР. Сер. геол. – 1978. – № 12. – С. 17-34.

3. Аксенов, Е.М., Иголкина, Н.С. О выделении редкинской свиты валдайской серии на севере Русской платформы // Изв. вузов. Геология и разведка. – 1969. – № 8. – С. 22–25.

4. Алексеев, А.С., Гражданкин, Д.В., Реймерс, А.Н. и др. Новые данные о верхнем пределе возраста рудовмещающей толщи Архангельской алмазоносной провинции // Геология алмазов – настоящее и будущее (геологи к 50-ти летнему юбилею г. Мирный и алмазодобывающей промышленности России). – Воронеж: Изд-во ВГУ, 2005. – С. 235-241.

 Биологический энциклопедический словарь // под ред. Гилярова М.С. – М.: Современная энциклопедия, 1989. – 864 с.

6. Бобровский, И.М., Краснова, А.В., Наговицын, А.Л., Иванцов, А.Ю., Сережникова, Е.А. 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 Палеонтологического общества при РАН. Программа и тезисы докладов. – М., 2015. – С. 18-19.

7. Бурзин, М.Б. Микроорганизмы в ископаемой летописи. Учебнометодическое пособие //под ред. Нетрусова А.И. – М.: МАКС Пресс, 2003. – 27 с.

Вейс, А.Ф. Органостенные микрофосилии докембрия – важнейший компонент древней биоты // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. – М.: Наука, 1993. – С. 265-282.

9. Герасименко, Л.М., Ушатинская, Г.Т. Цианобактерии, циано-бактериальные сообщества, маты, биопленки // Бактериальная палеонтология, под ред. Розанова А.Ю. – М.: ПИН РАН, 2002. – С. 36-46.

10. Гниловская, М.Б. Новые саариниды венда Русской платформы // Доклады Академии наук, 1996. – Т. 348, № 1. – С. 89–93.

11. Гражданкин, Д.В. Строение и условия осадконакопления вендского комплекса в Юго-восточном Беломорье // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2003. – Т. 11, № 4. – С. 3-23.

12. Гражданкин, Д.В. Тафономические и экологические особенности беломорской биоты венда // Диссертация на соискание ученой степени кандидата геолого-минералогических наук. – Москва. – 2004. – 174 с.

13. Гражданкин, Д.В. Хроностратиграфия верхнего венда (на примере разрезов северо-восточной окраины Восточно-Европейской платформы и западного склона Среднего Урала) // Диссертация на соискание ученой степени доктора геолого-минералогических наук. – Новосибирск. – 2011. – 362 с.

14. 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.

15. Гражданкин, Д.В., Маслов, А.В. К новым горизонтам // Газета «Наука Урала». – Январь. 2006. – № 1, Вып. 915. – С. 4.

16. Гражданкин, Д.В., Маслов, А.В., Крупенин, М.Т., Ронкин, Ю.Л. Осадочные системы сылвицкой серии (верхний венд Среднего Урала) // Екатеринбург: Уральское отделение РАН, 2010. – 280 с.

17. Дедеев, В.А., Келлер, Б.М. (ред.) Верхний докембрий Европейского Севера СССР (Объяснительная записка к схеме стратиграфии) // Ин-т геологии. – Сыктывкар: АН СССР, 1986. – 42 с.

 Заварзин, Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии // Ин-т микробиологии. – М.: Наука, 2003. – 348 с. 19. Закревская, М.А. Сравнительный анализ двух сообществ захоронения поздневендских Metazoa Архангельской области // Шестая всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов (совместно с XLIX конференцией молодых палеонтологов МОИП). Программа и тезисы докладов. – М., 2009. – С. 18-19.

20. Закревская, М.А. Характеристика двух сообществ захоронения поздневендских Metazoa Архангельской области // Современная палеонтология: Классические и новейшие методы. – М.: ПИН РАН, 2011. – С. 9-19.

21. Закревская, М.А. Анализ частотного распределения размеров при изучении сообществ бентосных макроорганизмов вендского Беломорского палеобассейна // Десятая всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы». Тезисы докладов. – М., 2013а. – С. 21-22.

22. Закревская, М.А. Применение данных о латеральном распространении эдиакарской биоты для палеобиогеографии позднего венда // Систематика организмов. Ее значение для биостратиграфии и палеобиогеографии. Материалы LIX сессии Палеонтологического общества. – Санкт-Петербург, 2013б. – С. 44-46.

23. Закревская, М.А., Иванцов, А.Ю. Эволюция взглядов на природу Dickinsonia costata (многоклеточное вендского периода) // животное Современные проблемы палеонтологии. Материалы LXI сессии Палеонтологического общества при РАН. – Санкт-Петербург, 2015. – С. 40-42.

24. Закревская, М.А. Сравнительная характеристика палеоэкологических параметров ряда поздневендских ископаемых сообществ // Двенадцатая всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы». Тезисы докладов. – М., 2015. – С. 15-16.

25. Зеккель, Я.Д. Геологические исследования в районе Белого моря, бассейне реки Кулоя и низовьев Мезени // Труды северного геологического управления. –

Архангельск, 1939. – Вып. 3. – 95 с.

26. Иванцов, А.Ю. Новый представитель дикинсониид из верхнего венда Зимнего берега Белого моря (Россия, Архангельская область) // Палеонтол. журн. – 1999. – № 3. – С. 3-11.

27. Иванцов, А.Ю. Новые проартикуляты из вендских отложений Архангельской области // Палеонтол. журн. – 2004. – №3. – С. 21-26.

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

29. Иванцов, А.Ю. Проартикуляты – вымерший в докембрии тип многоклеточных животных // Мамкаев Ю.В. (ред.) Эволюционная морфология животных. К столетию со дня рождения акад. А.В. Иванова. Часть І. – Тр. С.-Петерб. о-ва естествоиспытателей. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2008. – Сер. 1, Т. 97. – С. 32-42.

30. Иванцов, А.Ю. Новая реконструкция Кимбереллы – проблематичного вендского многоклеточного животного // Палеонт. журн. – 2009. – №6. – С. 1-10.

31. Иванцов, А.Ю. Следы питания проартикулят – вендских многоклеточных животных // Палеонтол. журн. – 2011а. – № 3. – С. 3–13.

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

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

34. Иванцов, А.Ю. Следы жизнедеятельности докембрийских многоклеточных животных – «вендобионтов» и «моллюсков» // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2013. – Т. 21, № 3. – С. 8-21.

35. Иванцов, А.Ю., Гражданкин, Д.В. Новый представитель петалонам из верхнего венда Архангельской области // Палеонт. журн. – 1997. – № 1. – С. 3-18.

36. 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. Материалы LX сессии Палеонтологического общества, посвященной 100-летию со дня рождения академика Б.С. Соколова. – Санкт-Петербург, 2014. – С. 66-68.

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

38. Иванцов, А.Ю., Леонов, М.В., Сережникова, Е.А., Малаховская, Я.Е. 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. – Архангельский геолфонд Инв. № 9709, 2006 г. (На правах рукописи).

39. Иванцов, А.Ю., Малаховская, Я.Е. Гигантские следы вендских животных. // Докл. РАН. – 2002. – Т. 385, № 3. – С. 382-386.

40. Иванцов, А.Ю., Малаховская, Я.Е., Сережникова, Е.А. Некоторые проблематики из вендских отложений Юго-восточного Беломорья // Палеонтол. журн. – 2004. – №1. – С. 3-9.

41. Исаченко, Б.Л. Микробиологические исследования над грязевыми озерами // Труды Геологического комитета. Новая серия. – 1927. – Вып. 148. – 154 с.

42. Кривцов, А.И. Нижний палеозой восточного склона Балтийского щита по новейшим данным // Изв. АН СССР. Сер. геол. – 1958. – №4. – С. 63-75.

43. Малаховская, Я.Е., Иванцов, А.Ю. Вендские жители земли // Архангельск: Изд-во ПИН РАН, 2003. – 48 с.

44. Маслов, А.В., Подковыров, В.Н., Гражданкин, Д.В., Ронкин, Ю.Л. Геохимический облик тонкозернистых терригенных пород восточной питающей провинции Белого моря // Геология морей и океанов. Тезисы докладов XVIII Международной Школы морской геологии. – 2009. – Т. 3. – С. 195-199.

45. Милановский, Е.Е. Геология СССР // М.: Изд-во МГУ, 1987. – Ч. 1. – 416 с.

46. Наймарк, Е.Б., Иванцов, А.Ю. Возрастная изменчивость поздневендских

проблематик Parvancorina Glaessner // Палеонтол. журн. – 2009. – № 1. – С. 14-19. 47. Сережникова, Е. А. Вендские эдиакарии Зимнего берега Белого моря: новые находки и новые реконструкции // Палеонтол. журн. – 2005а. – № 4. – С. 46–55.

48. Сережникова, Е.А. Новая интерпретация ископаемых отпечатков Hiemalora из вендских отложений Оленекского поднятия (Северо-восток Сибирской платформы) // Бюлл. МОИП. Отд. Геол. – 2005б. – Т. 80, Вып. 3. – С. 26-32.

49. Сережникова, Е.А. Palaeophragmodictya spinosa sp. nov. – билатеральный седентарный организм из венда Юго-Восточного Беломорья // Палеонтол. журн. – 2007. – № 4. – С. 1-9.

50. Соколов, Б.С. О возрасте древнейшего осадочного покрова Русской платформы // Изв. АН СССР. Сер. геол. – 1952. – № 5. – С. 21-31.

51. Соколов, Б.С. Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации // Вестник АН СССР. – 1976. – № 1. – С. 126-143.

52. Соколов, Б.С. Очерки становления венда. – М.: КМК Лтд., 1997. – 157 с.

 Солонцов, Л.Ф., Аксенов, Е.М. О стратиграфии валдайской серии Восточно-Европейской платформы // Известия вузов. Геология и разведка. – 1970. – № 6. – С. 3–13.

54. Станковский, А.Ф. Поморская энциклопедия. Том 2. Природа Архангельского севера // под ред. Бызовой Н.М. – Архангельск, Поморский гос. ун-т, 2007. – 603 с.

55. Станковский, А.Ф., Веричев, Е.М., Гриб, В.П., Добейко, И.П. Венд юговосточного Беломорья // Изв. АН СССР. Сер. геол. – 1981. – № 2. – С. 78-87.

56. Станковский, А.Ф., Веричев, Е.М., Добейко, И.П. Венд Юго-Восточного Беломорья // Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование. Т. 2. Стратиграфия и геологические процессы. – М.: Наука, 1985. – С. 67-76.

57. 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. 58. Федонкин, М.А. Новые представители докембрийских кишечнополостных на севере Русской платформы // Палеонтол. журн. – 1980. – № 2. – С. 7-15.

59. Федонкин, М.А. Беломорская биота венда // Тр. ГИН АН СССР. – М.: Наука, 1981. – Вып. 342. – 100 с.

Федонкин, М.А. Систематическое описание вендских Metazoa // Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование. Т. 1. Палеонтология. – М.: Наука, 1985. – С. 70-106.

61. Федонкин, М.А. Холодная заря животной жизни // Природа. – 2000. – №9. –
С. 3–11.

62. Хераскова, Т.Н., Сапожников, Р.Б., Волож, Ю.А., Антипов, М.П. Геодинамика и история развития севера Восточно-Европейской платформы в позднем докембрии по данным регионального сейсмического профилирования // Геотектоника. – 2006. – № 6. – С. 33-51.

63. Чистяков, В.Г., Калмыкова, Н.А., Несов, Л.А., Суслов, Г.А. О наличии вендских отложений в среднем течении р. Онеги и возможном существовании оболочников (Tunicata: Chordata) в докембрии // Вестник ЛГУ. – 1984. – № 6. – С. 11—19.

64. Шацилло, А.В. Палеомагнетизм венда юга Сибирской платформы и некоторые аспекты позднедокембрийской геодинамики // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата геолого-минералогических наук. – Москва, 2006. – 32 с.

65. Янин, Б.Т. Палеобиогеография: Учебник для студентов высших учебных заведений // М.: Издательский центр «Академия», 2009. – 256 с.

66. Abrajevitch, A., Van der Voo, R. Incompatible Ediacaran paleomagnetic directions suggest an equatorial geomagnetic dipole hypothesis // Earth and Planetary Science Letters. – 2010. – V. 293. – P. 164–170.

67. Al-Zaidan, A.S.Y., Kennedy, H., Jones, D.A., Al-Mohanna, S.Y. Role of microbial mats in Sulaibikhat Bay (Kuwait) mudflat food webs: evidence from $\delta^{13}C$

analysis // Marine Ecology Progress Series. – 2006. – V. 308. – P. 27-36.

68. Billings, E. Fossils in Huronian rocks // Canadian Naturalist and Quarterly Journal of Science. – 1872. – V. 6. – 478 p.

69. Bottjer, D.J., Clapham, M.E. Evolutionary paleoecology of Ediacaran benthic marine organisms // Neoproterozoic Geobiology and Paleobiology. Ed. by Xiao S., Kaufman A.J. – Kluwer Press, 2006. – P. 91-114.

70. Bottos, E.M., Vincent, W.F., Greer, C.W., Whyte, L.G. Prokaryotic diversity of arctic ice shelf microbial mats // Environmental Microbiology. – 2008. – V. 10, No. 4. – P. 950-966.

71. Brasier, M.D., Antcliffe, J.B. *Dickinsonia* from Ediacara: a new look at morphology and body construction // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2008. – V. 270. – P. 311-323.

72. Callow, R.H.T., Brasier, M.D. A solution to Darwin's Dilemma of 1859: exceptional preservation in Salter's material from the Ediacaran Longmyndian Supergroup, England // Journal of the Geological Society. – 2009. – V. 166. – P. 1-4.

73. Chen, M., Lu, G., Xiao, Z. Preliminary study on the algal macrofossils – Lantian Flora from the Lantian Formation of Upper Sinian in southern Anhui // Bulletin of the Institute of Geology, Academia Sinica. – 1994. – V. 7. – P. 252–267.

74. Clapham, M.E., Narbonne, G.M. Ediacaran epifaunal tiering // Geology. – V. 30.
– 2002. – P. 627–630.

75. Clapham, M.E., Narbonne, G.M., Gehling, J.G. Paleoecology of the oldest known animal communities: Ediacaran assemblages at Mistaken Point, Newfoundland // Paleobiology. – 2003. – V. 29, No. 4. – P. 527-544.

76. Condie, K.C. Supercontinents, superplumes and continental growth: the Neoproterozoic record // Geological Society of London Special Publications. – 2003. – V. 206. – P. 1–21.

77. Conway Morris, S., Mattes, B.W., Chen, M. The early skeletal organism *Cloudina*: new occurrences from Oman and possibly China // American Journal of Science. – 1990. – V. 290-A. – P. 245–260.
78. Darroch, S.A.F., Laflamme, M., Clapham, M.E. Population structure of the oldest known macroscopic communities from Mistaken Point, Newfoundland // Paleobiology. – 2013. – V. 39, No. 4. – P. 591-608.

79. Darroch, S.A.F., Laflamme, M., Schiffbauer, J.D., Briggs, D.E.G. Experimental formation of a microbial death mask // Palaios. – 2012. – V. 27. – P. 293-303.

80. Droser, M.L., Gehling, J.G. Synchronous aggregate growth in an abundant new Ediacaran tubular organism // Science. – 2008. – V. 319. – P. 1660-1662.

81. Droser, M.L., Gehling, J.G., Jensen, S.R. Assemblage palaeoecology of the Ediacara biota: The unabridged edition // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2006. – V. 232. – P. 131-147.

B2. Dzik, J. Anatomical information content in the Ediacaran fossils and their possible zoological affinities // Integrative and Comparative Biology. – 2003. – V. 43. – P. 114-126.

83. Elming, S.A., Kravchenko, S.N., Layer, P., Rusakov, O.M., Glevasskaya, A.M., Mikhailova, N.P., Bachtadse, V. Palaeomagnetism and 40 Ar/ 39 Ar age determinations of the Ediacaran traps from the southwestern margin of the East European Craton, Ukraine: relevance to the Rodinia break-up // Journal of the Geological Society. – London, 2007. – V. 164, No. 5. – P. 969–982.

84. Evans, S.D., Droser, M.L., Gehling, J.G. *Dickinsonia* liftoff: Evidence of current derived morphologies // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2015. – V. 434. – P. 28-33.

85. Fedonkin, M.A. Systematic description of the Vendian Metazoa // The Vendian System 1, Paleontology. Ed. by Sokolov B.S., Ivanovski A.B. – New York: Springer-Verlag, 1990. – P. 71-120.

86. Fedonkin, M.A. The origin of the Metazoa in the light of the Proterozoic fossil record // Paleontological Research. -2003. - V. 7, No. 1. - P. 9-41.

87. Fedonkin, M.A., Gehling, J.G., Grey, K., Narbonne, G., Vickers-Rich, P., Clarke,
A.C. The Rise of Animals: evolution and diversification of the Kingdom Animalia. –
Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2007a. – 327 p.

88. 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. Ed. by Vickers-Rich P., Komarower P. – Geological Society, London. Special Publications, 2007. – V. 286. – P. 187-194.

89. 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. Ed. by Vickers-Rich P., Komarower P. – Geological Society, London, Special Publications, 20076. – V. 286. – P. 157-179.

90. Fedonkin, M.A., Waggoner, B.M. The Late Precambrian fossil *Kimberella* is a mollusc-like bilaterian organism // Nature. – 1997. – V. 388. – P. 868-871.

91. Fedorova, N.M., Levashova, N.M., Bazhenov, M.L., Meert, J.G., Sergeeva, N.D., Golovanova, I.V., Danukalov, K.N., Kuznetsov, N.B., Kadyrov, A.F., Khidiyatov, M.M. The east European platform in the Late Ediacaran: new paleomagnetic and geochronological data // Russian Geology and Geophysics. – 2013. – V. 54. – P. 1392-1401.

92. Fedorova, N.M., Levashova, N.M., Meert, J.G., Maslov, A.V., Krupenin, M.T. New paleomagnetic data on Baltica based on Upper Ediacaran deposits on the western slope of the Middle Urals // Doklady Earth Sciences. – 2014. – V. 456, No. 1. – P. 512-516.

93. Fraley, C., Raftery, A. MCLUST: software for model based cluster analysis // Journal of Classification. – 1999. – V. 16. – P. 297–306.

94. Fraley, C., Raftery, A. Bayesian regularization for normal mixture estimation and model-based clustering // Journal of Classification. – 2007. – V. 24. – P. 155–188.

95. Fraley, C., Raftery, A., Scrucca, L. Mclust Version 4 for R: Normal Mixture Modeling for Model-Based Clustering, Classification, and Density Estimation // Technical Report 597. – Department of Statistics. University of Washington, 2012. – 57 p.

96. Gehling, J.G. The case for Ediacaran fossil roots to the metazoan tree //

Geological Society of India Memoir. – 1991. – V. 20. – P. 181–224.

97. Gehling, J.G. Microbial mats in terminal Proterozoic siliciclastics: Ediacaran death masks // Palaios. – 1999. – V. 14. – P. 40–57.

98. Gehling, J.G. Evolution, environment and provinces of the Ediacara biota: Toward a subdivision of the terminal Proterozoic // Geol. Assoc. Canada Mineral. Assoc. Canada Abstr. – 2001. – V. 26. – P. 50.

99. Gehling, J.G. Ediacara organisms: relating form to function // Evolving form and function: fossils and development. Proceedings of a symposium honoring Adolf Seilacher. Ed. by Briggs D. – New Haven: Yale Univ. Press, 2005. – P. 43-66.

100. Gehling, J.G., Narbonne, G.M., Anderson, M.M. The first named Ediacaran body fossil, *Aspidella terranovica* // Palaeontology. – 2000. – V. 43. – P. 427–456.

101. Gehling, J.G., Runnegar, B.N., Droser, M.L. Scratch Traces of Large Ediacara Bilaterian Animals // Journal of Paleontology. – 2014. – V. 88, No. 2. – P. 284-298.

102. Gerdes, G. Structures left by modern microbial mats in their host sediments // Atlas of Microbial Mat Features Preserved within the Siliciclastic Rock Record. Ed. by Schieber J., Bose P.K. et al. – Amsterdam: Elsevier, 2007. – P. 5–38.

103. Glaessner, M.F. The oldest fossil faunas in South Australia // Geol. Rdsch. –
1959. – V. 47, No. 2. – P. 522–31.

104. Glaessner, M.F. *Parvancorina* - an arthropod from the Late Precambrian fauna of the Ediacara Fossil Reserve // Records of the South Australia Museum. – 1980. – V.
13. – P. 83-90.

105. Glaessner, M.F., Daily, B. The geology and Late Precambrian fauna of the Ediacara fossil reserve // Records of the South Australia Museum. – 1959. – V. 13. – P. 369–401.

106. Glaessner, M.F., Wade, M. The Late Precambrian fossils from Ediacara, South Australia // Palaeontology. – 1966. – V. 9. – P. 599-628.

107. Grant, S.W.F. Shell structure and distribution of *Cloudina*, a potential index fossil for the terminal Proterozoic // American Journal of Science. – 1990. – V. 290-A. – P. 261–294.

108. Grazhdankin, D. Structure and depositional environment of the Vendian Complex in the Southeastern White Sea area // Stratigraphy and Geological Correlation. -2003. - V. 11, No. 4. - P. 313-331.

109. Grazhdankin, D. Patterns of distribution in the Ediacaran biotas: facies versus biogeography and evolution // Paleobiology. – 2004. – V. 30, No. 2. – P. 203-221.

110. Grazhdankin, D. Patterns of evolution of the Ediacaran soft-bodied biota // Journal of Paleontology. – 2014. – V. 88. – P. 269–283.

111. Grazhdankin, D., Gerdes, G. Ediacaran microbial colonies // Lethaia. – 2007. –
V. 40. – P. 201–210.

112. Grazhdankin, D., Ivantsov, A.Yu. Reconstruction of biotopes of ancient Metazoa of the Late Vendian White Sea Biota // Paleontological Journal. – 1996. – V. 30, No. 6. – P. 676-680.

113. Grazhdankin, D.V., Maslov, A.V. The room for the Vendian in the International Chronostratigraphic Chart // Russian Geology and Geophysics. – 2015. – V. 56. – P. 549–559

114. Grazhdankin, D., Seilacher, A. Underground Vendobionta from Namibia // Palaeontology. – 2002. – V. 45. – P. 57-78.

115. Gürich, G. Uber den Kuibisquarzit in Sudwestafrika // Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft. – 1930. – V. 82. – P. 637.

116. Gurich, G. Die Kuibis Fossilen der Nama-Formation von Sudwestafrika // Paleontologische Zeitschrift. – 1933. – V. 15. – P. 137-154.

117. Hammer, Q., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. PAST: Paleontological Statistics Software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. – 2001. – V. 4, No. 1. – P. 1-9.

118. Harrington, H.J., Moore, R.C. Dipleurozoa // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part F. Coelenterata. Ed. by Moore R.C. – University of Kansas Press, 1955. – P. 24-27.

119. Hodych, J.P., Cox, R.A., Kosler, J. An equatorial Laurentia at 550 Ma confirmed by Grenvillian inherited zircons dated by LAM-ICP-MS in the Skinner Cove volcanics

of western Newfoundland: implications for inertial interchange true polar wander // Precambrian Research. – 2004. – V. 129. – P. 93–113.

120. Hoffman, P.F. Did the breakout of Laurentia turn Gondwanaland inside-out? //
Science. – 1991. – V. 252. – P. 1409–1412.

121. Hofmann, H.J., Mountjoy, E.W. *Namacalathus–Cloudina* assemblage in Neoproterozoic Miette Group (Byng Formation), British Columbia: Canada's oldest shelly fossils // Geology. – 2001. – V. 29. – P. 1091–1094.

122. Hofmann, H.J., O'Brien, S.J., King, A.F. Ediacaran biota on Bonavista Peninsula, Newfoundland, Canada // Journal of Paleontology. – 2008. – V. 82, No. 1. – P. 1-36.

123. Ivantsov, A.Yu. Paleontological Evidence for the Supposed Precambrian Evolution of Mollusks // Paleontological Journal. – 2010. – V. 44, No. 12. – P. 1552–1559.

124. Ivantsov, A.Yu. Paleontological Data on the Possibility of Precambrian Existence of Mollusks // Mollusks: Morhology, Behavior and Ecology. – New York: Nova Science Publs., 2012. – P. 153-179.

125. Ivantsov, A.Yu., Grytsenko, V.P., Konstantynenko, L.I., Zakrevskaya, M.A. Revision of the problematic Vendian macrofossils *Beltanelliformis* (= *Beltanelloides*, *Nemiana*) // Paleonological Journal. – 2014. – V. 48, No. 13. – P. 1-26.

126. Ivantsov, A.Yu., Malakhovskaya, Ya.E., Serezhnikova, E.A. Some problematic Fossils from the Vendian of the Southeastern White Sea Region // Paleonological Journal. -2004. - V. 38, No.1. - P. 1-9.

127. Ivantsov, A.Yu., Zakrevskaya, M.A. *Kimberella* – Phanerozoic Metazoa pioneer of the Precambrian communities // 34 Intern. Geol. Congr. August 5-11, 2012. –
Brisbane, Australia. Abstracts. Symposium 23.1. – 2012. – P. 1414.

128. Jenkins, R.J.F. Functional and ecological aspects of Ediacaran assemblages // Origin and Early Evolution of the Metazoa. Ed. by Lipps J.H., Signor P.W. – New York: Plenum Press, 1992. – P. 131–176.

129. Jenkins, R.J.F., Ford, C.H., Gehling, J.G. The Ediacara Member of the Rawnsley

Quartzite: The context of the Ediacara assemblage (Late Precambrian, Flinders Ranges) // Australian Journal of Earth Sciences. – 1983. – V. 30. – P. 101–119.

130. Jenkins, R.J.F., Gehling, J.G. A review of the frond-like fossils of the Ediacara assemblage // Records of the South Australian Museum. – 1978. – V. 17. – P. 347–359.
131. Jensen, S., Gehling, J.G., Droser, M.L. Ediacara-type fossils in Cambrian

sediments // Nature. - 1998. - V. 393. - P. 567-569.

132. Krumbein, W.E., Brehm, U., Gerdes, G., Gorbushina, A.A., Levit, G., Palinska, K.A. Biofilm, biodictyon, oolites, stromatolites geophysiology, global mechanism, parahistology // Fossil and Recent Biofilms: a Natural History of Life on Earth. Ed. by Krumbein W.E., Paterson D.M., Zavarzin G.A. – Dordrecht: Kluwer Academic, 2003. – P. 1–27.

133. Kuznetsov, N.B., Meert, J.G., Romanyuk, T.V. Ages of detrital zircons (U/Pb, LA-ICP-MS) from the Latest Neoproterozoic-Middle Cambrian (?) Asha Group and Early Devonian Takaty Formation, the Southwestern Urals: A test of an Australia-Baltica connection within Rodinia // Precambrian Research. – 2014. – V. 244. – P. 288–305.

134. Laflamme, M., Narbonne, G.M. Ediacaran fronds // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2008. – V. 258. – P. 162–179.

135. Laflamme, M., Narbonne, G.M., Anderson, M.M. Morphometric analysis of the Ediacaran frond *Charniodiscus* from the Mistaken Point Formation, Newfoundland // Journal of Paleontology. – 2004. – V. 78. – P. 827–837.

136. Laflamme, M., Xiao, S.H., Kowaleski, M. Osmotrophy in modular Ediacara organisms // Proceedings of the NAS of the USA. – 2009. – V. 106, No. 34. – P. 14438-14443.

137. Laflamme, M., Darroch, S.A.F, Tweedt, S.M, Peterson, K.J, Erwin, D.H. The end of the Ediacara biota: Extinction, biotic replacement, or Cheshire Cat? // Gondwana Research. – 2013. – V. 23, No. 2. – P. 558–573.

138. Leonov, M.V., Ivantsov, A.Yu., Zakrevskaya, M.A. Guidebook of the field paleontological excursion: Zimnie Gory - locality of the Vendian (Ediacaran) soft-

bodied animals // Moscow: PIN RAS, 2007. – 27 pp.

139. Levashova N.M., Bazhenov M.L., Meert J.G., Kuzhetsov N.B., Golovanova I.V., Danukalov K.N., Fedorova N.M. Paleogeography of Baltica in the Ediacaran: Paleomagnetic and geochronological data from the clastic Zigan Formation, South Urals // Precambrian Research. – 2013. – V. 236. – P. 16-30.

140. Li, Z.X., Bogdanova, S.V., Collins, A.S., Davidson, A., De Waele, B., Ernst, R.E., Fitzsimons, I.C.W., Fuck, R.A., Gladkochub, D.P., Jacobs, J., Karlstrom, K.E., Lu, S., Natapov, L.M., Pease, V., Pisarevsky, S.A., Thrane, K., Vernikovsky, V. Assembly, configuration, and break-up history of Rodinia: a synthesis // Precambrian Research. – 2008. – V. 160. – P. 179–210.

141. Lindemann, S.R., Moran, J.J., Stegen, J.C., Renslow, R.S., Hutchison, J.R., Cole, J.K., Dohnalkova, A.C., Tremblay, J., Singh, K., Malfatti, S.A., Chen, F., Tringe, S.G., Beyenal, H., Fredrickson, J.K. The epsomitic phototrophic microbial mat of Hot Lake, Washington: community structural responses to seasonal cycling // Frontiers in Microbiology. – 2013. – V. 4, No. 323. – P. 1-17.

142. Liu, A.G., McIlroy, D., Brasier, M.D. First evidence for locomotion in the Ediacara biota from the 565Ma Mistaken Point Formation, Newfoundland: Reply // Geology. – 2010. – V. 38. – P. 224.

143. Liu, A.G., McIlroy, D., Antcliffe, J.B., Brasier, M.D. Effaced preservation in the Ediacaran biota of Avalonia and its implications for the early macrofossil record // Palaeontology. -2011. - V.54. - P.607-630.

144. Liu, A.G., McIlroy, D., Matthews, J.J., Brasier, M.D. A new assemblage of juvenile Ediacaran fronds from the Drook Formation, Newfoundland // Journal of the Geological Society. – 2012. – V. 169. – P. 395-403.

145. Llanos, M.P.I., Tait, J.A., Popov, V., Abalmassova, A. Palaeomagnetic data from Ediacaran (Vendian) sediments of the Arkhangelsk region, NW Russia: an alternative apparent polar wander path of Baltica for the Late Proterozoic – Early Palaeozoic // Earth and Planetary Science Letters. – 2005. – V. 240. – P. 732–747.

146. MacGabhann, B.A. Discoidal fossils of the Ediacaran biota: a review of current

understanding // Geological Society. London. Special Publications. – 2007. – V. 286. – P. 297-313.

147. Martin, M.W., Grazhdankin, D.V., Bowring, S.A., Evans, D.A.D., Fedonkin, M.A., Kirschvink, J.L. Age of Neoproterozoic Bilatarian Body and Trace Fossils, White Sea, Russia: Implications for Metazoan Evolution // Science. – 2000. – V. 288, No. 5467. – P. 841–845.

148. McCausland, P.J.A., Van der Voo, R., Hall, C.M. Circum-Iapetus paleogeography of the Precambrian–Cambrian transition with a new paleomagnetic constraint from Laurentia // Precambrian Research. – 2007. – V. 156. – P. 125–152.

149. McCausland, P.J.A., Hankard, F., Van der Voo, R., Hall, C.M. Ediacaran paleogeography of Laurentia: Paleomagnetism and 40 Ar- 39 Ar geochronology of the 583 Ma Baie des Moutons syenite, Quebec // Precambrian Research. – 2011. – V. 187. – P. 58-78.

150. McMenamin, M.A.S. A case for two late Proterozoic-earliest Cambrian faunal province loci // Geology. – 1982. – V. 10, No. 6. – P. 290-292.

151. McMenamin, M.A.S., McMenamin, D.L.S. The Emergence of Animals: The Cambrian Breakthrough // New York: Columbia University Press, 1990. – 217 pp.

152. Meert, J.G. Ediacaran–Early Ordovician paleomagnetism of Baltica: A review // Gondwana Research. – 2014. – V. 25, No. 1. – P. 159–169.

153. Meert, J.G., Walderhaug, H.J., Torsvik, T.H., Hendricks, B.W.H. Age and palaeomagnetic signature of the Alno carbonatite complex (NE Sweden): additional controversy for the Neoproterozoic position of Baltica // Precambrian Research. – 2007. – V. 154. – P. 159–174.

154. Meert, J.G., Lieberman, B.S. The Neoproterozoic assembly of Gondwana and its relationship to the Ediacaran–Cambrian radiation // Gondwana Research. – 2008. – V.
14. – P. 5-21.

155. Meert, J.G., Torsvik, T.H. Palaeomagnetic constraints on Neoproterozoic 'Snowball Earth' continental reconstructions // The Extreme Proterozoic: Geology, Geochemistry, and Climate. AGU Geophysical Monograph. Ed. by Jenkins G.,

McMenamin M., Sohl L., McKay C. - 2004. - 144 p.

156. Miller, A.J. A Revised Morphology of *Cloudina* with Ecological and Phylogenetic Implications // Departments of Earth and Planetary Sciences and History, Harvard University, 2004. – Unpublished mss.

157. Mitchell, E.G., Kenchington, C.G., Liu, A.G., Matthews, J.J., Butterfield, N.J. Reconstructing the reproductive mode of an Ediacaran macro-organism // Nature. – 2015. – V. 524. – P. 343–346.

158. Nance, R.D., Murphy, J.B., Santosh, M. The supercontinent cycle: A retrospective essay // Gondwana Research. – 2013. – V. 25. – P. 4-29.

159. Narbonne, G.M. Modular construction in the Ediacara biota // Science. – 2004. –
V. 305. – P. 1141–1148.

160. Narbonne, G.M. The Ediacara biota: Neoproterozoic origin of animals and their ecosystems // Annual Review Earth Planet. Science. – 2005. – V. 33. – P. 421–442.

161. Narbonne, G.M., Laflamme, M., Greentree, C., Trusler, P. Reconstructing a lost world: Ediacaran Rangeomorphs from Spaniard's bay, Newfoundland // Journal of Paleontology. – 2009. – V. 83, No. 4. – P. 503-523.

162. Nikishin, A.M., Ziegler, P.A., Stephenson, R.A. et al. Late Precambrian to Triassic history of the East European Craton: dynamics of sedimentary basin evolution // Tectonophysics. – 1996. – V. 268. – P. 23-63.

163. Noffke, N. The criteria for the biogenicity of microbially induced sedimentary structures (MISS) in Archean and younger, sandy deposits // Earth-Science Reviews. –
2009. – V. 96. – P. 173–180.

164. Noffke, N., Gerdes, G., Klenke, Th., Krumbein, W.E. A microscopic sedimentary succession of graded sand and microbial mats in modem siliciclastic tidal flats // Sedimentary Geology. – 1997. – V. 110. – P. 1-6.

165. Noffke, N., Gerdes, G., Klenke, Th., Krumbein, W.E. Microbially induced sedimentary structures—a new category within the classification of primary sedimentary structures // Journal of Sedimentary Research. – 2001. – V. 71. – P. 649–656.

166. Peterson, K.J., Waggoner, B., Hagadorn, J.W. A Fungal Analog for Newfoundland Ediacaran Fossils? // Integrative and Comparative Biology. – 2003. – V.
43. – P. 127-136.

167. Pisarevsky, S.A., Murphy, J.B., Cawood, P.A., Collins, A.S. Late Neoproterozoic and Early Cambrian paleogeography: models and problems // West Gondwana: Pre-Cenozoic Correlations across the South Atlantic Region. – Geological Society of London. Special Publication, 2008. – V. 294. – P. 9–31.

168. Powell, C.McA. Are Neoproterozoic glacial deposits preserved on the margins of Laurentia related to the fragmentation of two supercontinents? // Geology. Comment and reply. – 1995. – V. 23. – P. 1053–1054.

169. Powell, C.McA., Li, Z.X., McElhinny, M.W., Meert, J.G., Park, J.K. Paleomagnetic constraints on timing of the Neoproterozoic breakup of Rodinia and the Cambrian formation of Gondwana // Geology. – 1993. – V. 21. – P. 889–892.

170. R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing // R Foundation for Statistical Computing. – Vienna, Austria, 2010. – URL http://www.R-project.org.

171. Retallack, G.J. Were the Ediacaran fossils lichens? // Paleobiology. – 1994. – V.
20. – P. 523-544.

172. Richter, R. Die altesten Fossilien Sud Africas // Senckenberg Lethaia. – 1955. –
V. 36. – P. 243-289.

173. Seilacher, A. Vendozoa: Organismic construction in the Proterozoic biosphere // Lethaia. – 1989. – V. 22, No. 3. – P. 229-239.

174. Seilacher, A. Vendobionta and Psammocorallia: lost constructions of Precambrian evolution // Journal of the Geol. Society. – London, 1992. – V. 149, No. 4. – P. 607 – 613.

175. Seilacher, A. Biomat related lifestyles in the Precambrian // Palaios. – 1999. – V.
14, No. 1. – P. 86–93.

176. Serezhnikova, E.A., Ivantsov, A.Yu. *Fedomia mikhaili* - A new spicule-bearing organism of sponge grade from the Vendian (Ediacaran) of the White Sea, Russia //

Palaeoworld. – 2007. – V. 16, No. 4. – P. 319-324.

177. Shatsillo, A.V., Didenko, A.N., Pavlov, V.E. Two competing Paleomagnetic directions in the Late Vendian: New data for the SW Region of the Siberian Platform // Russian Journal of Earth Sciences. – 2005. – V. 7. – P. 1-24.

178. Smith A.G. Paleomagnetically and tectonically based global maps for Vendian to mid–Ordovician time // The Ecology of the Cambrian Radiation. Ed. by Zhuravlev A.Yu., Riding R. – New York: Columbia University Press, 2001. – P. 11–46.

179. Sperling, E.A., Vinther, J. A placozoan affinity for *Dickinsonia* and the evolution of late Proterozoic metazoan feeding modes // Evolution & Development. – 2010. – V.
12. – P. 201–209.

180. Sprigg, R.C. Early Cambrian (?) Jellyfishes from the Flinders Ranges, South Australia // Trans. Roy. Soc. S. Aust. – 1947. – V. 71, No. 2. – P. 212-224.

181. Sprigg, R.C. Early Cambrian "Jellyfishes" of Ediacara, South Australia and Mouth John, Kimberley District, Western Australia // Trans. Roy. Soc. S. Aust. – 1949.
– V. 73, No. 1. – P. 72-99.

182. Stump, E. The Ross orogen of the Transantarctic Mountains in the light of the Laurentian–Gondwana split // GSA Today. – 1992. – V. 2. – P. 25–27 (and P. 30–33).

183. Sundback, K., McGlathery, K. Interactions between benthic macroalgal and microalgal mats // Macro- and Microorganisms in Marine Sediments Coastal and Estuarine Studies. – 2005. – V. 60. – P. 7-29.

184. Tarhan, L.G., Droser, M.L., Gehling, J.G., Dzaugis, M.P. Taphonomy and morphology of the Ediacara form genus *Aspidella* // Precambrian Research. – 2015. – V. 257. – P. 124-136.

185. Torsvik, T.H. The Rodinia jigsaw puzzle // Science. – 2003. – V. 300. – P. 1379–
1381.

186. Torsvik, T.H., Gaina, C., Redfield, T.F. Antarctica and Global Paleogeography: From Rodinia, through Gondwanaland and Pangea, to the birth of the Southern Ocean and the opening of gateways. // Antarctica: A Keystone in a Changing World. Proceedings of the 10th International Symposium on Antarctic Earth Sciences. – Washington, DC: The National Academies Press, 2008. – P. 125-140.

187. Torsvik, T.H., Smethurst, M.A., Meert, J.G., Van der Voo, R., McKerrow, W.S., Sturt, B.A., Brasier, M.D., Walderhaug, H.J. Continental break-up and collision in the Neoproterozoic and Palaeozoic — a tale of Baltica and Laurentia // Earth-Science Reviews. – 1996. – V. 40. – P. 229–258.

188. Wade, M. Medusae from Uppermost Precambrian or Cambrian sandstones, Central Australia // Palaeontology. – 1969. – V. 12, No. 3. – P. 351-365.

189. Wade, M. Hydrozoa and Scyphozoa and other medusoids from the Precambrian Ediacara fauna, South Australia // Palaeontology. – 1972. – V. 15. – P. 197–225.

190. Waggoner, B.M. Biogeographic analyses of the Ediacara biota: A conflict with paleotectonic reconstructions // Paleobiology. – 1999. – V. 25. – P. 440-458.

191. Waggoner, B.M. The Ediacaran biotas in space and time // Integrative and Comparative Biology. – 2003. – V. 43. – P. 104–113.

192. Wan, B., Xiao, S., Yuan, X., Chen, Z., Pang, K., Tang, Q., Guan, C., Maisano, J.
A. *Orbisiana linearis* from the early Ediacaran Lantian Formation of South China and its taphonomic and ecological implications // Precambrian Research. – 2014. – V. 255. – P. 266-275.

193. Wood, D.A., Dalrymple, R.W., Narbonne, G.M., Gehling, J.G., Clapham, M.E.
Paleoenvironmental analysis of the Late Neoproterozoic Mistaken Point and Trepassey formations, southeastern Newfoundland // Canadian Journal of Earth Sciences. – 2003.
– V. 40. – P. 1375–1391.

194. Yan, Y., Jiang, C., Zhang, S., Du, S., Bi, Z. Research of the Sinian System in the region of western Zhejiang, northern Jiangxi, and southern Anhui provinces // Bulletin of the Nanjing Institute of Geology and Mineral Resources, Chinese Academy of Geological Sciences. – 1992. – V. 12. – P. 1–105.

195. Zakrevskaya, M.A. Paleoecology of two smothered metazoan communities from the Arkhangelsk Region // Proceeding of the Conference "Neoproterozoic Sedimentary Basins. Stratigraphy, Geodynamics and Petroleum Potential". Novosibirsk, 30 July – 02 August, 2011. – Novosibirsk: IPGG SB RAS, 2011. – P. 111-112.

196. Zakrevskaya, M.A. Paleoecological reconstruction of the Late Vendian benthic Metazoan communities from the White Sea (Russia) // 34 Intern. Geol. Congr. August 5-11, 2012, Brisbane, Australia. – Abstracts. Symposium 23.1. – P. 700.

197. Zakrevskaya, M.A. Paleoecological reconstruction of the Ediacaran benthic macroscopic communities of the White Sea (Russia) // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2014. – V. 410. – P. 27–38.

198. Zhuravlev, A.Yu. Were the Ediacaran Vendobionta multicellulars? // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen. – 1993. – V. 190. – P. 299–314.

199. Zhuravlev, A.Yu., Liñán, E., Gámez Vintaned, J.A., Debrenne, F., Fedorov, A.B. New finds of skeletal fossils in the terminal Neoproterozoic of the Siberian Platform and Spain // Acta Palaeontologica Polonica. – 2012. – V. 57, No. 1. – P. 205–224.

приложение

ФОТОТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

Таблица I

Микрофотографии подошв песчаника из верхневендских отложений Юго-Восточного Беломорья (несущих отпечатки макроископаемых), Зимний берег Белого моря, СЭМ: фиг. 1, 3-6 – ергинская свита, скопление Z2(III); фиг. 2, 7 – ергинская свита, скопление Z1(I); фиг. 8-9 – зимнегорская свита, скопление

Z12(XXIII).

Фиг. 1-2. – Пиритизированные нити I порядка. На фиг. 2. видны поперечные складки.

Фиг. 3. Замещенная фрамбоидальным пиритом нить II порядка, лежащая на нити I порядка.

Фиг. 4. Замещенная фрамбоидальным пиритом нить II порядка.

Фиг. 5-6. Пиритизированные нити III порядка. На фиг. 6. видны остатки неструктурированного слизистого вещества, окружающего клетки.

Фиг. 7. Крупное скопление фрамбоидов пирита.

Фиг. 8. Алюмосиликатные нити, представляющие собой пучки более мелких нитей.

Фиг. 9. Скопление отдельных элементов пучка алюмосиликатной нити.



Таблица II

Фиг. 1 – Cyanorus singularis Ivantsov, 2004, голотип ПИН, № 4853/83, латексный слепок с оригинала; Архангельская обл., р. Солза; верхний венд, верховская свита (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 2 – Armillifera parva Fedonkin, 1980, голотип ПИН, № 3993/5213, отпечаток на породе; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, ергинская свита, скопление «Красный» (масштабная линейка=1 см)

Фиг. 3 – Onega stepanovi Fedonkin, 1976, экз. ПИН № 3992/5005, латексный слепок; Архангельская обл., р. Сюзьма; верхний венд, верховская свита (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 4 – Archaeaspinus fedonkini (Ivantsov, 2001), голотип ПИН № 3992/5053, латексный слепок; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, ергинская свита, скопление Z1(I) (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 5 – Lossinia lissetskii Ivantsov, 2007, экз. АОКМ № 44-686 КР, латексный слепок; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, ергинская свита, скопление Z2(III) (масштабная линейка=0,5 см).

Фиг. 6 – Ivovicia rugulosa Ivantsov, 2007, экз. ПИН № 3992/5506, латексный слепок; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, ергинская свита, скопление Z1(I) (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 7 – Paravendia janae (Ivantsov, 2001), голотип ПИН, № 3993/5070, латексный слепок; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, ергинская свита, скопление Z1(I) (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 8 – Vendia rachiata Ivantsov, 2004, голотип ПИН, № 4853/63, латексный слепок; Архангельская обл., р. Солза; верхний венд, верховская свита (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 9 – Тетпоха molliuscula Ivantsov, 2004, голотип ПИН № 4852/104, латексный слепок; Архангельская обл., р. Карахта; верхний венд, верховская свита (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 10 – Parvancorina sagitta Ivantsov, 2004, голотип ПИН, № 4853/89, латексный слепок; Архангельская обл., р. Солза; верхний венд, верховская свита (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 11 – Parvancorina minchami Glaessner, 1958, экз. ПИН, № 3993/6290, латексный слепок; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, зимнегорская свита, скопление Z11(XXII) (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 12 – Dickinsonia costata Sprigg, 1947; экз. ПИН, № 3993/5243, латексный слепок; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, ергинская свита (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 13 – Andiva ivantsovi Fedonkin, 2002, экз. ПИН № 3992/5511, отпечаток на породе; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, ергинская свита, скопление Z1(I) (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 14 – Dickinsonia lissa Wade, 1972, экз. ПИН № 3992/5512, латексный слепок; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, ергинская свита, скопление Z1(I) (масштабная линейка=1 см).



Таблица III

Фиг. 1 – Dickinsonia menneri (Keller, 1976), голотип ПИН, № 3992/57, латексный слепок; Архангельская обл., р. Сюзьма; верхний венд, верховская свита (масштабная линейка=0,5 см).

Фиг. 2 – Tamga hamulifera Ivantsov, 2007, голотип ПИН, № 3993/5508, отпечаток на породе; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, зимнегорская свита, скопление Z11(XXII) (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 3 – Solza margarita Ivantsov, 2004, голотип ПИН, № 4853/60, латексный слепок; Архангельская обл., р. Солза; верхний венд, верховская свита (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 4 – Dickinsonia sp., латексный слепок; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, ергинская свита, скопление Z2(III) (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 5 – Kimberella quadrata (Glaessner et Wade, 1966), экз. ПИН, № 3993/5665, латексный слепок; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, зимнегорская свита, скопление Z11(XXII) (масштабная линейка=1 см)

Фиг. 6 – Albumares brunsae Fedonkin, 1976, голотип ПИН, № 3992/14, отпечаток на породе; Архангельская обл., р. Сюзьма; верхний венд, верховская свита (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 7 – Tribrachidium heraldicum Glaessner, 1959; экз. ПИН, № 3993/5250, латексный слепок; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, ергинская свита, скопление Z1(I) (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 8 – Fedomia mikhaili Serezhnikova et Ivantsov, 2007, голотип ПИН, № 4853/478-1,2, латексный слепок; Архангельская обл., р. Солза; верхний венд, верховская свита (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 9 – Karakhtia nessovi Ivantsov, 2004, экз. ПИН, № 4852/249, отпечаток на породе; Архангельская обл., р. Карахта; верхний венд, верховская свита (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 10 – Vaveliksia vana Serezhnikova, 2004, голотип ПИН, № 3993/5217-1, отпечаток на породе; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, ергинская свита, район Зимнегорского маяка (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 11 – Yorgia waggoneri Ivantsov, 1999, экз. ПИН, № 3993/5501, справа – Kimberella quadrata, экз. ПИН, № 3993/5502, латексный слепок; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, зимнегорская свита, скопление Z11(XXII) (масштабная линейка=1 см).

Фиг. 12 – Aspidella sp., отпечаток на породе; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, ергинская свита, скопление Z1(I) (1 деление масштабной линейки=1 см)

Фиг. 13 – Aspidella sp., отпечаток на породе; Архангельская обл., р. Солза; верхний венд, верховская свита (1 деление масштабной линейки=1 см)

Фиг. 14 – Paleophragmodictya spinosa Serezhnikova, 2007, экз. ПИН, № 4853/63, отпечаток на породе; Архангельская обл., р. Солза; верхний венд, верховская свита (масштабная линейка=1 см).



ТАБЛИЦЫ ИЗМЕРЕНИЙ ИСКОПАЕМЫХ

Cyanorus singularis

1	¹ ýêçåì ï ëÿðà	Äëèíà(ìì)	Øèðèíà(ìì)	Ñêî ï ëåí èå
1	3993/5127	5,4	3,5	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
2	3993/6896	5,5	3,1	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
3	3993/5055	9,8	5,4	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
4	3993/5639	3,3	2,4	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
5	3993/5645	7,8	3,5	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
6	3993/5637	6,4	3,2	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
7	3993/5075	9,0	3,9	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
8	3993/5640	2,5	1,6	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
9	3993/5644	4,0	3,0	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
10	3993/5642	6,1	2,8	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
11	3993/5641	3,8	2,5	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
12	3993/5646	5,7	3,0	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
13	3993/5635	9,8	4,9	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
14	3993/5636	3,8	2,0	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
15	3993/6895	7,2	3,9	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
16	3993/8083	3,6	1,9	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
17	3993/8568	5,1	3,3	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
18	áåçíîì åðà	2,9	2,1	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
19	3993/5638	6,1	4,2	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
20	áåçíîì åðà	6,1	3,5	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
21	3993/6646	3,8	1,9	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
22	4852/5	4,0	2,2	Êàðàõòà 2 K2 (VI)
23	4852/6	3,4	2,2	Êàðàõòà 2 K2 (VI)
24	4852/7	6,4	3,7	Êàðàõòà 2 K2 (VI)
25	4852/139	4,9	2,5	Êàðàõòà 2 K2 (VI)
26	4852/140	4,5	3,0	Êàðàõòà 2 K2 (VI)
27	3993/5248	7,9	4,6	Åðãèåâûéï ëàñòZ2 (III)
28	4853/81	8,0	4,2	Ñî ëçà SL1 (VII)
29	4853/624	7,3	3,2	Ñî ëçà SL1 (VII)
30	4853/129	6,1	3,0	Ñî ëçà SL1 (VII)
31	4853/134	5,6	2,9	Ñî ëçà SL1 (VII)
32	4853/622	5,6	2,7	Ñî ëçà SL1 (VII)
33	4853/623	5,5	2,2	Ñî ëçà SL1 (VII)
34	4853/84	5,0	2,7	Ñî ëçà SL1 (VII)
35	4853/28	5,0	2,7	Ñî ëçà SL1 (VII)
36	4853/86	4,6	2,5	Ñî ëçà SL1 (VII)
37	4853/131	4,6	2,6	Ñî ëçà SL1 (VII)
38	4853/849	4,3	2,1	Ñî ëçà SL1 (VII)
39	3993/6538	10,1	4,9	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
40	3993/6655	8,5	4,1	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
41	3993/6653	7,5	4,1	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
42	3993/6334	7,3	4,2	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
43	3993/6654	6,7	3,1	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
44	3993/6669	6,2	2,7	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
45	3993/6649	6,0	2,5	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
46	3993/6657	5,6	2,6	Æåëòûé âåðõí èé Z11 (XXII)
47	3993/6656	5,5	3,0	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
48	3993/8351	5,5	2,7	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
49	3993/6647	5,4	2,7	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
50	3993/6652	5,3	3,1	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)

Cyanorus singularis

1	¹ ýêçåì ï ëÿðà	Äëèíà(ìì)	Øèðèíà(ìì)	Ñêî ï ëåí èå
51	3993/5624	5,3	2,5	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
52	3993/8230	5,1	2,8	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
53	3993/6650	5,1	2,7	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
54	3993/6659	4,6	2,9	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
55	3993/6651	4,6	2,5	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
56	3993/6540	4,5	2,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
57	3993/6658	4,2	2,4	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
58	3993/5625	4,2	2,2	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
59	3993/6539	4,1	2,5	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
60	3993/6648	3,9	2,0	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
61	3993/8456	9,9	4,9	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
62	3993/8454	4,9	2,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
63	3993/8458	9,3	4,0	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
64	3993/8460	7,0	3,3	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
65	3993/8466	4,3	2,4	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
66	3993/8464	7,0	3,1	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
67	3993/8453	6,9	3,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
68	3993/8455	5,0	2,7	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
69	3993/8465	4,7	2,2	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
70	3993/8459	6,1	3,1	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
71	3993/8452	7,7	3,8	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
72	3993/8462	5,7	3,3	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
73	3993/8461	4,2	2,4	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
74	3993/8457	6,1	3,2	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
75	3993/8451	4,0	2,1	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
76	3993/8463	5,1	2,2	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
77	3993/8490	5,4	3,1	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)

Ivovicia rugulosa

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
1	3993/5506	13,0	8,8	Кимберелловые линзы Z1 (I)
2	3993/5504	19,2	12,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)

Lossinia lissetskii

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
1	5057	3,5	2,3	Ергиевый пласт Z2 (III)

Temnoxa molliuscula

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	скопление
1	без номера	6,2	3,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
2	3993/5660	6,7	5,0	Кимберелловые линзы Z1 (I)
3	3993/5699	6,2	4,1	Кимберелловые линзы Z1 (I)
4	4852/104	9,9	4,3	Карахта 2 К2 (VI)
5	4852/106	6,9	2,9	Карахта 2 К2 (VI)

Dickinsonia costata

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
1	3993/5107	20,9	20,1	Кимберелловые линзы Z1 (I)
2	3993/5113	48,9	42	Кимберелловые линзы Z1 (I)
3	3993/5117	97,7	102,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
4	3993/5119	53,2	45,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
5	3993/5128	4,3	4,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)
6	3993/5155	4,9	4,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
7	3993/5270	56,9	52,1	Кимберелловые линзы Z1 (I)
8	без номера	36,3	23	Кимберелловые линзы Z1 (I)
9	без номера	77,1	58,1	Кимберелловые линзы Z1 (I)
10	без номера	71,5	40,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
11	без номера	45,4	47	Кимберелловые линзы Z1 (I)
12	без номера	25,3	16,8	Кимберелловые линзы Z1 (I)
13	без номера	48,1	35,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)
14	без номера	73,2	41,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
15	без номера	72	64,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
16	без номера	8,8	8,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
17	без номера	3,7	3,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
18	без номера	41,8	35,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
19	без номера	24,2	22,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
20	без номера	59,8	30,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
21	без номера	37,4	29,1	Кимберелловые линзы Z1 (I)
22	без номера	20,3	21,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
23	без номера	23,3	21,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
24	без номера	15,4	13,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
25	без номера	44,9	37,8	Кимберелловые линзы Z1 (I)
26	3992/12	38,3	52,2	Сюзьма SZ1 (XX)
27	3992/153	54,2	71,4	Сюзьма SZ1 (XX)
28	3992/5052	13,1	9,7	Сюзьма SZ1 (XX)
29	3993/5156	6,4	6	Ергиевый пласт Z2 (III)
30	3993/5232	6,3	6,1	Ергиевый пласт Z2 (III)
31	3993/5247	53,7	61	Ергиевый пласт Z2 (III)
32	без номера	13,2	13,3	Ергиевый пласт Z2 (III)
33	3993/5515	5,8	4,8	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
34	3993/5516	8,6	8	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
35	3993/5517	7	6,8	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
36	3993/5518	25	25,7	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
37	3993/5521	17,7	18	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
38	3993/5522	21,3	20,2	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
39	3993/5524	6,6	5,1	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
40	3993/5526	19,6	20,2	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
41	3993/5528	9,6	10,5	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
42	3993/6192	140,4	168,4	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
43	3993/6711	11	9	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
44	3993/6715	5	3,8	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
45	3993/6724	3,7	3,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
46	3993/6728	5	4,7	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
47	3993/6750	17,1	15,9	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)

Dickinsonia costata

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
48	3993/6754	4,4	4	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
49	3993/6780	3,6	3,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
50	3993/6781	18,6	21,7	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
51	3993/6782	21,4	19,2	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
52	3993/6783	10,3	10	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
53	3993/6784	22,9	23,1	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
54	3993/6785	25,9	22,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
55	3993/6786	26,1	27	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
56	3993/6787	4,2	3,8	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
57	3993/6788	26,3	23,9	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
58	3993/6789	6,2	5,1	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
59	3993/6790	4,9	4	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
60	3993/6792	21,6	22,7	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
61	. 3993/6795	7,1	6,7	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
62	. 3993/8090	5,7	6,4	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
63	3993/8231	6,6	6,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
64	3993/8232	4,1	3,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
65	3993/8233	9,3	8,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
66	3993/8234	3,4	3,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
67	3993/8278	10	9,2	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
68	3993/8504	9,3	8,1	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
69	3993/8506	6,8	6,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
70	3993/8508	23,6	22,4	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
71	. 3993/8509	23,9	20,3	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
72	. 3993/8510	24,7	22,9	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
73	3993/8511	7,8	6,9	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
74	3993/8512	41,6	40,3	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
75	3993/8513	27,9	23,2	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
76	3993/8514	7,8	6,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
77	3993/8515	6,6	8	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
78	3993/8516	54,7	63,3	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
79	3993/8517	9,3	8,8	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
80	3993/8518	15,9	13,9	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
81	. 3993/8519	3,5	3,1	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
82	3993/8526	22,8	21,1	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
83	3993/8871	15,8	16,4	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
84	3993/8872	5,4	5,3	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
85	3993/8873	8	8,4	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
86	3993/8875	85,3	82,4	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
87	3993/8876	166	42,7	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
88	без номера	6,2	5,7	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
1	4852/13	14,3	10,5	Карахта 1 К1 (V)
2	4852/14	55,9	50,9	Карахта 1 К1 (V)
3	4852/15	16,2	14	Карахта 1 К1 (V)
4	4852/16	17,1	13,2	Карахта 1 К1 (V)
5	4852/17	25,9	17,4	Карахта 1 К1 (V)
6	4852/19	5,7	5,5	Карахта 1 К1 (V)
7	4852/22	18	12,8	Карахта 1 К1 (V)
8	4852/24	5,4	4,4	Карахта 1 К1 (V)
9	4852/26	14,7	11,9	Карахта 1 К1 (V)
10	4852/29	6,1	6,1	Карахта 1 К1 (V)
11	4852/30	12,3	10,9	Карахта 1 К1 (V)
12	4852/31	9,5	7,9	Карахта 1 К1 (V)
13	4852/32	4	3,5	Карахта 1 К1 (V)
14	4852/33	6,6	6,6	Карахта 1 К1 (V)
15	4852/34	4,8	3,9	Карахта 1 К1 (V)
16	4852/35	14,6	12,4	Карахта 1 К1 (V)
17	4852/36	3,8	3	Карахта 1 К1 (V)
18	4852/37	6,8	5,7	Карахта 1 К1 (V)
19	4852/38	2,6	2,8	Карахта 1 К1 (V)
20	4852/39	4,9	4,6	Карахта 1 К1 (V)
21	4852/41	13,7	10,6	Карахта 1 К1 (V)
22	4852/42	7,7	5,1	Карахта 1 К1 (V)
23	4852/43	6,4	5,6	Карахта 1 К1 (V)
24	4852/44	19,4	16,3	Карахта 1 К1 (V)
25	4852/45	17,8	15,5	Карахта 1 К1 (V)
26	4852/47	7,5	6,3	Карахта 1 К1 (V)
27	4852/48	17,9	15,1	Карахта 1 К1 (V)
28	4852/49	24	17,5	Карахта 1 К1 (V)
29	4852/50	16,6	13,1	Карахта 1 К1 (V)
30	4852/51	10	8,8	Карахта 1 К1 (V)
31	4852/56	18,1	14,2	Карахта 1 К1 (V)
32	4852/57	16,5	13,5	Карахта 1 К1 (V)
33	4852/58	4,5	4,2	Карахта 1 К1 (V)
34	4852/59	4,2	3,9	Карахта 1 К1 (V)
35	4852/60	10,7	9	Карахта 1 К1 (V)
36	4852/61	21,1	16,6	
37	4852/61a	15,6	13,1	
38	4852/63	1/,/	13,7	
39	4852/64	18,3	13,4	
40	4852/65	12	10,3	
41	4652/00	7,9	5,2	
42	4852/6/	<u>ک</u> ,8 ۲	8,3	
43	4852/68	12.0	12	
44	4852/69	13,8	12,4	
45	4852/71	3,3	12.0	
40	4852/72	15,1 6 2	12,8 E 0	
47	4052//3	0,2	5,8	
48	4852/74	۵,5	0,9	карахта і КІ (V)

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
49	4852/75	16,7	14,9	Карахта 1 К1 (V)
50	4852/76	12,5	11,1	Карахта 1 К1 (V)
51	4852/78	8,1	7	Карахта 1 К1 (V)
52	4852/79	7	6,8	Карахта 1 К1 (V)
53	4852/80	15,1	12,1	Карахта 1 К1 (V)
54	4852/81	14,9	14,6	Карахта 1 К1 (V)
55	4852/83	14,4	11,6	Карахта 1 К1 (V)
56	4852/85	8,5	7,3	Карахта 1 К1 (V)
57	4852/86	8,1	6,8	Карахта 1 К1 (V)
58	4852/87	4,5	4,4	Карахта 1 К1 (V)
59	4852/88	3,1	3	Карахта 1 К1 (V)
60	4852/90	9	7,8	Карахта 1 К1 (V)
61	4852/91	8,9	8,7	Карахта 1 К1 (V)
62	4852/112	18,9	11,3	Карахта 1 К1 (V)
63	4852/114	18,2	11,8	Карахта 1 К1 (V)
64	4852/116	15,6	12,1	Карахта 1 К1 (V)
65	4852/117	9,6	7,8	Карахта 1 К1 (V)
66	4852/118	13,3	11	Карахта 1 К1 (V)
67	4852/119	4,3	4,8	Карахта 1 К1 (V)
68	4852/120	14,1	10,9	Карахта 1 К1 (V)
69	4852/121	6,8	5,8	Карахта 1 К1 (V)
70	4852/122	4,3	4,4	Карахта 1 К1 (V)
71	4852/123	4,6	4,9	Карахта 1 К1 (V)
72	4852/124	9	8,2	Карахта 1 К1 (V)
73	4852/125	20	13,8	Карахта 1 К1 (V)
74	4852/127	9,4	7,7	Карахта 1 К1 (V)
75	4852/128	26,9	18,2	Карахта 1 К1 (V)
76	4852/132	17,6	11,7	Карахта 1 К1 (V)
77	4852/133	8,5	7,6	Карахта 1 К1 (V)
78	4852/134	4,2	3,9	Карахта 1 К1 (V)
79	4852/135	3,1	2,9	Карахта 1 К1 (V)
80	4852/136	3,4	3,1	Карахта 1 К1 (V)
81	4852/137	4,1	3,5	Карахта 1 К1 (V)
82	4852/138	17	13,4	Карахта 1 К1 (V)
83	4852/25	5,4	4,6	Карахта 1 К1 (V)
84	4852/18	32,4	30,6	Карахта 1 К1 (V)
85	4852/21	6,/	4,9	Карахта 1 К1 (V)
86	4852/28	6,2	4,9	Карахта 1 К1 (V)
8/	4852/52	16	10,5	Карахта 1 К1 (V)
88	4852/54	35,9	33,5	Карахта 1 К1 (V)
89	4852/181	30,7	25,6	Карахта 2 К2 (VI)
90	4852/182	5,3	5	Карахта 2 К2 (VI)
91	4852/183	4	3,3	Карахта 2 К2 (VI)
92	4852/186	4,9	3,9	Карахта 2 К2 (VI)
93	4852/187	5,5	5	Карахта 2 К2 (VI)
94	4852/188	8,5	/,4	Карахта 2 К2 (VI)
95	4852/189	5,5	5,1	Карахта 2 К2 (VI)
96	4852/190	8	6,8	Карахта 2 К2 (VI)

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
97	4852/191	6,3	5,8	Карахта 2 К2 (VI)
98	4852/192	7	6,6	Карахта 2 К2 (VI)
99	4852/195	4,7	4,6	Карахта 2 К2 (VI)
100	4852/197	4,6	5,8	Карахта 2 К2 (VI)
101	4852/199	5	4,5	Карахта 2 К2 (VI)
102	4852/200	4,8	6	Карахта 2 К2 (VI)
103	4852/201	7,1	7,8	Карахта 2 К2 (VI)
104	4852/202	6	7	Карахта 2 К2 (VI)
105	4852/203	7,1	6	Карахта 2 К2 (VI)
106	4852/204	5,8	5	Карахта 2 К2 (VI)
107	4852/205	5	4	Карахта 2 К2 (VI)
108	4852/206	6,5	5,3	Карахта 2 К2 (VI)
109	4852/207	4,2	5	Карахта 2 К2 (VI)
110	4852/209	5,1	4,5	Карахта 2 К2 (VI)
111	4852/210	5,5	5,3	Карахта 2 К2 (VI)
112	4852/212	5,2	5	Карахта 2 К2 (VI)
113	4852/213	5,6	4,9	Карахта 2 К2 (VI)
114	4852/215	6	5,5	Карахта 2 К2 (VI)
115	4852/216	5,1	5,5	Карахта 2 К2 (VI)
116	4852/217	4,5	4	Карахта 2 К2 (VI)
117	4852/220	7	6,2	Карахта 2 К2 (VI)
118	4852/221	4,3	4	Карахта 2 К2 (VI)
119	4852/224	4,5	4	Карахта 2 К2 (VI)
120	4852/234	4,5	4,2	Карахта 2 К2 (VI)
121	4852/268	4,6	4	Карахта 2 К2 (VI)
122	4852/269	5,1	4,5	Карахта 2 К2 (VI)
123	4852/270	4	4,2	Карахта 2 К2 (VI)
124	4852/271	3,3	4	Карахта 2 К2 (VI)
125	4852/279	3,8	3,9	Карахта 2 К2 (VI)
126	4852/232	4	3,5	Карахта 2 К2 (VI)
127	4852/235	3	2,8	Карахта 2 К2 (VI)
128	4852/185	6,5	6	Карахта 2 К2 (VI)
129	4852/194	5	6	Карахта 2 К2 (VI)
130	4852/223	5	5,5	Карахта 2 К2 (VI)
131	4852/233	5,2	4	Карахта 2 К2 (VI)
132	4852/236	6,5	6	Карахта 2 К2 (VI)
133	4852/227	5	5	Карахта 2 К2 (VI)
134	4852/229	6,2	/	Карахта 2 К2 (VI)
135	4852/193	3,5	4	Карахта 2 К2 (VI)
136	4852/196	3,6	3,8	Kapaxta 2 K2 (VI)
137	3992/5000	5,7	5	Сюзьма SZ1 (XX)
138	3992/5001	8,9	6,4	Сюзьма SZ1 (XX)
139	3993/5064	45	21,6	Ергиевыи пласт 22 (III)
140	3993/5172	29,7	24,6	Ергиевыи пласт 22 (III)
141	3993/5173	54,3	29,8	Ергиевый пласт Z2 (III)
142	3993/5215	52,3	24	Ергиевыи пласт 22 (III)
143	3993/5230	29	24,2	Ергиевыи пласт Z2 (III)
144	3993/5233	27,9	24,3	Ергиевый пласт Z2 (III)

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
145	3993/5234	34,1	27,6	Ергиевый пласт Z2 (III)
146	3993/5236	31,1	24,3	Ергиевый пласт Z2 (III)
147	3993/5237	28,3	20,9	Ергиевый пласт Z2 (III)
148	3993/5238	14,6	13,2	Ергиевый пласт Z2 (III)
149	3993/5239	29,3	23	Ергиевый пласт Z2 (III)
150	3993/5240	6,2	5,2	Ергиевый пласт Z2 (III)
151	3993/5241	44,9	24,5	Ергиевый пласт Z2 (III)
152	3993/8362	14,6	13,6	Ергиевый пласт Z2 (III)
153	без номера	31,7	22,9	Ергиевый пласт Z2 (III)
154	без номера	26,1	20,3	Ергиевый пласт Z2 (III)
155	без номера	19,8	17,5	Ергиевый пласт Z2 (III)
156	без номера	14,2	12	Ергиевый пласт Z2 (III)
157	без номера	23,4	15,5	Ергиевый пласт Z2 (III)
158	без номера	28,4	14,3	Ергиевый пласт Z2 (III)
159	без номера	41,4	27	Ергиевый пласт Z2 (III)
160	без номера	33,4	21,2	Ергиевый пласт Z2 (III)
161	3993/5231	25,5	21,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
162	3993/5561	181	76,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
163	3993/5794	127,7	129,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
164	3993/6172	193	65,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
165	без номера	33,8	14,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
166	без номера	24,8	17,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
167	без номера	21	15,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
168	без номера	32,3	23,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
169	без номера	23,5	15,1	Кимберелловые линзы Z1 (I)
170	без номера	17,6	11,8	Кимберелловые линзы Z1 (I)
171	без номера	30,6	26,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
172	без номера	8,7	7,1	Кимберелловые линзы Z1 (I)
173	без номера	68,6	49,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
174	без номера	203	74,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)
175	без номера	112,5	39,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)
176	без номера	22,4	11,9	Кимберелловые линзы Z1 (I)
177	без номера	71,7	27,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
178	без номера	181	76,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
179	без номера	190,4	66,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
180	без номера	224,5	67,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
181	без номера	158,8	48,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)
182	3993/8118	15,4	12,6	Еловый Z7 (XVII)
183	3993/8172	18,9	14,3	Еловый Z7 (XVII)
184	3993/8173	13,1	10,3	Еловый Z7 (XVII)
185	3993/8174	14,8	10,9	Еловый Z7 (XVII)
186	3993/8175	9,4	7,7	Еловый Z7 (XVII)
187	3993/8176	16,2	11,7	Еловый Z7 (XVII)
188	3993/8177	17,1	12,9	Еловый Z7 (XVII)
189	3993/8179	15,8	13,3	Еловый Z7 (XVII)
190	3993/8181	17	12,9	Еловый Z7 (XVII)
191	3993/8182	13,1	11,4	Еловый Z7 (XVII)
192	3993/8183	18,5	14,3	Еловый Z7 (XVII)

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
193	3993/8184	16,1	13,5	Еловый Z7 (XVII)
194	3993/8185	17	15,5	Еловый Z7 (XVII)
195	3993/8186	19,2	15,1	Еловый Z7 (XVII)
196	3993/8187	27,6	21,2	Еловый Z7 (XVII)
197	3993/8188	9,7	6,9	Еловый Z7 (XVII)
198	3993/8189	11,6	19,3	Еловый Z7 (XVII)
199	3993/8191	8,2	7	Еловый Z7 (XVII)
200	3993/8192	17	12,3	Еловый Z7 (XVII)
201	3993/8193	23,6	18,8	Еловый Z7 (XVII)
202	3993/8195	12,5	10,7	Еловый Z7 (XVII)
203	3993/8196	14,1	12	Еловый Z7 (XVII)
204	3993/8197	18,2	14,8	Еловый Z7 (XVII)
205	3993/8198	17,8	14,2	Еловый Z7 (XVII)
206	3993/8199	18,1	13,1	Еловый Z7 (XVII)
207	3993/8200	14,1	12,2	Еловый Z7 (XVII)
208	3993/8201	11,4	10,3	Еловый Z7 (XVII)
209	3993/8202	13,9	11,5	Еловый Z7 (XVII)
210	3993/8203	17,7	15,5	Еловый Z7 (XVII)
211	3993/8204	12,2	10,3	Еловый Z7 (XVII)
212	3993/8205	15,5	13	Еловый Z7 (XVII)
213	3993/8206	10,7	7,4	Еловый Z7 (XVII)
214	3993/8207	10,6	9,5	Еловый Z7 (XVII)
215	3993/8208	9,4	8	Еловый Z7 (XVII)
216	4853/3	10,9	10,4	Солза SL1 (VII)
217	4853/21	13,8	12	Солза SL1 (VII)
218	4853/24	10,4	9,7	Солза SL1 (VII)
219	4853/27	12,5	11,5	Солза SL1 (VII)
220	4853/29	6,5	6,2	Солза SL1 (VII)
221	4853/85	7,7	7,8	Солза SL1 (VII)
222	4853/88	7,7	7,7	Солза SL1 (VII)
223	4853/160	8,6	7,6	Солза SL1 (VII)
224	4853/165	10,8	10,9	Солза SL1 (VII)
225	4853/167	10	9,2	Солза SL1 (VII)
226	4853/172	5,7	5,3	Солза SL1 (VII)
227	4853/173	8,3	8	Солза SL1 (VII)
228	4853/202	13	13	Солза SL1 (VII)
229	4853/204	8,8	7,8	Солза SL1 (VII)
230	4853/206	6	5	Солза SL1 (VII)
231	4853/207	12,1	11,7	Солза SL1 (VII)
232	4853/211	12,7	10,6	Солза SL1 (VII)
233	4853/212	17	14	Солза SL1 (VII)
234	4853/213	9,9	10,2	Солза SL1 (VII)
235	4853/214	7,3	7,1	Солза SL1 (VII)
236	4853/215	14,7	13,7	Солза SL1 (VII)
237	4853/216	10,5	10,3	Солза SL1 (VII)
238	4853/218	12,4	11,7	Солза SL1 (VII)
239	4853/220	14,1	14,5	Солза SL1 (VII)
240	4853/221	10,5	9,6	Солза SL1 (VII)

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
241	4853/222	34,5	28,5	Солза SL1 (VII)
242	4853/223	16	14,5	Солза SL1 (VII)
243	4853/225	8,2	7,2	Солза SL1 (VII)
244	4853/226	11,7	10,6	Солза SL1 (VII)
245	4853/227	7,7	7,6	Солза SL1 (VII)
246	4853/228	15,2	13,8	Солза SL1 (VII)
247	4853/230	12,8	11,7	Солза SL1 (VII)
248	4853/231	5	4,8	Солза SL1 (VII)
249	4853/233	8,2	7,5	Солза SL1 (VII)
250	4853/234	40	43	Солза SL1 (VII)
251	4853/235	11,1	10,4	Солза SL1 (VII)
252	4853/236	11,1	11,3	Солза SL1 (VII)
253	4853/238	10,9	10	Солза SL1 (VII)
254	4853/239	6	6,1	Солза SL1 (VII)
255	4853/241	7,3	6,4	Солза SL1 (VII)
256	4853/242	3,6	3,3	Солза SL1 (VII)
257	4853/243	6,5	6,3	Солза SL1 (VII)
258	4853/244	12,4	11,6	Солза SL1 (VII)
259	4853/245	11,8	11,6	Солза SL1 (VII)
260	4853/246	3,6	3,3	Солза SL1 (VII)
261	4853/248	12,9	12,5	Солза SL1 (VII)
262	4853/249	11,1	10,3	Солза SL1 (VII)
263	4853/250	3,8	3,7	Солза SL1 (VII)
264	4853/251	3	3	Солза SL1 (VII)
265	4853/252	12,4	10	Солза SL1 (VII)
266	4853/253	8,7	7,7	Солза SL1 (VII)
267	4853/254	12	11,3	Солза SL1 (VII)
268	4853/255	8,5	7,7	Солза SL1 (VII)
269	4853/256	7	6	Солза SL1 (VII)
270	4853/259	9,4	8,3	Солза SL1 (VII)
271	4853/260	11,2	11,3	Солза SL1 (VII)
272	4853/261	13,7	13,5	Солза SL1 (VII)
273	4853/264	11,4	11	Солза SL1 (VII)
274	4853/266	12,6	14	Солза SL1 (VII)
275	4853/267	10,8	11	Солза SL1 (VII)
276	4853/271	2,7	2,7	Солза SL1 (VII)
277	4853/277	3	2,8	Солза SL1 (VII)
278	4853/280	5,2	4,8	Солза SL1 (VII)
279	4853/283	6,6	7,2	Солза SL1 (VII)
280	4853/286	2,6	2,4	Солза SL1 (VII)
281	4853/290	2,3	2,1	Солза SL1 (VII)
282	4853/291	4,8	4,5	Солза SL1 (VII)
283	4853/292	3,2	3	Солза SL1 (VII)
284	4853/293	5	4,7	Солза SL1 (VII)
285	4853/294	5	4,5	Солза SL1 (VII)
286	4853/298	9,6	9,6	Солза SL1 (VII)
287	4853/303	10,8	10,2	Солза SL1 (VII)
288	4853/304	12,3	10	Солза SL1 (VII)

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
289	4853/305	6,1	6	Солза SL1 (VII)
290	4853/308	5,3	4,8	Солза SL1 (VII)
291	4853/309	4,7	4,7	Солза SL1 (VII)
292	4853/1	12	13,2	Солза SL1 (VII)
293	4853/5	18,4	16,4	Солза SL1 (VII)
294	4853/15	13,7	13,3	Солза SL1 (VII)
295	4853/20	6,4	5,6	Солза SL1 (VII)
296	4853/25	8,5	8,7	Солза SL1 (VII)
297	4853/210	14,5	12,5	Солза SL1 (VII)
298	4853/224	11,4	10,8	Солза SL1 (VII)
299	4853/240	6,9	7	Солза SL1 (VII)
300	4853/247	11,5	10,7	Солза SL1 (VII)
301	4853/257	8	8,1	Солза SL1 (VII)
302	4853/289	5	5	Солза SL1 (VII)
303	4853/301	8,6	8,5	Солза SL1 (VII)

Dickinsonia lissa

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
1	3993/6450	110,1	78,1	Еловый Z7 (XVII)
2	3992/259	28,3	13,9	Карахта 1 К1 (V)
3	3993/5078	95,2	21,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
4	3993/5252	76,1	22,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
5	3993/5512	97,2	22,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
6	3993/5562	142,5	43,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
7	3993/5763	92	21,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
8	3993/6174	65,4	18,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
9	3993/8164	75,6	25,8	Кимберелловые линзы Z1 (I)
10	без номера	77,7	19,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
11	без номера	90,9	21,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
12	без номера	101,6	18,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)
13	без номера	98,9	23,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
14	без номера	79,9	21,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
15	без номера	94,6	18,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
16	без номера	75,6	17,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
17	без номера	99	12,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
18	без номера	54,9	20,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
19	без номера	54,1	15,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
20	без номера	80,1	21,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
21	без номера	61,6	23,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)
22	без номера	35,3	13,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)
23	без номера	107,7	20,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)

Dickinsonia menneri

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
1	4716/5011	9,4	8,3	Лямца L3 (XIII)
2	4716/5012	7,9	4,4	Лямца L3 (XIII)
3	4716/5016	7,5	4,4	Лямца L3 (XIII)
4	4716/5017	6,4	4,4	Лямца L3 (XIII)
5	4716/5018	8,6	5,7	Лямца L3 (XIII)
6	4716/5019	7,5	5,6	Лямца L3 (XIII)
7	4716/5020	6,1	3,8	Лямца L3 (XIII)
8	4716/5021	5,1	2,7	Лямца L3 (XIII)
9	4716/5022	8,4	5,2	Лямца L3 (XIII)
10	4716/5023	5,6	4,7	Лямца L3 (XIII)
11	4716/5025	5,8	3,3	Лямца L3 (XIII)
12	4716/5026	8,3	4,6	Лямца L3 (XIII)
13	4716/5028	5,7	3	Лямца L3 (XIII)
14	4716/5030	7,6	6,1	Лямца L3 (XIII)
15	4716/5031	6,4	4,2	Лямца L3 (XIII)
16	4716/5032	7,9	5,8	Лямца L3 (XIII)
17	4716/5033	7,5	6,4	Лямца L3 (XIII)
18	4716/5034	7,9	6,4	Лямца L3 (XIII)
19	4716/5035	7,5	4,6	Лямца L3 (XIII)
20	4716/5036	3,8	3,4	Лямца L3 (XIII)
21	4716/5037	9,2	6,7	Лямца L3 (XIII)
22	4716/5038	7,6	5,7	Лямца L3 (XIII)
23	4716/5039	7,6	5,1	Лямца L3 (XIII)
24	4716/5040	6,7	5,6	Лямца L3 (XIII)
25	4716/5042	5	3,4	Лямца L3 (XIII)
26	4716/5043	6,2	5,7	Лямца L3 (XIII)
27	4716/5044	9,7	6,4	Лямца L3 (XIII)
28	4716/5045	5,5	4	Лямца L3 (XIII)
29	4716/5046	5,9	5,2	Лямца L3 (XIII)
30	4716/5047	5,6	4,4	Лямца L3 (XIII)
31	4716/5048	5,9	5,1	Лямца L3 (XIII)
32	4716/5049	7	5,2	Лямца L3 (XIII)
33	4716/5050	5,3	3,3	Лямца L3 (XIII)
34	4716/5052	5,1	3,2	Лямца L3 (XIII)
35	4716/5053	6,5	6,6	Лямца L3 (XIII)
36	4716/5056	4,8	3,5	Лямца L3 (XIII)
37	4716/5057	4,7	4,4	Лямца L3 (XIII)
38	4716/5059	3,3	2,9	Лямца L3 (XIII)
1	¹ ýêçåì ï ëÿðà	Äëèíà(ìì)	Øèðèíà(ìì)	Ñêî ï ëåí èå
----------	---------------------------	------------	------------	---
1	3992/5007	2,9	1,4	Ñþçüìà SZ1 (XX)
2	3992/5011	4,6	2,0	Ñþçüìà SZ1 (XX)
3	3992/5012	8,6	3,5	Ñþçüìà SZ1 (XX)
4	3992/5010	3,5	1,5	Ñþçüìà SZ1 (XX)
5	3992/5134	2,8	2,2	Ñþçüìà SZ1 (XX)
6	3992/5090	3,4	1,6	Ñþçüìà SZ1 (XX)
7	3992/5091	6,8	4,5	Ñþçüìà SZ1 (XX)
8	3992/5092	6,1	3,6	Ñþçüìà SZ1 (XX)
9	3992/5093	4,2	2,3	Ñþçüìà SZ1 (XX)
10	3992/5094	4,3	2,2	Ñþçüìà SZ1 (XX)
11	3992/5110	3,9	2,0	Ñþçüìà SZ1 (XX)
12	3992/5109	4,1	2,6	Ñþçüìà SZ1 (XX)
13	3992/5108	3,7	1,9	Ñþçüìà SZ1 (XX)
14	3993/4034	14,2	9,5	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
15	3993/4017	15,5	8,9	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
16	3993/4011	26,4	15,2	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
17	3993/5590	8,4	8,9	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
18	3993/5601	33,2	16,8	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
19	3993/5602	19,3	10,7	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
20	3993/8375	12,6	7,0	Eèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
21	3993/4016	13,1	4,6	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
22	3993/5116	5,5	2,8	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
23	3993/5581	20,9	12,7	Eèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
24	3993/5604	22,1	12,3	Eèi áððáëëî âû å ëèí çû Z1 (I)
25	3993/5580	22,7	12,6	
26	3993/55//	14,2	5,2	Eei aadaeei au a eei çu Z1 (l)
27	3993/5583	13,0	4,9	
28	3993/558/	10,8	5,1	
29	3993/5865	15,7	7,2	
30	3993/5588	9,8	7,5	
31	3993/4028	21,0	11,5	
32	3993/8388	15,6	9,0	
24	2002/5605	9,7	7,5	
25	2002/5602	14,5	5,7	
26	2002/5964	13,0	3,0	
27	3993/3804	12.4	3,2	
32	3993/4020	10,4	4,0	
30	3993/5576	7 1	3,0	
40	3993/5570	10.3	3,3	
40	3993/5185	10,5	5.8	
42	3993/5582	14 3	5,0	\hat{F} èì áảđả ềệî âù ả ề ệ i cù 71 (l)
42 43	3993/5584	×,5 & 2	6.4	
43	3993/5863	13 7	3.9	\hat{F} èì áảđảë \hat{F} àí 1 áảđả
45	3993/5874	16 5	7.6	
46	3993/8380	12,6	4.6	
47	3993/8382	12,8	5.2	
48	3993/8377	12.0	4.5	Êèì áåðåëëî âûå ëèí cû Z1 (I)
49	3993/6044	138.7	102,0	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
50	áåçíîì åðà	35,2	13,2	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
51	3993/8378	9,8	4,4	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)

1	¹ ýêçåì ï ëÿðà	Äëèíà(ìì)	Øèðèíà(ìì)	Ñêî ï ëåí èå
52	3993/5859	31,5	6,9	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
53	3993/5858	10,3	6,6	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
54	3993/5969	14,7	10,7	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
55	3993/5533	12,1	4,5	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
56	3993/5593	16,2	5,7	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
57	3993/5592	6,3	3,7	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
58	3993/5572	26,4	18,3	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
59	3993/5560	72,9	29,8	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
60	3993/5551	47,8	29,3	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
61	3993/5607	12,9	4,5	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
62	3993/5571	41,3	24,5	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
63	3993/5531	76,5	34,5	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
64	3993/5532	18,6	6,9	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
65	3993/5530	7,4	3,5	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
66	3993/6904	72,0	28,5	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
67	3993/5791	18,2	6,7	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
68	3993/5792	98,5	26,4	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
69	3993/5136	67,4	30,4	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
70	3993/5750	9,3	4,0	Êèì áåðåëëî âûå ëèí çû Z1 (I)
71	3993/8103	8,3	3,8	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
72	3993/8102	7,3	3,1	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
73	3993/8099	6,3	2,8	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
74	3993/8100	9,3	4,9	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
75	3993/8101	8,8	3,2	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
76	3993/8104	7,2	3,6	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
77	3993/8105	7,6	3,2	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
78	3993/8096	6,3	3,4	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
79	3993/8097	3,9	1,7	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
80	3993/8098	4,4	2,2	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
81	áåçíîì åðà	7,4	3,2	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
82	áåçíîì åðà	6,2	2,7	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
83	áåçíîì åðà	4,5	2,0	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
84	áåçíîì åðà	8,1	4,2	Æåëòûé í èæí èé Z12 (XXIII)
85	áåçíîì åðà	4,9	1,9	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
86	3993/8163	28,0	18,7	Aðãèåâû é ï ëàñòZ2 (III)
87	3993/5871	10,0	6,4	Ađãèåâû é ï ëàñòZ2 (III)
88	3993/5882	5,8	4,3	Aðãèåâû é ï ëàñòZ2 (III)
89	3993/5873	14,1	9,0	
90	3993/5883	11,3	7,9	
91	3993/5881	17,5	10,3	
92	3993/58/2	12,2	10,1	
93	3993/5253	30,2	15,3	
94		18,8	10,7	
95	aaçııı ada	8,8	5,4	
96		11,2	6,3	
97	4852/108	12,7	8,2	
98	4852/2/3	11,4	/,8	Ea0a00a 1 K1 (V)
100	4852/93	12,5	11,1	
100	4852/95	21,1	9,5	Ea0a00a 2 K2 (VI) έλαλαλα μα (γι)
101	4852/94	5,0	5,2	Eadadda 2 K2 (VI)
102	4852/151	21,9	8,3	Eadadda 2 K2 (VI)

1	¹ ýêçåì ï ëÿðà	Äëèíà(ìì)	Øèðèíà(ìì)	Ñêî ï ëåí èå
103	4853/912	5,2	3,3	Ñî ëçà SL1 (VII)
104	4853/1002	19,4	7,2	Ñî ëçà SL1 (VII)
105	4853/556	4,0	1,9	Ñî ëçà SL1 (VII)
106	4853/577	8,0	4,6	Ñî ëçà SL1 (VII)
107	4853/583	12,7	4,7	Ñî ëçà SL1 (VII)
108	4853/1013	14,6	7,6	Ñî ëçà SL1 (VII)
109	4853/557	15,9	7,7	Ñî ëçà SL1 (VII)
110	4853/999	14,0	6,9	Ñî ëçà SL1 (VII)
111	4853/971	17,5	9,5	Ñî ëçà SL1 (VII)
112	4853/973	6,3	3,2	Ñî ëçà SL1 (VII)
113	4853/977	15,2	6,6	Ñî ëçà SL1 (VII)
114	4853/975	16,2	7,2	Ñî ëçà SL1 (VII)
115	4853/550	7,7	3,4	Ñî ëçà SL1 (VII)
116	4853/979	16,1	7,6	Ñî ëçà SL1 (VII)
117	4853/888	19,4	9,1	Ñî ëçà SL1 (VII)
118	4853/1104	17,8	8,0	Ñî ëçà SL1 (VII)
119	4853/576	12,4	5,4	Ñî ëçà SL1 (VII)
120	4853/920	14,5	7,8	Ñî ëçà SL1 (VII)
121	4853/921	3,9	1,6	Ñî ëçà SL1 (VII)
122	4853/894	18,2	7,9	Ñî ëçà SL1 (VII)
123	4853/895	4,7	2,8	Ñî ëçà SL1 (VII)
124	4853/998	13,0	7,2	Ñî ëçà SL1 (VII)
125	4853/892	17,6	7,9	Ñî ëçà SL1 (VII)
126	4853/893	4,9	2,9	Ñî ëçà SL1 (VII)
127	4853/992	17,2	8,0	Ñî ëçà SL1 (VII)
128	4853/997	16,0	8,4	Ñî ëçà SL1 (VII)
129	4853/996	16,6	8,1	Ñî ëçà SL1 (VII)
130	4853/891	15,6	6,5	Ñî ëçà SL1 (VII)
131	4853/890	7,1	2,8	Ñî ëçà SL1 (VII)
132	4853/897	8,2	3,9	Ñî ëçà SL1 (VII)
133	4853/994	17,9	6,7	Ñî ëçà SL1 (VII)
134	4853/972	11,1	5,9	Ñî ëçà SL1 (VII)
135	4853/978	17,3	7,5	Ňî ëçà SL1 (VII)
136	4853/993	20,1	9,5	Ñî ëçà SL1 (VII)
137	4853/976	13,2	5,6	Ñî ëçà SL1 (VII)
138	4853/1024	4,5	3,0	Nî ëçà SL1 (VII)
139	4853/967	24,0	9,4	Nî ëçà SL1 (VII)
140	4853/554	6,8	3,5	Nî ëçà SL1 (VII)
141	4853/911	12,8	6,0	Nî êçà SL1 (VII)
142	4853/910	5,1	3,9	Nî êçà SL1 (VII)
143	4853/963	12,7	6,9	Ní éçá SL1 (VII)
144	4853/553	6,1	3,0	Ní éçá SL1 (VII)
145	4853/929	12,5	6,4	Ní éçá SL1 (VII)
146	4853/582	13,0	7,0	Nî êçà SL1 (VII)
147	4853/931	12,5	6,5	Nî êçà SL1 (VII)
148	4853/1014	16,1	7,0	Ní ếçả SL1 (VII)
149	4853/962	21,2	9,0	
150	4853/1004	18,5	/,5	NI EÇA SL1 (VII)
151	4853/960	17,9	9,0	
152	4853/953	11,5	6,9	
153	3993/5807	9,7	5,5	Æaeou e äädöi éé Z11 (XXII)

1	¹ ýêçåì ï ëÿðà	Äëèíà(ìì)	Øèðèíà(ìì)	Ñêî ï ëåí èå
154	3993/5804	3,4	1,8	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
155	3993/5805	6,3	2,7	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
156	3993/5803	7,3	4,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
157	3993/5800	6,1	2,3	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
158	3993/5802	11,7	9,0	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
159	3993/5806	8,3	5,8	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
160	3993/5809	5,7	3,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
161	3993/5568	20,1	13,9	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
162	3993/5547	9,2	5,9	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
163	3993/5596	12,7	5,7	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
164	3993/8272	4,4	3,3	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
165	3993/8269	5,9	3,3	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
166	3993/8270	7,7	4,5	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
167	3993/8268	5,2	3,1	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
168	3993/8273	13,0	9,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
169	3993/8274	7,0	4,7	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
170	3993/8275	8,8	5,9	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
171	3993/8277	7,7	4,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
172	3993/8236	4,5	2,3	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
173	3993/8238	3,2	2,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
174	3993/8235	4,8	2,2	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
175	3993/8242	9,0	5,8	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
176	3993/8241	10,3	6,7	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
177	3993/8237	10,2	6,5	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
178	3993/8240	9,8	6,8	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
179	3993/8244	15,3	13,4	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
180	3993/8249	10,3	7,1	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
181	3993/8248	9,4	6,8	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
182	3993/8243	19,2	10,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
183	3993/8247	4,1	2,3	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
184	3993/8245	5,6	3,0	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
185	3993/8251	21,0	15,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
186	3993/8256	8,4	4,6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
187	3993/8253	8,7	6,0	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
188	3993/8255	7,6	4,0	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
189	3993/8250	11,0	6,0	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
190	3993/8257	9,3	4,7	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
191	3993/8252	13,6	8,0	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
192	3993/8254	10,4	5,1	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
193	3993/8258	6,6	3,4	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
194	3993/5597	8,5	7,0	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
195	3993/5567	12,1	7,8	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
196	3993/5566	5,4	2,4	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
197	3993/5564	7,5	7,0	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
198	3993/6685	28.0	12.6	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
199	3993/6684	32.6	16.0	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
200	3993/6683	19,0	12,9	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
201	3993/6692	25,7	14,4	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
202	3993/6680	24,8	12,9	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
203	3993/6674	23,4	11.9	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
204	3993/8246	32,7	18,1	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)

1	¹ ýêçåì ï ëÿðà	Äëèíà(ìì)	Øèðèíà(ìì)	Ñêî ï ëåí èå
205	3993/6694	23,7	10,4	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
206	3993/6676	18,8	10,8	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
207	3993/6686	22,0	12,4	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
208	3993/6679	21,0	11,9	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
209	3993/6695	22,4	12,5	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
210	3993/6696	4,5	2,4	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
211	3993/6689	27,1	13,7	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
212	3993/6690	19,7	9,2	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)
213	3993/6675	28,0	21,2	Æåëòû é âåðõí èé Z11 (XXII)

Tamga hamulifera

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
1	4853/1090	2,6	1,7	Солза SL1 (VII)
2	3993/6400	4,4	3,0	Желтый верхний Z11 (XXII)
3	3993/6401	3,6	2,3	Желтый верхний Z11 (XXII)
4	3993/6402	4,3	2,9	Желтый верхний Z11 (XXII)
5	3993/6403	5,0	3,6	Желтый верхний Z11 (XXII)
6	3993/6404	3,9	2,8	Желтый верхний Z11 (XXII)
7	3993/6398	4,7	3,0	Желтый верхний Z11 (XXII)
8	3993/6399	4,5	3,5	Желтый верхний Z11 (XXII)
9	3993/6640	3,6	2,4	Желтый верхний Z11 (XXII)
10	3993/6641	4,8	3,2	Желтый верхний Z11 (XXII)
11	3993/6642	3,5	2,7	Желтый верхний Z11 (XXII)
12	3993/8352	3,9	2,4	Желтый верхний Z11 (XXII)
13	3993/8442	5,3	3,5	Желтый верхний Z11 (XXII)
14	3993/8445	3,1	2,1	Желтый верхний Z11 (XXII)
15	3993/8446	3,6	2,4	Желтый верхний Z11 (XXII)
16	3993/8447	4,7	3,2	Желтый верхний Z11 (XXII)
17	3993/8448	4,5	3,5	Желтый верхний Z11 (XXII)
18	3993/8449	3,8	2,6	Желтый верхний Z11 (XXII)
19	3993/8450	3,2	2,5	Желтый верхний Z11 (XXII)
20	3993/5507	4,6	3,8	Желтый верхний Z11 (XXII)
21	3993/5508	4,6	3,8	Желтый верхний Z11 (XXII)
22	3993/5509	3,8	2,7	Желтый верхний Z11 (XXII)
23	3993/5510	4,2	3,0	Желтый верхний Z11 (XXII)
24	3993/5511	5,4	3,7	Желтый верхний Z11 (XXII)

Onega stepanovi

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
1	3992/5049	4,6	2,7	Сюзьма SZ1 (XX)
2	3992/5050	3,6	2,7	Сюзьма SZ1 (XX)
3	3992/5051	5,5	2,9	Сюзьма SZ1 (XX)
4	3992/505	5,2	2,9	Сюзьма SZ1 (XX)
5	3992/504	5,2	3,0	Сюзьма SZ1 (XX)
6	3992/401	7,2	3,8	Сюзьма SZ1 (XX)
7	3992/5120	4,1	2,8	Сюзьма SZ1 (XX)
8	3992/5119	3,9	3,0	Сюзьма SZ1 (XX)
9	3992/5118	3,8	2,2	Сюзьма SZ1 (XX)
10	3992/5117	3,1	2,0	Сюзьма SZ1 (XX)
11	3992/5116	5,5	3,0	Сюзьма SZ1 (XX)
12	3992/5115	3,1	2,1	Сюзьма SZ1 (XX)
13	3992/5129	3,5	2,2	Сюзьма SZ1 (XX)
14	3992/5131	4,3	2,3	Сюзьма SZ1 (XX)
15	3992/5133	2,4	1,6	Сюзьма SZ1 (XX)
16	3992/5130	5,0	2,9	Сюзьма SZ1 (XX)
17	3992/5087	4,7	3,3	Сюзьма SZ1 (XX)
18	3992/5089	2,7	1,9	Сюзьма SZ1 (XX)
19	3992/5085	4,1	2,5	Сюзьма SZ1 (XX)
20	3992/5084	4,4	2,5	Сюзьма SZ1 (XX)
21	3992/5078	4,4	3,4	Сюзьма SZ1 (XX)
22	3992/5074	5,1	3,1	Сюзьма SZ1 (XX)
23	3992/5046	4,8	3,6	Сюзьма SZ1 (XX)
24	3992/5044	5,5	3,1	Сюзьма SZ1 (XX)
25	3992/5045	3,8	3,1	Сюзьма SZ1 (XX)
26	3992/5043	4,8	3,5	Сюзьма SZ1 (XX)
27	3992/5040	5,8	3,4	Сюзьма SZ1 (XX)
28	3992/5042	4,9	3,3	Сюзьма SZ1 (XX)
29	3992/5041	6,2	3,4	Сюзьма SZ1 (XX)
30	3992/5126	3,2	2,2	Сюзьма SZ1 (XX)
31	3992/5114	4,6	2,6	Сюзьма SZ1 (XX)
32	3992/5088	2,6	2,8	Сюзьма SZ1 (XX)
33	3992/5083	3,5	2,1	Сюзьма SZ1 (XX)
34	3992/5081	4,3	2,6	Сюзьма SZ1 (XX)
35	3992/5082	4,2	3,1	Сюзьма SZ1 (XX)
36	3992/5106	3,8	2,2	Сюзьма SZ1 (XX)
37	3992/5107	3,7	1,9	Сюзьма SZ1 (XX)
38	3992/5112	2,9	1,9	Сюзьма SZ1 (XX)
39	3992/5113	3,0	2,5	Сюзьма SZ1 (XX)
40	3992/5111	4,7	2,3	Сюзьма SZ1 (XX)
41	3992/5104	4,5	2,9	Сюзьма SZ1 (XX)
42	3992/5105	3,0	1,3	Сюзьма SZ1 (XX)
43	3992/5102	3,7	2,9	Сюзьма SZ1 (XX)
44	3992/5103	3,5	2,2	Сюзьма SZ1 (XX)
45	3992/5039	2,9	2,0	Сюзьма SZ1 (XX)
46	3992/5038	4,4	3,9	Сюзьма SZ1 (XX)
47	3992/5016	4,2	2,1	Сюзьма SZ1 (XX)
48	3992/5005	5,0	3,3	Сюзьма SZ1 (XX)
49	3992/5024	6,5	4,1	Сюзьма SZ1 (XX)

Onega stepanovi

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
50	3992/5021	4,9	3,4	Сюзьма SZ1 (XX)
51	3992/5003	2,7	1,6	Сюзьма SZ1 (XX)
52	4852/111	4,3	3,2	Карахта 2 К2 (VI)
53	4852/103	5,5	3,8	Карахта 2 К2 (VI)
54	4852/270	3,5	2,7	Карахта 2 К2 (VI)
55	4852/276	5,4	3,0	Карахта 2 К2 (VI)
56	3993/6418	3,8	2,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
57	3993/6893	5,9	2,8	Кимберелловые линзы Z1 (I)
58	3993/6417	5,6	3,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
59	3993/5689	5,9	3,0	Кимберелловые линзы Z1 (I)
60	3993/5685	7,2	3,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
61	4853/840	5,4	3,2	Солза SL1 (VII)
62	4853/841	3,6	2,3	Солза SL1 (VII)
63	4853/842	3,1	1,7	Солза SL1 (VII)
64	4853/843	3,2	1,9	Солза SL1 (VII)
65	4853/844	5,4	3,1	Солза SL1 (VII)
66	4853/845	3,5	2,1	Солза SL1 (VII)
67	4853/846	3,7	2,1	Солза SL1 (VII)
68	4853/1042	4	2,2	Солза SL1 (VII)
69	4853/1043	4,6	2,7	Солза SL1 (VII)
70	4853/1096	2,7	1,6	Солза SL1 (VII)
71	4853/94	3,3	2,2	Солза SL1 (VII)
72	4853/158	2,6	1,7	Солза SL1 (VII)
73	4853/598	3,9	2,4	Солза SL1 (VII)
74	4853/600	3,2	2	Солза SL1 (VII)
75	4853/601	3,5	2,4	Солза SL1 (VII)
76	4853/602	3,8	2,2	Солза SL1 (VII)
77	4853/603	3,8	2,4	Солза SL1 (VII)
78	3993/5682	3,1	2	Желтый верхний Z11 (XXII)
79	3993/5690	5,7	3,5	Желтый верхний Z11 (XXII)
80	3993/6395	5,1	3,5	Желтый верхний Z11 (XXII)
81	3993/6396	6,6	3,3	Желтый верхний Z11 (XXII)
82	3993/6397	6,4	4,2	Желтый верхний Z11 (XXII)
83	3993/6415	3,4	2,2	Желтый верхний Z11 (XXII)
84	3993/6663	4,2	2,9	Желтый верхний Z11 (XXII)
85	3993/6664	6,3	3,7	Желтый верхний Z11 (XXII)
86	3993/6665	4,4	2,4	Желтый верхний Z11 (XXII)
87	3993/6666	7	4,7	Желтый верхний Z11 (XXII)

Karakhtia nessovi

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
1	4852/250	24,1	19,8	Карахта 2 К2 (VI)
2	4852/251	60,3	38,9	Карахта 2 К2 (VI)
3	4852/252	16,2	14,1	Карахта 2 К2 (VI)
4	4852/253	7,7	6,2	Карахта 2 К2 (VI)
5	4852/254	37,8	26,5	Карахта 2 К2 (VI)
6	4852/249	106,7	64,4	Карахта 2 К2 (VI)
7	4852/269	34,1	-	Карахта 2 К2 (VI)

Palaeophragmodictya spinosa

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
1	без номера	67,3	67,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
2	3993/6563	110,0	110,0	Кимберелловые линзы Z1 (I)
3	4853/618	13,0	14,0	Солза SL1 (VII)
4	4853/619	9,0	10,0	Солза SL1 (VII)
5	4853/420	18,7	19,5	Солза SL1 (VII)
6	4853/419	17,6	18,3	Солза SL1 (VII)
7	4853/509	8,1	5,9	Солза SL1 (VII)
8	4853/427	20,8	21,2	Солза SL1 (VII)
9	4853/435	15,1	14,3	Солза SL1 (VII)
10	4853/436	8,1	8,6	Солза SL1 (VII)
11	4853/437	15,9	13,6	Солза SL1 (VII)
12	4853/431	25,1	23,8	Солза SL1 (VII)
13	4853/433	9,5	10,4	Солза SL1 (VII)
14	4853/442	11,0	7,2	Солза SL1 (VII)
15	4853/506	8,5	5,8	Солза SL1 (VII)
16	4853/510	9,3	12,0	Солза SL1 (VII)
17	4853/432	10,1	8,9	Солза SL1 (VII)
18	4853/433	12,7	10,8	Солза SL1 (VII)
19	4853/434	16,8	14,2	Солза SL1 (VII)
20	4853/441	10,3	10,7	Солза SL1 (VII)
21	4853/424	14,0	11,6	Солза SL1 (VII)
22	4853/425	10,7	10,7	Солза SL1 (VII)
23	4853/414	14,3	13,9	Солза SL1 (VII)
24	4853/415	14,5	14,1	Солза SL1 (VII)
25	4853/407	10,0	7,5	Солза SL1 (VII)
26	4853/408	10,5	8,9	Солза SL1 (VII)
27	4853/422	14,2	12,5	Солза SL1 (VII)
28	4853/423	21,0	21,5	Солза SL1 (VII)
29	4853/400	9,3	8,2	Солза SL1 (VII)
30	4853/397	4,1	3,7	Солза SL1 (VII)
31	4853/406	8,4	7,2	Солза SL1 (VII)
32	4853/409	9,1	10,2	Солза SL1 (VII)
33	4853/398	5,3	4,0	Солза SL1 (VII)
34	4853/396	4,8	5,0	Солза SL1 (VII)
35	4853/413	11,7	12,2	Солза SL1 (VII)
36	4853/416	16,3	14,0	Солза SL1 (VII)
37	4853/417	18,0	15,8	Солза SL1 (VII)
38	4853/404	9,9	9,0	Солза SL1 (VII)
39	4853/410	12,6	8,6	Солза SL1 (VII)
40	4853/411	10,5	12,2	Солза SL1 (VII)
41	4853/412	14,1	10,0	Солза SL1 (VII)
42	4853/405	8,8	9,4	Солза SL1 (VII)
43	4853/507	19,7	17,8	Солза SL1 (VII)
44	3993/8344	4,7	3,9	желтыи верхнии Z11 (XXII)
45	3993/8343	4,6	3,7	желтый верхний 211 (XXII)
46	3993/8347	3,9	2,9	желтый верхний 211 (XXII)
4/	3993/8342	4,1	3,5	желтый верхний 211 (XXII)
48	3993/8346	7,1	5,8	желтый верхний ZII (XXII)

Parvancorina minchami

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
1	3993/5193	8,5	9,2	Ергиевый пласт Z2 (III)
2	3993/8135	7,0	5,3	Ергиевый пласт Z2 (III)
3	3993/8136	2,1	1,4	Ергиевый пласт Z2 (III)
4	3993/8137	4,2	3,5	Ергиевый пласт Z2 (III)
5	3993/8138	2,6	1,7	Ергиевый пласт Z2 (III)
6	3993/5714	19,3	27,1	Ергиевый пласт Z2 (III)
7	3993/8134	5,3	4,6	Ергиевый пласт Z2 (III)
8	3993/8087	2,7	3,3	Желтый нижний Z12 (XXIII)
9	3993/8121	4,8	4,1	Еловый Z7 (XVII)
10	3993/8120	3,8	3,3	Еловый Z7 (XVII)
11	3993/8119	6,0	5,3	Еловый Z7 (XVII)
12	3993/8113	3,8	2,9	Еловый Z7 (XVII)
13	3993/8114	4,2	3,6	Еловый Z7 (XVII)
14	3993/8115	3,8	3,4	Еловый Z7 (XVII)
15	3993/8116	5,1	3,9	Еловый Z7 (XVII)
16	3993/8117	5,2	7,2	Еловый Z7 (XVII)
17	3993/8165	8,2	8,8	Еловый Z7 (XVII)
18	3993/8166	4,9	5,3	Еловый Z7 (XVII)
19	3993/8167	4,1	3,8	Еловый Z7 (XVII)
20	3993/8168	12,4	12,6	Еловый Z7 (XVII)
21	3993/8122	3,7	2,4	Еловый Z7 (XVII)
22	3993/8123	3,4	1,8	Еловый Z7 (XVII)
23	3993/8124	4,3	3,9	Еловый Z7 (XVII)
24	3993/8109	3,5	3,1	Еловый Z7 (XVII)
25	3993/8108	3,7	3,8	Еловый Z7 (XVII)
26	3993/8110	7,9	7,7	Еловый Z7 (XVII)
27	3993/8111	4,4	4,1	Еловый Z7 (XVII)
28	3993/8112	5,2	5,2	Еловый Z7 (XVII)
29	3993/5591	5,5	4,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
30	3993/8150	18,1	13,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)
31	3993/5662	3,0	3,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
32	3993/5174	15,7	19,9	Кимберелловые линзы Z1 (I)
33	3993/5179	5,4	4,9	Кимберелловые линзы Z1 (I)
34	3993/6537	16,4	21,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
35	3993/8371	6,0	5,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)
36	3993/8372	5,9	3,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
37	3993/8139	7,4	5,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
38	3993/8141	15,3	28,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
39	3993/8145	6,0	5,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
40	3993/8157	3,2	3,1	Кимберелловые линзы Z1 (I)
41	3993/8160	6,5	5,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
42	3993/8151	3,1	3,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
43	3993/8153	4,7	6,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
44	3993/8154	14,8	18,8	Кимберелловые линзы Z1 (I)
45	3993/6191	7,9	6,8	Кимберелловые линзы Z1 (I)
46	без номера	3,9	3,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
47	3993/6229	4,5	4	Желтый верхний Z11 (XXII)
48	3993/6250	3,8	3,4	Желтый верхний Z11 (XXII)
49	3993/6273	6,7	7,5	Желтый верхний Z11 (XXII)

Parvancorina minchami

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
50	3993/6259	4,7	4,4	Желтый верхний Z11 (XXII)
51	3993/6320	4,4	4,4	Желтый верхний Z11 (XXII)
52	3993/6226	3,5	2,8	Желтый верхний Z11 (XXII)
53	3993/6234	5,4	6	Желтый верхний Z11 (XXII)
54	3993/6212	5	5,4	Желтый верхний Z11 (XXII)
55	3993/6309	7	7	Желтый верхний Z11 (XXII)
56	3993/6306	4,1	4,1	Желтый верхний Z11 (XXII)
57	3993/6297	5,6	5,3	Желтый верхний Z11 (XXII)
58	3993/6252	3,6	3	Желтый верхний Z11 (XXII)
59	3993/6223	4,8	4,4	Желтый верхний Z11 (XXII)
60	3993/6289	4,9	4,5	Желтый верхний Z11 (XXII)
61	3993/6280	5	5,8	Желтый верхний Z11 (XXII)
62	3993/6283	5,6	5,4	Желтый верхний Z11 (XXII)
63	3993/6325	5,3	5,3	Желтый верхний Z11 (XXII)
64	3993/6251	3,5	3	Желтый верхний Z11 (XXII)
65	3993/6266	5,7	5,1	Желтый верхний Z11 (XXII)
66	3993/6216	4,7	4,4	Желтый верхний Z11 (XXII)
67	3993/6324	5,6	5,6	Желтый верхний Z11 (XXII)
68	3993/6217	6,2	5,7	Желтый верхний Z11 (XXII)
69	3993/6262	5,2	5,5	Желтый верхний Z11 (XXII)
70	3993/6267	4,7	4,5	Желтый верхний Z11 (XXII)
71	3993/6290	11,8	24,6	Желтый верхний Z11 (XXII)
72	3993/6295	4,8	4,3	Желтый верхний Z11 (XXII)
73	3993/6255	5,4	5	Желтый верхний Z11 (XXII)
74	3993/6235	5,2	5,3	Желтый верхний Z11 (XXII)
75	3993/6271	4,2	4,2	Желтый верхний Z11 (XXII)
76	3993/6305	5,5	6	Желтый верхний Z11 (XXII)
77	3993/6258	5,6	6	Желтый верхний Z11 (XXII)
78	3993/6311	6,9	7,2	Желтый верхний Z11 (XXII)
79	3993/6238	6	5,6	Желтый верхний Z11 (XXII)
80	3993/6261	6,3	6,3	Желтый верхний Z11 (XXII)
81	3993/6215	15,5	23,4	Желтый верхний Z11 (XXII)
82	3993/6310	5,5	5,5	Желтый верхний Z11 (XXII)
83	3993/6224	3,6	3,2	Желтый верхний Z11 (XXII)
84	3993/6284	7,3	8,6	Желтый верхний Z11 (XXII)
85	3993/6276	6,7	6,8	Желтый верхний Z11 (XXII)
86	3993/6207	8	7,7	Желтый верхний Z11 (XXII)
87	3993/6313	6,3	6,2	Желтый верхний Z11 (XXII)
88	3993/6314	6,4	6,6	Желтый верхний Z11 (XXII)
89	3993/6243	3	2,5	Желтый верхний Z11 (XXII)
90	3993/6301	6,1	5,2	Желтый верхний Z11 (XXII)
91	3993/6241	3,4	2,5	Желтый верхний Z11 (XXII)
92	3993/6247	3,7	3	Желтый верхний Z11 (XXII)
93	3993/6208	2,9	2,2	Желтый верхний Z11 (XXII)
94	3993/6312	4.1	3.6	Желтый верхний Z11 (XXII)
95	3993/6202	5	5,5	Желтый верхний Z11 (XXII)
96	3993/6203	4,2	3,6	Желтый верхний Z11 (XXII)

Parvancorina sagitta

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
1	4853/144	5,2	2,5	Солза SL1 (VII)
2	4853/147	10,2	6	Солза SL1 (VII)
3	4853/145	10	5	Солза SL1 (VII)
4	4853/156	5,2	2,7	Солза SL1 (VII)
5	4853/132	8,3	4,9	Солза SL1 (VII)
6	4853/143	6,8	3,8	Солза SL1 (VII)
7	4853/149	3,8	2,2	Солза SL1 (VII)
8	4853/148	9,3	4,8	Солза SL1 (VII)
9	4853/153	5,1	2,5	Солза SL1 (VII)
10	4853/140	6,7	2,8	Солза SL1 (VII)
11	4853/155	7,5	3,3	Солза SL1 (VII)
12	4853/133	6,5	3,3	Солза SL1 (VII)
13	4853/154	7,4	3,7	Солза SL1 (VII)
14	4853/152	7	3,6	Солза SL1 (VII)
15	4853/142	6,3	3,4	Солза SL1 (VII)
16	4853/176	7,3	3,8	Солза SL1 (VII)
17	4853/170	2,5	1,1	Солза SL1 (VII)
18	4853/89	8,3	5	Солза SL1 (VII)
19	4853/118	7,8	4,7	Солза SL1 (VII)
20	4853/106	7,6	3,5	Солза SL1 (VII)
21	4853/124	6,1	3,8	Солза SL1 (VII)
22	4853/120	7,7	4,2	Солза SL1 (VII)
23	4853/90	8,5	4,2	Солза SL1 (VII)
24	4853/92	11,7	5,5	Солза SL1 (VII)
25	4853/98	8,6	4,5	Солза SL1 (VII)
26	4853/123	6,3	4,2	Солза SL1 (VII)
27	4853/116	8,4	5	Солза SL1 (VII)
28	4853/108	7	3,7	Солза SL1 (VII)
29	4853/121	6,2	3,6	Солза SL1 (VII)
30	4853/101	5,8	3,1	Солза SL1 (VII)
31	4853/47	5,8	3	Солза SL1 (VII)
32	4853/99	8	4,3	Солза SL1 (VII)
33	4853/112	9,7	5,6	Солза SL1 (VII)
34	4853/107	7,8	4,1	Солза SL1 (VII)
35	4853/105	8,2	4,2	Солза SL1 (VII)
36	4853/110	6,8	3,7	Солза SL1 (VII)
37	4853/119	3	1,1	Солза SL1 (VII)
38	4853/97	7	3,8	Солза SL1 (VII)
39	4853/95	8,7	5	Солза SL1 (VII)
40	4853/40	7,3	4,3	Солза SL1 (VII)
41	4853/96	5,6	3	Солза SL1 (VII)
42	4853/91	2,1	1,2	Солза SL1 (VII)
43	4853/111	6,3	3,5	Солза SL1 (VII)
44	4853/93	9,2	5,3	Солза SL1 (VII)
45	4853/114	8,3	4,7	Солза SL1 (VII)
46	4853/115	8,6	4,7	Солза SL1 (VII)
47	4853/109	9,3	4,7	Солза SL1 (VII)
48	4853/87	3,6	1,7	Солза SL1 (VII)
49	4853/166	7,5	3,7	Солза SL1 (VII)
50	4853/168	7,7	4,3	Солза SL1 (VII)

Tribrachidium heraldicum

Nº	№ экземпляра	Диаметр (мм)	Скопление
1	3993/6171	18,8	Кимберелловые линзы Z1 (I)
2	без номера	20,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
3	без номера	8,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
4	без номера	14,0	Кимберелловые линзы Z1 (I)
5	без номера	11,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
6	3993/5751	5,1	Кимберелловые линзы Z1 (I)
7	3993/6523	15,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)
8	без номера	7,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
9	без номера	7,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
10	без номера	14,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
11	без номера	16,0	Кимберелловые линзы Z1 (I)
12	3993/8415	25,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
13	3993/8368	19,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
14	3993/6196	26,9	Кимберелловые линзы Z1 (I)
15	3993/6183	16,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
16	3993/8367	9,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
17	3993/8402	11,8	Кимберелловые линзы Z1 (I)
18	3993/8369	6,0	Кимберелловые линзы Z1 (I)
19	3993/8401	8,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
20	3993/8366	11,0	Кимберелловые линзы Z1 (I)
21	3993/6883	10,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
22	3993/6181	8,0	Кимберелловые линзы Z1 (I)
23	3993/8403	23,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)
24	3993/6489	23,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)
25	3993/6488	5,1	Кимберелловые линзы Z1 (I)
26	3993/8400	12,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
27	3993/6535	11,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
28	3993/5869	13,9	Кимберелловые линзы Z1 (I)
29	3993/5917	25,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)
30	3993/6416	9,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
31	3993/5056	20,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
32	3993/5192	9,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
33	3993/4027	10,0	Кимберелловые линзы Z1 (I)
34	3993/6487	24,0	Кимберелловые линзы Z1 (I)
35	3993/6486	4,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
36	3993/6525	32,1	Кимберелловые линзы Z1 (I)
37	3993/6519	10,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)
38	3993/652/		Кимберелловые линзы Z1 (I)
39	3993/6508	11,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
40	3993/6505	16,2	Кимберелловые линзы 21 (I)
41	3993/6522	14,3	Кимберелловые линзы 21 (I)
42	3993/6483	12,0	Кимоерелловые линзы 21 (I)
43	3993/6485	/,/	кимоерелловые линзы Z1 (I)
44	3993/0502	13,5	кимоерелловые линзы Z1 (I)
45	боз номера	b,b	кимоерелловые линзы Z1 (I)
46	оез номера	9,8	кимоерелловые линзы Z1 (I)
47	3393/0500	13,5	кимоерелловые линзы Z1 (I)
48	5393/050/	9,8	тимоерелловые линзы Z1 (I)
49 50	без номера	6,9 E 2	
50	2002/6521	5,5	Кимбороддорно вичен 71 (1)
1 21	5555/0521	0,4	тимоерелловые линзы ZI (I)

Tribrachidium heraldicum

Nº	№ экземпляра	Диаметр (мм)	Скопление
52	3993/6495	9,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
53	3993/6499	16,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)
54	3993/6503	13,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
55	3993/6517	13,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
56	3993/6484	8,8	Кимберелловые линзы Z1 (I)
57	3993/6513	3,8	Кимберелловые линзы Z1 (I)
58	3993/6498	9,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
59	3993/6504	9,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
60	3993/6526	23,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)
61	3993/6497	5,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
62	3993/5250	15,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)
63	4853/317	5,7	Солза SL1 (VII)
64	4853/1026	7,5	Солза SL1 (VII)
65	4853/462	13,3	Солза SL1 (VII)
66	4853/73	21,3	Солза SL1 (VII)
67	4853/459	18,9	Солза SL1 (VII)
68	4853/461	15,5	Солза SL1 (VII)
69	4853/829	7,9	Солза SL1 (VII)
70	4853/826	4,5	Солза SL1 (VII)
71	4853/824	6,3	Солза SL1 (VII)
72	4853/828	7,8	Солза SL1 (VII)
73	4853/827	9,9	Солза SL1 (VII)
74	4853/822	3,5	Солза SL1 (VII)
75	4853/825	3,2	Солза SL1 (VII)
76	4853/460	5,5	Солза SL1 (VII)
77	4853/820	8,5	Солза SL1 (VII)
78	4853/821	5,9	Солза SL1 (VII)
79	4853/299	3,3	Солза SL1 (VII)
80	4853/463	4,7	Солза SL1 (VII)
81	4853/823	6,7	Солза SL1 (VII)
82	4853/464	2,4	Солза SL1 (VII)
83	4853/288	2,7	Солза SL1 (VII)
84	3993/6528	12,1	Желтый верхний Z11 (XXII)

Inaria sp.

1	¹ ýêçåì ï ëÿðà	Äèàìåờð(ìì)	Ñêî ï ëåí èå
1	6567	56,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
2	6568	15,0	Кимберелловые линзы Z1 (I)
3	6575	46,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
4	áåçíîì åðà	148,8	ÅðãèåâûéïëàñòZ2 (III)
5	áåçíîì åðà	62,2	ÅðãèåâûéïëàñòZ2 (III)
6	áåçíîì åðà	101,6	ÅðãèåâûéïëàñòZ2 (III)

Hiemalora sp.

1	¹ ýêçåì ï ëÿðà	Äèàìåờð(ìì)	Ñêî ï ëåí èå
1	áåçíîì åðà	5,2 (13,7)	Кимберелловые линзы Z1 (I)
2	áåçíîì åðà	26,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
3	áåçíîì åðà	62,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
4	6576	40,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
5	áåçíîì åðà	15,7 (77,7)	Æåëòû é í èæí èé Z12 (XXIII)
6	áåçíîì åðà	72,0	ÅðãèåâûéïëàñòZ2 (III)

Vaveliksia vana

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
1	3993/5218	51,5	24,4	Ергиевый пласт Z2 (III)
2	3993/5245	50,1	24,1	Ергиевый пласт Z2 (III)
3	3993/5246	52,2	15,2	Ергиевый пласт Z2 (III)
4	3993/5216	70,4	21,5	Ергиевый пласт Z2 (III)
5	3993/5220	33,2	12,7	Ергиевый пласт Z2 (III)
6	3993/5219	24,9	14,2	Ергиевый пласт Z2 (III)
7	3993/5221	26,6	17,8	Ергиевый пласт Z2 (III)
8	3993/5217	86,0	16,1	Ергиевый пласт Z2 (III)
9	без номера	25,6	8,5	Ергиевый пласт Z2 (III)
10	без номера	63,0	17,1	Ергиевый пласт Z2 (III)
11	без номера	24,3	10,0	Ергиевый пласт Z2 (III)
12	3993/5700	30,5	10,0	Ергиевый пласт Z2 (III)
13	3993/5701	47,7	15,0	Ергиевый пласт Z2 (III)
14	3993/5224	23,6	11,2	Ергиевый пласт Z2 (III)
15	3993/5244	19,4	8,0	Ергиевый пласт Z2 (III)
16	3993/5223	19,4	10,9	Ергиевый пласт Z2 (III)
17	3993/5222	49,4	18,5	Ергиевый пласт Z2 (III)
18	3993/647	35,3	15,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
19	3993/478-1	12,0	11,0	Желтый верхний Z11 (XXII)
20	3993/478-2	16,0	11,0	Желтый верхний Z11 (XXII)
21	3993/478-3	13,0	7,0	Желтый верхний Z11 (XXII)
22	3993/478-4	9,0	11,0	Желтый верхний Z11 (XXII)
23	3993/471	25,0	6,0	Желтый верхний Z11 (XXII)
24	3993/468	50,0	15,0	Желтый верхний Z11 (XXII)
25	áåçíîì åðà	9,1	7,1	Желтый верхний Z11 (XXII)

Fedomia mikhaili

№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
1 3993/5217	86,0	17,0	Солза SL1 (VII)
2 3993/5218	55,0	16,0	Солза SL1 (VII)
3 3993/5219	41,0	15,0	Солза SL1 (VII)
4 3993/5221	35,0	8,0	Солза SL1 (VII)
5 3993/5222	51,0	19,0	Солза SL1 (VII)
	№ экземпляра 1 3993/5217 2 3993/5218 3 3993/5219 4 3993/5221 5 3993/5222	№ экземпляра Длина (мм) 1 3993/5217 86,0 2 3993/5218 55,0 3 3993/5219 41,0 4 3993/5221 35,0 5 3993/5222 51,0	№ экземпляра Длина (мм) Ширина (мм) 1 3993/5217 86,0 17,0 2 3993/5218 55,0 16,0 3 3993/5219 41,0 15,0 4 3993/5221 35,0 8,0 5 3993/5222 51,0 19,0

Paravendia janae

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
1	3993/5070	19,0	10,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
2	3993/5071	29,0	17,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
3	3993/5079	13,7	7,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
4	3993/5126	12,2	6,4	Кимберелловые линзы Z1 (I)
5	3993/6184	15,4	10,1	Кимберелловые линзы Z1 (I)
6	3993/5072	13,8	6,6	Ергиевый пласт Z2 (III)
7	без номера	11,4	6,1	Ергиевый пласт Z2 (III)
8	без номера	10,6	6,8	Ергиевый пласт Z2 (III)
9	3993/8499	5,5	3,7	Желтый верхний Z11 (XXII)

Yorgia waggoneri

Nº	№ экземпляра	Длина (мм)	Ширина (мм)	Скопление
1	3993/5030	121,6	126,2	Ергиевый пласт Z2 (III)
2	3993/5010	43,6	44,1	Ергиевый пласт Z2 (III)
3	3993/5024	179,5	175,6	Ергиевый пласт Z2 (III)
4	3993/5002	80,3	85,6	Ергиевый пласт Z2 (III)
5	3993/5003	64,9	101,4	Ергиевый пласт Z2 (III)
6	3993/5028	115,0	128,3	Ергиевый пласт Z2 (III)
7	3993/5009	156,6	90,6	Ергиевый пласт Z2 (III)
8	3993/5015	107,8	108,7	Ергиевый пласт Z2 (III)
9	без номера	42,5	34,2	Ергиевый пласт Z2 (III)
10	3993/5760	250,0	153,7	Ергиевый пласт Z2 (III)
11	3993/5135	8,2	7,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
12	3993/5004	50,5	47,1	Кимберелловые линзы Z1 (I)
13	3993/5005	71,9	89,0	Кимберелловые линзы Z1 (I)
14	3993/5008	131,6	110,8	Кимберелловые линзы Z1 (I)
15	3993/5007	41,4	34,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
16	3993/5022	10,2	9,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
17	3993/5018	152,1	140,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
18	3993/5745	74,8	54,0	Кимберелловые линзы Z1 (I)
19	3993/5756	80,3	77,8	Кимберелловые линзы Z1 (I)
20	3993/5734	8,1	6,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
21	3993/5746	12,1	9,9	Кимберелловые линзы Z1 (I)
22	3993/5716	13,6	11,8	Кимберелловые линзы Z1 (I)
23	3993/5727	33,9	34,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
24	3993/5741	36,5	43,9	Кимберелловые линзы Z1 (I)
25	3993/5724	28,1	33,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
26	3993/5733	9,6	8,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
27	3993/5747	7,3	7,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
28	3993/5748	9,8	10,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
29	3993/5731	54,8	45,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
30	3993/5740	21,3	21,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
31	3993/5743	50,7	43,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
32	3993/5744	58,7	110,0	Кимберелловые линзы Z1 (I)
33	3993/5710	64,6	70,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
34	3993/5717	73,0	44,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
35	3993/5715	55,4	80,2	Кимберелловые линзы Z1 (I)
36	3993/5730	104,9	83,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
37	3993/5728	45,8	59,1	Кимберелловые линзы Z1 (I)
38	3993/5723	30,1	26,8	Кимберелловые линзы Z1 (I)
39	3993/5739	89,4	61,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
40	без номера	98,9	82,7	Кимберелловые линзы Z1 (I)
41	3993/5719	67,4	70,5	Кимберелловые линзы Z1 (I)
42	3993/5720	82,0	58,3	Кимберелловые линзы Z1 (I)
43	3993/5762	109,6	75,9	Кимберелловые линзы Z1 (I)
44	3993/5613	101,8	101,6	Кимберелловые линзы Z1 (I)
45	3993/5276	70,5	80,0	Кимберелловые линзы Z1 (I)
46	3993/5707	37,9	30,4	Еловый Z7 (XVII)